

06

ИБВВ

**МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ
ПРЕСНОВОДНЫХ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Труды, вып. 44(47)

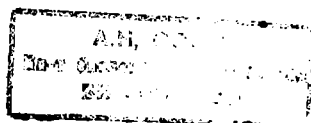
МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ
• БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Рыбинск · 1980

Главный редактор
доктор биологических наук А. В. МОНАКОВ

Ответственный редактор
доктор биологических наук А. И. ШИЛОВА

351497



Т. Л. ПОДДУБНАЯ

О ПАРТЕНОГЕНЕЗЕ ТУБИФИЦИД (OLIGOSHAETA)

Многолетние исследования воспроизводительной способности тубицид *Tubifex tubifex* Müll. и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. показали, что в ряде опытов к концу эксперимента (150—180-й день жизни популяции) в сосуде оставалось по 1 особи, которые продолжали размножаться еще в течение 3—4 мес., давая жизнестойкое потомство [2]. Поскольку у этих особей половая система находилась в обновленном после резорбции состоянии, а в семеприемниках отсутствовали сперматозейммы, то половое размножение здесь за счет фонда сперматозоидов, полученных от партнера ранее, исключалось, так как все сперматозоиды уже были израсходованы. Возникал вопрос: двуполое ли это размножение с самооплодотворением или партеногенез. Согласно литературным данным можно было ожидать и то и другое. Так, Черносвитов [5], Гаврилов [8], Т. Л. Поддубная [1] по наблюдениям за изолированными особями *T. tubifex*, *Limnodrilus udekemianus* Clap., *L. hoffmeisteri*, *L. claredeanus* Ratzel, *Eiseniella tetraedra*, *F. tipica* (Sav.), *Enchytraeus albidus* Henle, *Psammoryctides albicola* (Mich.), отмечали способность этих видов без наличия партнеров откладывать коконы с нормально развивающимися яйцами. Гаврилов [8] на *Rhynchelmis limosella* Hoffm. показал, что изолированные черви откладывают коконы, но яйца в них проходят лишь первые стадии развития и затем погибают. Способность изолированных червей к размножению во всех этих случаях связывалась с самооплодотворением.

Известно, что олигохетам свойствен протандрический гермафродитизм [3], характеризующийся тем, что в каждый данный период времени гонады продуцируют сначала только мужские, затем только женские гаметы. Это приспособление у беспозвоночных исключает самооплодотворение. Таким образом, в нашем случае можно было допустить партеногенетическое размножение.

Партеногенез у тубицид не был изучен, хотя возможность его не исключалась. Нами в 1978—1979 гг. были проведены специальные эксперименты, в ходе которых подробно анализировались развитие и функционирование полового аппарата червей, воспитывавшихся в группе и поодиночке. Одновременно учитывалась плодовитость особей, размножавшихся партеногенетически. Оценивалась жизнестойкость и репродукционная способность их потомства в поддержании уровня численности популяции.

Методика

Из коконов, взятых от червей, размножающихся половым путем, была получена молодь. Молодые особи размером 3—5 мм и весом 0,02—0,03 мг, только что вышедшие из кокона, помещались по 1 экз. в сосуды с грунтом (объем грунта 60 см). Грунт (темносерый ил) брался из естественного биотопа популяции *T. tubifex* (р. Латка), просеивался через сита для удаления мелких беспозвоночных. Над илом поддерживался 3-сантиметровый слой воды. Первая смена грунта производилась через месяц, а последующие через каждые 10 дней. Изолированные черви нормально развивались и, достигнув половой зрелости, приступали к откладке коконов. Во время смены грунта коконы изымались. Яйца в коконах *T. tubifex* просчитывались через прозрачную оболочку, а для подсчета яиц *L. hoffmeisteri* оболочка кокона, непрозрачная и облепленная частицами грунта вскрывалась. Яйца в коконах развивались нормально с 90%-м выходом молоди. Эти черви — II серия опытов (2-е поколение) — вновь были рассажены поодиночке, достигали половой зрелости и размножались. С их потомством (3-е поколение) поставлена серия опытов по изолированному воспитанию. У обоих видов прослежено индивидуальное развитие с момента выхода из кокона до естественной гибели 120 экз. (в пределах 20—30 экз. 1-го, 2-го и 3-го поколений особей каждого вида). Для контроля за ходом развития полового аппарата, сперматогенеза, резорбцией и регенерацией половой системы производились вскрытия, готовились гистологические срезы и мазки — отпечатки из содержимого семенного мешка.

Результаты наблюдений

Первичные половые клетки возникают у червей еще при эмбриональном развитии особи. Они крупные, появляются в мезодерме зародышей одновременно с обособлением будущих половых сегментов [13]. Семенники и яичники у *T. tubifex* и *L. hoffmeisteri* становятся заметными на брюшной стороне тела к концу 1-го месяца жизни после выхода особей из кокона (между 20-м и 30-м днем при температуре 20°). Сначала развиваются семенники в 10-м сегменте у диссепимента 9/10, а через 3—5 дней — яичники в 11-м сегменте у диссепимента 10/11. В это время семенники увеличиваются в размерах и начинают функционировать. От семенников отделяются группы клеток, состоящие из сперматогониев, и поступают в семенной мешок, который к этому времени разрастается из диссепимента 10/11. Здесь они продолжают свое развитие. На 30—40-й день после выхода из кокона у особей начинается формирование остальных частей половой системы. Закладывается дистальная часть мужских гонодуктов и одновременно с этим образуются семенные воронки. Вслед за ними развиваются атрии с простатическими железами и семепроводы. Последними образуются семеприемники. К моменту полного развития половой системы функция яичников активизируется, а функция семенников угасает, они сильно уменьшаются в размерах, начинают разорбироваться, и при вскрытии зрелого червя обнаружить их трудно. Семенные мешки в это время полностью набиты половыми продуктами на разных стадиях развития (рис. 1).

Группы клеток из 4—16 сперматогониев сначала слиты своими центральными концами в общую плазматическую массу (рис. 1, а, б, в). Ядра их крупные, и хроматин располагается в виде грубых зерен. Сперматогонии в каждой оторвавшейся группе многократно делятся. Центральная масса цитоплазмы растет, превращаясь в цитофор с диаметром

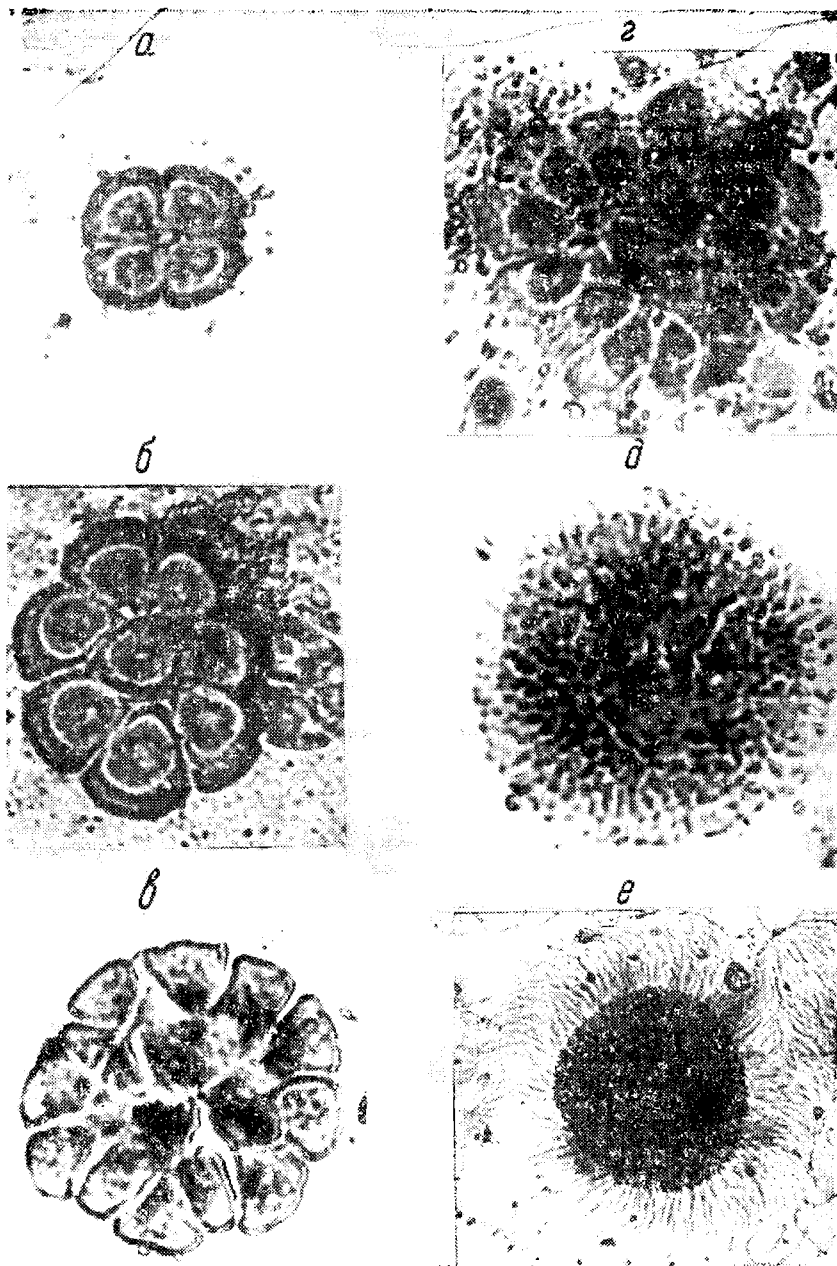


Рис. Сперматогенез — мужские половые клетки на разных стадиях развития. Увеличение — об. 10х ок. 10х, а, б, в — 4—8—16 клеточные стадии сперматогониев, г — 64 — клеточная стадия сперматоцитов, д — сперматидная стадия, е — цитотрофы с созревающими сперматозоидами.

60—70 мкм. Начиная с этой стадии зародышевые клетки заметно уменьшаются, в то время как цитофор растёт. После большого числа делений сперматогонии прекращают деление и становятся сперматоцитами 1-го порядка. Обычно это 32-клеточная стадия. Сперматоциты равномерно располагаются по периферии цитофора. В течение последующего периода происходит деление созревания и осуществляется редукция или уменьшение числа хромосом. В результате сперматоциты 1-го порядка дают 64-клеточную стадию сперматоцитов 2-го порядка. Последующее созревание ведёт к образованию сперматид (рис. 1, д). Масса ядра сперматид уплотняется, составляет большую часть клетки. Постепенно сперматиды становятся овальной формы. Затем ядра сперматид значительно удлинняются и формирующиеся головные концы приобретают удлинённо-овальную форму. Дистальные концы сперматид образуют хвосты, которые у нормальных сперматозоидов значительно длиннее и тоньше, чем голова. Сначала сформированные сперматозоиды равномерно располагаются вокруг цитофора. Головные концы погружены в цитофор. Прямые хвосты по мере созревания становятся подвижными и волнистыми (рис. 1, е). Зрелые сперматозоиды более беспорядочно располагаются в цитофоре (рис. 2). По окончании формирования сперматозоидов цитофор растворяется. Зрелые сперматозоиды нитевидной формы свободно колеблются в семенном мешке. Активное движение не установлено. Формирование сперматозейгм происходит по мере продвижения сперматозоидов от семенной воронки до выходного отверстия (рис. 3). На образование сперматозейгм расходуется весь запас сперматозоидов, который находился в семенном мешке.

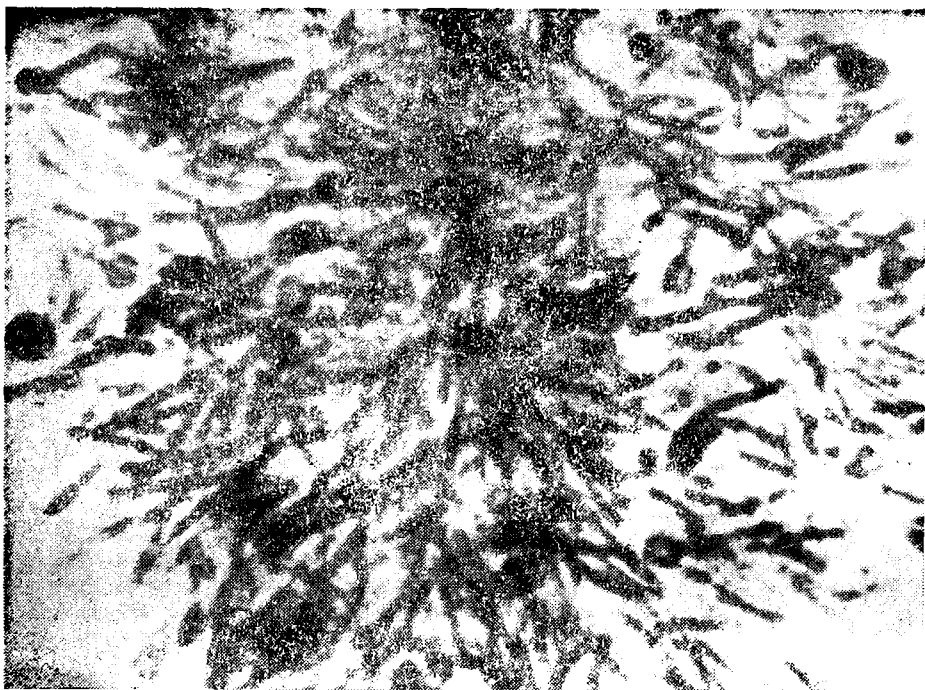


Рис. 2. Зрелые сперматозоиды без цитофора. Увеличение — об. 100х, ок. 10х.

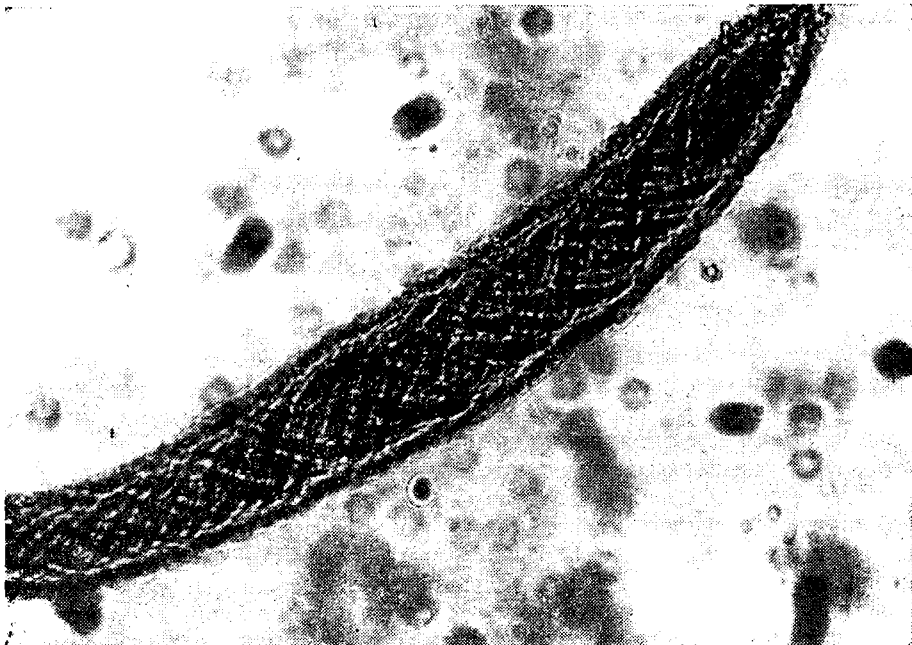


Рис. 3. Сперматозейгма *Tubifex tubifex*. Увеличение — об. 10х, ок. 10х.

Когда функция семенников угасает, начинается активное функционирование яичников. В яичниках развитие женских половых клеток доходит до ранних стадий ооцитов, которые тоже группами отделяются от гонад и продолжают дальнейшее развитие в яйцевых мешках. В отличие от семенников, яичники функционируют на протяжении всего периода размножения, т. е. в течение нескольких месяцев.

Спаривание червей в оптимальных условиях (при температуре 20°) происходит на 40—50-й день жизни, за 2—3 недели до откладки коконов. Во время спаривания черви обмениваются сперматозейгмами. Окончательная подготовка сперматозейгм, находящихся в семеприемниках, к оплодотворению и созревание яиц (накопление желтка) в яйцевых мешках идут одновременно. Наиболее интенсивный рост ооцитов происходит перед самой откладкой. Когда сперматозейгмы и яйца подготовлены к оплодотворению, начинается откладка коконов.

Подробное описание образования кокона у *T. tubifex* дано Хирао [11]. Первым признаком образования кокона служит заметное увеличение толщины и потеря прозрачности эпителием генитальных сегментов. К поверхности разбухшего пояса прилипают частички грунта, что указывает на активную секрецию слизи. Вскоре перепончатая структура отделяется от поверхности кожного эпителия. Затем стенка тела червя в передней части пояса сжимается в направлении передней части тела. Эти движения повторяются несколько раз. Сильные движения продольной и кольцевой мускулатуры наблюдаются по всем сегментам тела. Во время этих движений оболочка кокона постепенно образует отчетливую трубку. Поступление ярых яиц в коконовую трубочку через отверстия женских пор сопровождается несколькими резкими движениями тела червя. В результате чего сначала яйца, а затем сперматозейгма оказываются в коконовой трубочке, которая прикреплена к поверхности тела передним и задним концами. Коконовая трубочка об-

леплена частицами грунта и, когда червь начинает уходить назад, кокон остается на месте и освобождается от тела червя. Вскоре отложенный кокон приобретает овальную форму с вытянутыми с обоих концов пробочками. Сперматозейга в коконе разрушается и содержащиеся в ней сперматозоиды свободно распределяются в белковой жидкости. Оплодотворение яиц происходит примерно через 0.5 ч после откладки кокона [12]. Спустя 2—4 ч после откладки кокона частички грунта отпадают и его поверхность становится чистой и прозрачной.

Из приведенного описания сперматогенеза и оогенеза ясно, что повторное спаривание червей и пополнение запаса сперматозейг невозможно, так как функционирование семенника завершено и резерва сперматозоидов в семенном мешке нет. Однако, по нашим наблюдениям, после откладки первой партии коконов и использования имевшихся в семеприемниках сперматозейг в яйцевых мешках часто еще остается значительный запас готовых к откладке яиц. Поэтому очевиден вывод, что в природных условиях после двуполого размножения, если остается резерв яиц, черви размножаются партеногенетически.

Завершив первый период размножения, особи или погибают, или у них начинается резорбция и последующая регенерация половой системы. Этот процесс занимает 20—25 дней. Половой аппарат восстанавливается, вновь начинается интенсивный сперматогенез, и весь цикл размножения полностью повторяется. Обновление половой системы у отдельных особей может происходить до 5 раз и в каждом последующем цикле возможно чередование дву- и однополого размножения. Этот механизм и обеспечивает высокую индивидуальную плодовитость тубифидов. Все вышеописанное характерно при их групповом культивировании.

Развитие гонад у изолированных особей *T. tubifex* и *L. hoffmeisteri* отклоняется от нормы. У каждого из этих видов отклонения имеют свои особенности. При этом изменения происходят только в ходе сперматогенеза и практически не затрагивают овогенез.

У *T. tubifex* в первом партеногенетическом поколении семенники образуются в конце 1-го месяца жизни червей, т. е. так же, как и при половом размножении при температуре 20°. Позднее они достигают размера 300—400 мкм вместо обычных 700—1000. Сперматогенез проходит замедленно. В семенных мешках очень мало половых клеток, большинство из них находится на стадиях сперматогониев и сперматоцитов. Развитие останавливается перед достижением сперматидных стадий. В некоторых случаях обнаруживаются уродливые цитофоры с несформированными сперматозоидами (рис. 4). Зрелых сперматозоидов, отделившихся от цитофора не найдено. Сперматозейгмы не образуются, семеприемники всегда пусты. Овогенез проходит нормально и яйцевые мешки наполняются зрелыми яйцами. Во втором партеногенетическом поколении (потомство 1-го) количество сперматогониев в семенных мешках еще меньше. В третьем — (потомство 2-го) формирование гонад резко тормозится, и они появляются в конце 3-го месяца жизни. Из 10 серий опытов только в одном наблюдается дальнейшее развитие половой системы, завершение овогенеза и начало размножения. Откладка коконов начинается только на 120-й день жизни червей. Всего было отложено 2 кокона с 11 яйцами. Остальные черви этого поколения погибли с неразвитой половой системой.

У *L. hoffmeisteri* значительная задержка в формировании гонад проявляется уже в первом партеногенетическом поколении (на 50-й день). Сперматогенез протекает вяло и до стадии сперматид доходит небольшое количество половых клеток. Овогенез завершается нормально, в возрасте 3 мес. все черви начинают размножаться. Во втором пар-

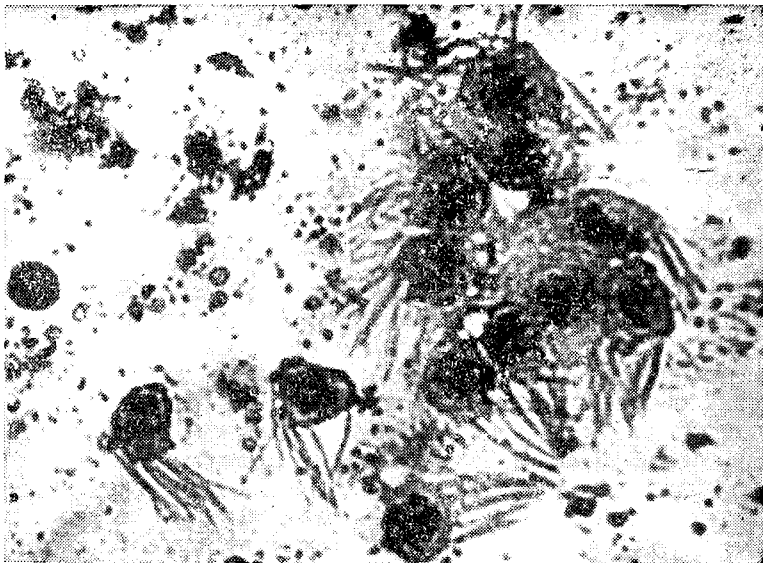


Рис. 4. Уродливые цитофоры со сперматозоидами. Увеличение — об. 10х, ок. 10х.

теногенетическом поколении *L. hoffmeisteri* формирование гонад наблюдается в обычные нормальные сроки (к концу 1-го месяца), а в 2-месячном возрасте черви начинают размножаться на 62—66-й день жизни. В целом сперматогенез замедляется. Сперматозоиды и сперматозейтмы не образуются и семеприемники пусты. 2 партеногенетическое поколение *L. hoffmeisteri* оставляет потомство, но оно оказывается не жизнестойким: вся молодь погибла на ранних стадиях эмбриогенеза.

Во всех случаях партеногенетического размножения обоих видов семеприемники развивались, но были небольших размеров. Резорбция и регенерация половой системы при партеногенезе как и при двуполом размножении может повторяться у одной особи до 5 раз. В процессе восстановления половой системы у этих особей после резорбции сперматогенез приостанавливается на начальных стадиях, как и при первом созревании.

С тем, чтобы проверить обратимость рассматриваемых типов размножения, были поставлены специальные опыты, в которых полученная путем партеногенеза молодь *T. tubifex* после созревания и 6-месячного размножения в изоляции, была объединена в группу и размножалась еще 2,5 мес. В другом случае эта молодь была объединена сразу после выхода из коконов. Контроль за состоянием половой системы показал, что в первом случае черви продолжали размножаться партеногенетически, видимо, уже по возрасту они были не в состоянии осуществить нормальный сперматогенез. Во втором — гонады развивались полноценно, сперматогенез проходил нормально и черви размножались двуполом путем.

Эффективность партеногенетического размножения

Проведенные эксперименты показали, что продолжительность жизни размножающихся партеногенетических особей *T. tubifex* колеблется в широких пределах (от 70 до 530 дней). За время жизни в изоляции

одна особь способна отложить от 28 до 128 яиц. Было установлено, что все особи четко разделяются на 2 группы: 1 — с коротким жизненным циклом, отмирающие после первого периода размножения, 2 — с длительным жизненным циклом, размножающиеся несколько раз с перерывами на резорбцию и регенерацию половой системы.

В первом поколении партеногенетические особи *T. tubifex* с коротким жизненным циклом составили 60%, во 2-м — 40%. Их средняя плодовитость 42 и 30 яиц соответственно. Среди особей с длительным жизненным циклом в первом поколении часть червей размножалась дважды. Их средняя плодовитость составила 90 яиц. Остальные особи размножались трижды. Среднее количество яиц у этих червей оказалось равным 112. По периодам размножения плодовитость равномерно уменьшалась (48, 34, 29). Во втором поколении часть червей также размножалась дважды, отложив в среднем по 50 яиц, другие погибли после 3-го размножения при плодовитости 40 яиц, а оставшиеся в результате 5-кратной откладки коконов произвели от 60 до 110 яиц.

Итак, особи с коротким жизненным циклом 1 и 2-го поколений *T. tubifex* отличаются от длинноцикловых несколько ускоренным темпом полового созревания, втрое меньшей плодовитостью и вдвое меньшей продолжительностью жизни. Второе поколение менее плодовито, а в 3-м половой зрелости достигало всего 10% червей (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика 1—3-го партеногенетических поколений *T. tubifex*

Продолжительность жизненного цикла, дни	Короткий			Длительный	
	95±5.6	106±3.8	—	245±10.0	380±9.9
Поколение	1	2	3	1	2
Длительность созревания, дни	52±1.9	58±1.5	94±4.0	60±0.8	72±3.0
Число периодов размножения	1	1	1	2—3	2—6
Количество яиц	42±4.3	30±3.3	—	101±4.0	92±6.4
Количество особей в популяции, %	60	40	10	40	60

Продолжительность жизни партеногенетически размножавшихся *L. hoffmeisteri* колебалась в пределах 36—549 дней, а плодовитость от 15 до 236 яиц. Особи с коротким жизненным циклом составили в первом поколении 31%, во втором — 22%, со средней плодовитостью 55 и 75 яиц соответственно. В отличие от *T. tubifex* 44% особей 2-го поколения не достигли половой зрелости и погибли до начала размножения в возрасте 36—40 дней. Среди особей с длительным жизненным циклом в 1-м поколении размножавшиеся дважды составили 25%, трижды — 20%, 4 и 5 раз — 25%. Их индивидуальная плодовитость была соответственно 188, 223 и 236 яиц. По периодам размножения она колебалась сильнее, чем у *T. tubifex* и возрастала после 1 и 2-й резорбций половой системы. В отличие от *T. tubifex* 2-е поколение *L. hoffmeisteri* с коротким жизненным циклом оказалось более плодовитым, чем особи с длительным жизненным циклом (табл. 2).

При сравнении плодовитости особей, размножавшихся нормальным половым путем и партеногенетически (табл. 3), оказалось, что у *T. tubifex* индивидуальная плодовитость — количество яиц, отложенных одной особью за месяц, практически одинакова 24—25. Только во 2-м партеногенетическом поколении она ниже. Общая плодовитость — коли-

Характеристика 1, 2-го партеногенетических поколений
Limnodrilus hoffmeisteri

Продолжительность жизненного цикла, дни	Короткий		Длительный	
	150±10.1	115±7.0	349±8.7	181±6.4
Поколение	1	2	1	2
Длительность созревания, дни	92±3.9	62±1.2	90±7.5	66±1.5
Число периодов размножения	1	1	2-5	2-3
Количество яиц	55±5.6	75±7.5	223±11.5	83±8.3

Таблица 3

Плодовитость *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri* при половом
и партеногенетическом размножении

Виды	<i>Tubifex tubifex</i>			<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>		
	нормаль- ное половое	партеногенетическое		нормаль- ное половое	партеногенетическое	
тип размножения						
поколение		1	2		1	2
Число яиц в кокопе	4±0.2	4±0.5	3±0.8	6±0.5	5±0.3	4±0.4
Всего яиц за месяц	25±0.8	24±1.2	18±1.5	30±1.0	30±0.9	26±0.5
Всего яиц за жизненный цикл особи	297±3.6	120±4.5	110±3.7	300±5.0	223±2.5	140±4.2

чество яиц, отложенное особью за весь жизненный цикл при партеногенезе, в 1 и во 2-м поколениях ниже в 2 раза, чем при половом размножении. Число яиц в коконах одинаково при обоих типах размножения.

У *L. hoffmeisteri* индивидуальная плодовитость при половом и партеногенетическом размножении выше, чем у *T. tubifex*. Общая же плодовитость при партеногенезе у обоих видов ниже, чем при половом размножении.

Обсуждение результатов

В классе олигохет явление партеногенеза изучалось на земляных червях. Гаврилов [9] и Эванс [7] доказали, что дождевые черви размножаются двуполым и однополым путем. У одних видов партеногенез может быть факультативным, у других он обязателен. На *Eiseniella tetraedra* (Sav.), выращенных поодиночке, удалось установить, что эти черви способны откладывать коконы с нормально развивающимися яйцами. Спермообразование, достигающее стадии зрелых сперматозоидов, было обнаружено только у 10% особей, а у остальных оно далеко не дошло до завершения. Мюльдадь [14] и Омодео [15] пришли к заключению, что партеногенез у земляных червей проявляется только у полиплоидных особей. Христенсен и О'Конор [6] показали, что в природной популяции *Lumbricillus lineatus* (Müll.) из сем. Enchytraeidae имеются особи с диплоидными ($2n=26$) и с триплоидными яйцами ($3n=39$). Триплоидные особи хорошо отличаются от диплоидных отсутствием семенных мешков и задержкой сперматогенеза на сперматидной стадии.

Партеногенетическое потомство они оставляют только в присутствии диплоидных особей, а в изоляции не размножаются. Диплоидные формы размножаются только двуполом путем. Херлант-Мивис [10] никогда не наблюдал у *Eisenia foetida* (Sav.) партеногенетического размножения. Наоборот, Андре [4] показал общую склонность и диплоидных, и полиплоидных особей *Eisenia foetida* (Sav.) к партеногенезу, который в нормальных условиях всегда может проявиться, но не бывает массовым.

Последнее заключение, видимо, ближе всего подходит к нашему случаю факультативного партеногенеза, когда особи после двуполого размножения, израсходовав запас сперматозейгм, могут продолжать размножение однополым способом. Не исключено, что это явление достаточно широко распространено у тубифицид, поскольку при обработке проб из различных водоемов в естественных популяциях *T. tubifex*, *L. hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniense* часто встречаются особи с пустыми семеприемниками и значительным количеством зрелых яиц в яйцевых мешках. Существенным отличием наших результатов от результатов, полученных на других группах олигохет, является то, что во всех опытах с *T. tubifex*, и *L. hoffmeisteri* изолированные особи оказались способными размножаться партеногенетически и давать потомство на протяжении 2 поколений. Важен и тот факт, что это потомство, вновь объединенное в группы, восстанавливает способность к двуполому размножению. Природа стимулирующего сперматогенез действия группы совершенно не исследована. Можно лишь предположить, что в основе этого явления вероятней всего лежит какая-то хеморецепторная реакция организма на присутствие партнера для двуполого размножения. Обнаруженная в опытах разнокачественность короткоциклового особей, не способных к резорбции и регенерации половой системы, и длинноциклового, наводит на мысль о существовании ее генетической основы. Решить этот вопрос возможно только путем специальных исследований. Наличие партеногенетического размножения у исследованных массовых видов тубифицид в водоемах разного типа может служить еще одним аргументом в пользу их высокой приспособленности к существованию в динамичных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Поддубная Т. Л. Некоторые данные по размножению тубифицид. — ДАН СССР, 1958, т. 120, № 2, с. 422—424.
2. Поддубная Т. Л. Размножение и плодовитость *Tubifex tubifex* (Müll.) в разных экологических условиях. — В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980, с. 41—52.
3. Чекановская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. Л., 1962. 409 с.
4. André F. Contribution a l'analyse expérimentale de la reproduction des Lombriciens. — Bull. biol. France et Belg., 1963 t. 47, N 1, p. 3—99.
5. Cernosvitov L. Die Selbstbefruchtung bei den Oligochaeten. — Biol. Zbl., 1927, Bd 47, S. 587—595.
6. Christensen B., O'Connor F. B. Pseudofertilization in the genus *Lumbricillus* (Enchytraeidae). — Nature, 1958, vol. 181, N 4615, p. 1085—1086.
7. Evans A. C. Some notes on the reproduction of the British earthworms. — Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 11, 1947, vol. 14, p. 654—659.
8. Gavrilov K. Contribution à l'étude de l'autofécondation chez les Oligochaetes. — Acta Zool. Arg., 1935, t. 16, p. 21—64.
9. Gavrilov K. Sur la reproduction de *Eiseniella tetraedra*. — Acta Zool. Arg. 1939 t 20, p. 439—463.
10. Herlant-Meewis H. Croissance et reproduction de Lombricien *Eisenia foetida*. — Ann. Soc. roy. Zool. Belg., 1954, t. 85, p. 119—151.

11. Hirao Y. Cocoon formation in *Tubifex* with its relation to activity of the clitellar epithelium. — I. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. vi. Zool., 1965, 15, p. 625—632.
12. Hirao Y. Cytological study of fertilization in *Tubifex* egg. — Zool. Mag. Dobutsugaku zasshi, 1968, 77, p. 340—346.
13. Ivanoff P. Die Entwicklung der Larvalsegmenten bei den Anneliden. — Zeitschr. Morph. u. Oekol. Tiere, 1928, Bd 10, H. 1, S. 62—161.
14. Muldal S. The chromosomes of the earthworms. 1. The evolution of polyploidy. — Heredity, 1952, vol. 6, p. 55—76.
15. Omodeo P. Il fenomeno della restituzione premeiotica in Lombrichi parthenogenetici. — Boll. Soc. ital. Biol. Sper, 1951, t. 27, p. 1292—1293.

Н. Р. АРХИПОВА

**К БИОЛОГИИ POTAMOTHRIX HAMMONIENSIS (MICH.)
(OLIGOSCHAETA, TUBIFICIDAE) РЫБИНСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА**

Potamothenix hammoniensis (Mich.) — один из самых распространенных видов тубифицид, типичный пелолимнофил [4, 11]. Предпочитает глубокие илы и заиленные грунты профундали стоячих и малопроточных водоемов. Нередок на глубинах до 60 м, где он единственный представитель олигохет [3]. В реках встречается в основном в условиях небольшой проточности на средне и сильно заиленных песках и гравии [2, 8, 11]. В небольших количествах обнаружен на незаиленных грунтах [7, 10]. Обитает в водоемах разной трофности, главным образом в эвтрофных, достигая численности тысяч и десятков тысяч экз./м². Выдерживает значительное антропогенное загрязнение, но менее резистентен к нему, чем *Tubifex tubifex* (Müll.) и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. [10]. Согласно экологическому спектру, составленному В. И. Жадиным [4], *Potamothenix hammoniensis* — термический мезотип, распространен в водоемах с вегетационным периодом средней продолжительности, с содержанием растворенного в воде кислорода, равным 10—50% насыщения, с нейтральной — слабощелочной активной реакцией среды (рН = 7—9). Вид эвригалинен, известен из некоторых районов Рижского залива и осолоненных участков дельты Дуная [7, 9].

Специально биология *P. hammoniensis* изучалась лишь Джонассоном и Торхауге [12, 14, 15], которым впервые удалось в полевых и экспериментальных условиях получить данные по росту, репродукции и некоторым особенностям жизненного цикла.

В настоящей работе рассмотрена многолетняя динамика популяции *P. hammoniensis*, ее размерно-возрастная структура, сроки размножения, продолжительность эмбрионального развития червей и зависимость этих процессов от температурных условий в водоеме, проанализировано влияние плотности популяции на плодовитость червей.

Наблюдения проводились на серых илах бывшего русла Волги в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на глубине 10—12 м с 1971 по 1977 г. еженедельно в вегетационный сезон и 1—2 раза в месяц в подледный период. Материал собирался малым коробчатым дночерпателем системы Экмана-Берджа с площадью сечения 1/25—1/40 м² (2—5 подъемов). Грунт промывался через мельничный газ № 21—23. Животные выбирались из грунта и фиксировались 8%-м раствором формалина. Дальнейшая обработка осуществлялась по общепринятой методике. Всего собрано и обработано 487 проб. Для определения стадий развития половой системы черви выборочно вскрывались.

Результаты

В бассейне Волги до зарегулирования стока *P. hammoniensis* был известен лишь в районе среднего и нижнего течения р. Оки [5]. В Рыбинском водохранилище в бывшем русле Волги через 3,5 года, а в русле Мологи через 5 лет после затопления *P. hammoniensis* найден в незначительном количестве: 20—180 экз./м² [6]. С 1955 по 1977 г. на серых илах Волжского плеса Рыбинского водохранилища на глубине 10—12 м обнаружено 23 вида олигохет, принадлежащих к семействам Naididae, Tubificidae, Lumbriculidae. К видам, образующим стабильное сообщество, относятся *Isochaetides newaensis* Mich., *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *Potamothrix hammoniensis* (Mich.), *Potamothrix moldaviensis* Vjet. at Mraz., *Pelosclex ferox* (Eisen). *Potamothrix hammoniensis* — один из ведущих видов, уступает лишь *Isochaetides newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. В 1976 г. на его долю приходилось 25—67% численности и 5—46% биомассы от общей численности и биомассы олигохет (рис. 1). Максимальную биомассу при незначительной численности в тубифицидном сообществе дает *Isochaetides newaensis*. *Potamothrix moldaviensis* и *Pelosclex ferox* сопутствуют 3 доминантным видам.

Изучение многолетней динамики популяции показало, что в 1955—1956 гг. на 14—15-й год существования водохранилища *Potamothrix hammoniensis* встречался эпизодически, его наибольшая численность 55 экз./м², биомасса 0,05 г/м². В 1957—1958 гг. этот вид присутствовал в биоценозе на протяжении всего периода исследования с февраля по ноябрь. В вегетационный сезон его численность достигала 320—400 экз./м². В 70-е годы максимальная численность (до 6925 экз./м²)

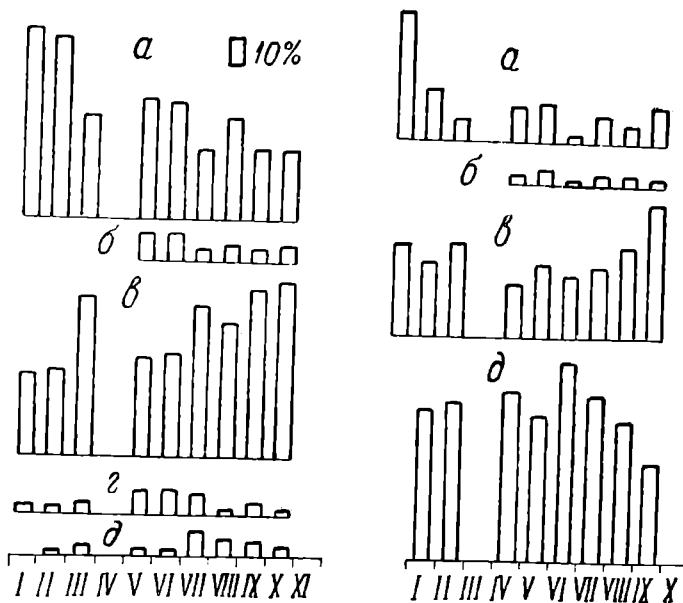


Рис. 1. Соотношение численности и биомассы тубифицид на серых илах Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Слева — численность, справа — биомасса; а — *P. hammoniensis*, б — *P. moldaviensis*, в — *L. hoffmeisteri*, г — *P. ferox*, д — *I. newaensis*; по вертикали — численность и биомасса, %, по горизонтали — месяцы.

была зарегистрирована в июне — августе 1971 г. В 1959—1970 гг. систематические наблюдения не проводились.

Динамика биомассы отражает общую тенденцию изменения численности популяции. Нарастание биомассы происходит в момент активного генеративного и соматического роста червей и увеличения численности популяции в результате отрождения новой генерации. В 70-е годы она колебалась от 0.02 до 2.7 г/м².

Для определения характера изменения численности и биомассы популяции в многолетнем плане рассмотрено изменение их среднего уровня (рис. 2, 3). Так как пробы отбирались в разные временные интервалы, для сопоставимости результатов определение достоверности разности средних проведено для 3 периодов: январь—ноябрь, май—ноябрь (начало и конец вегетационного сезона), июнь—август (период отрождения новой генерации и активного роста червей). За минимальный порог вероятности безошибочных прогнозов был принят первый порог β , равный 0.95.

С конца 50-х годов произошло заметное увеличение среднего уровня численности и биомассы. Самый высокий уровень (3300 экз./м², 1.36 г/м²) был в июне—августе 1971 г. В последующие годы плотность популяции уменьшилась. В 1974 г. численность и биомасса снизились в 6—7 раз по сравнению с 1971 г. Во второй половине 70-х годов плотность популяции вновь возросла. Средний уровень численности и биомассы в 50—70-е годы подвержен значительным флюктуациям.

Оценка достоверности разности средних показала наименьший уровень численности в 1957 г. В 1958 г. численность червей несмотря на увеличение, была меньше, чем в 70-е годы. В 1972—1977 гг. достоверной разности между выборочными средними нет. Следует предположить, что численность червей в эти годы оставалась относительно стабильной (рис. 2).

Аналогичен общий характер изменения среднего уровня биомассы популяции (рис. 3). В 1957 г. биомасса червей была ниже, чем в другие годы. В 1974 г. среднегодовой уровень биомассы близок к таковому 1958 г. Критерии достоверности разности средних между 1972 г. и последующими годами и между 1976 и 1977 гг. меньше стандартных значений для минимального порога вероятности. В период активного роста

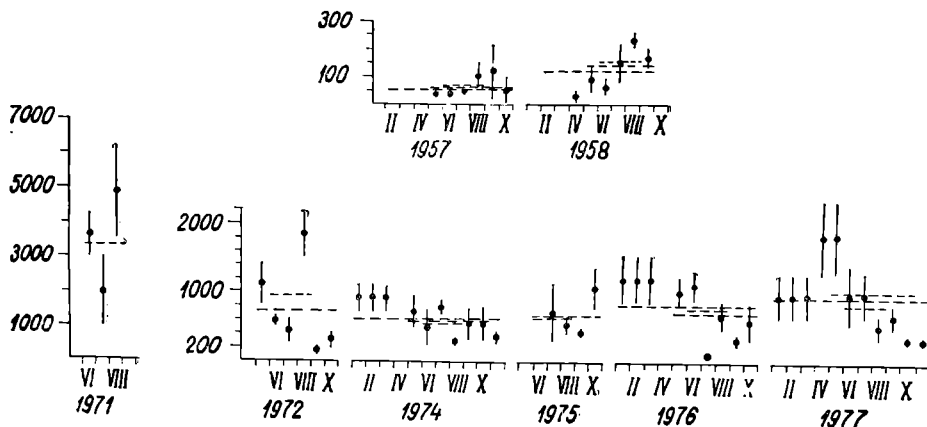


Рис. 2. Многолетние изменения численности *P. hammoniensis*. Горизонтальные линии — средний уровень (\bar{X}), вертикальные — ошибка репрезентативности (m_x); по оси ординат — численность, экз./м², по оси абсцисс — месяцы, годы.

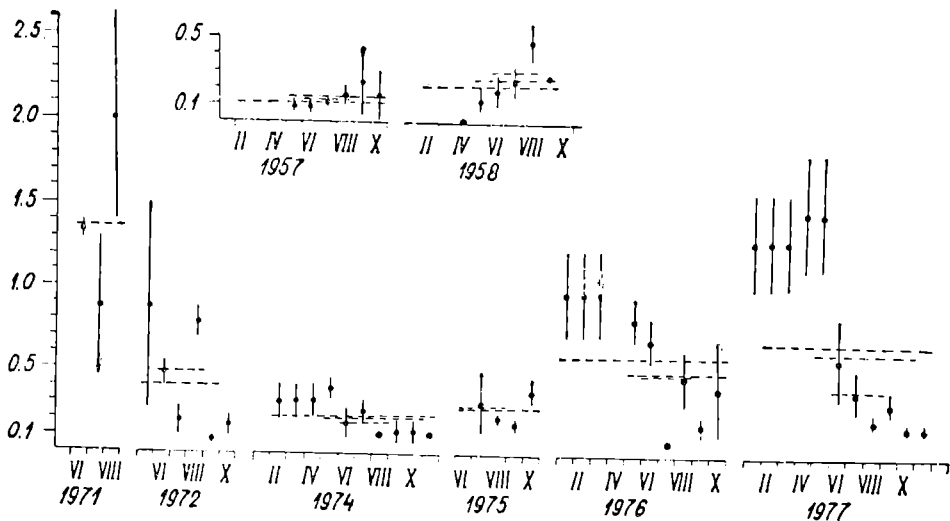


Рис. 3. Многолетние изменения биомассы *P. hammoniensis*. По оси ординат — биомасса, г/м²; остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

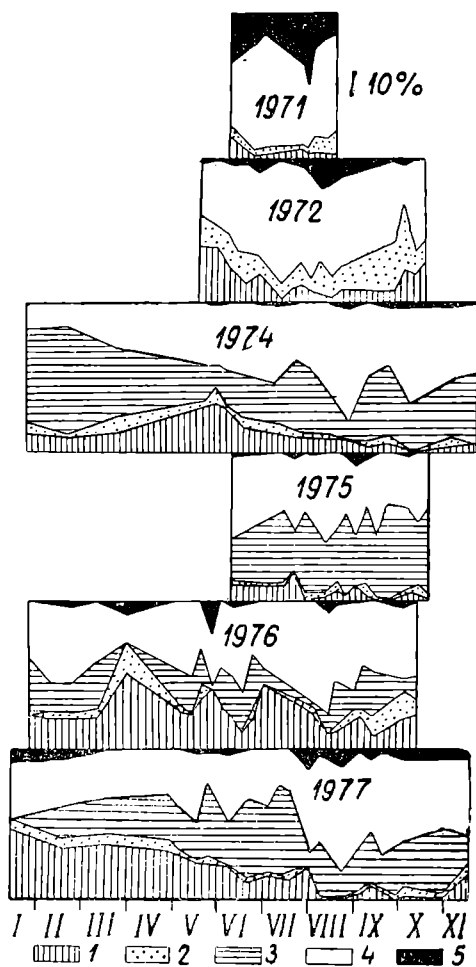


Рис. 4. Изменение относительной численности червей разной стадии половой зрелости. 1 — половозрелые черви с поясками, 2 — с развитой или резорбирующейся половой системой, 3 — молодь длиной 2—5 мм (в 1971—1972 гг. не выделялась), 4 — без развитой половой системы длиной до 10 мм, 5 — без развитой половой системы длиной более 10 мм; по вертикали — численность, %, по горизонтали — месяцы.

и отрождения червей (июнь — август) в 1972 и 1976 гг. биомасса намного выше, чем в 1974 г.

Сравнение плотности популяции по среднему уровню численности и биомассы в разные периоды наблюдения вносят небольшие коррективы в определение степени достоверности отличия.

В результате анализа структуры популяции по численному соотношению червей разного размера и стадий половой зрелости установлено, что половозрелые черви с поясками составляют до 39%, молодь длиной 2—5 мм — 7—71% и подростки и взрослые особи с развивающейся или резорбирующей половой системой — 20—68% (рис. 4). Половозрелые черви с поясками встречаются круглый год. Относительная численность их независимо от колебания численности популяции в 70-е годы находилась примерно в одних пределах изменения, достигая максимума в начале периода размножения. Неполовозрелая часть популяции, куда включены все остальные черви, имела наибольшую численность в 1971 г. Их абсолютная численность в 1972 г. снизилась более чем в 2 раза. Уменьшилась численность старых особей, к которым отнесены черви длиной более 10—15 мм. В пробах 1974—1975 гг. они встречались эпизодически и единично, а в 1977 г. численность их вновь возросла до уровня 1972 г.

Размножаются черви в весенне-летний период. Численность размножающихся червей, интенсивность и продолжительность размножения в разные годы неодинаковы. Самый низкий средний уровень численности был в 1974 г., намного ниже, чем в 1976 и 1977 гг. (рис. 5). Достоверных отличий средней численности размножающихся червей в

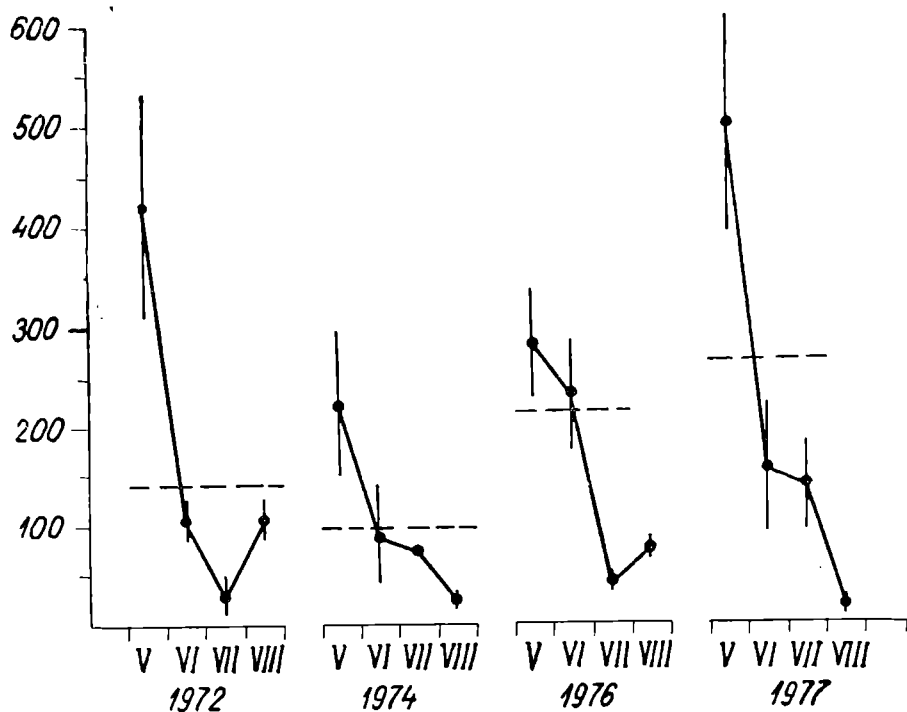


Рис. 5. Изменение численности половозрелых червей с поясками в период размножения. Обозначения те же, что и на рис. 2.

другие годы нет. Уровень 1972 г. близок к среднему многолетнему. Из анализа исключены материалы 1971 и 1975 гг., так как исследования были начаты в момент активного размножения червей.

Анализ размерно-возрастной структуры популяции по диаметру VIII предгенитального сегмента, предложенный Лэдли [13], показал, что в мае к размножению приступают особи с диаметром 0.275—0.925 мм (рис. 6). Средняя численность старых червей с диаметром VIII

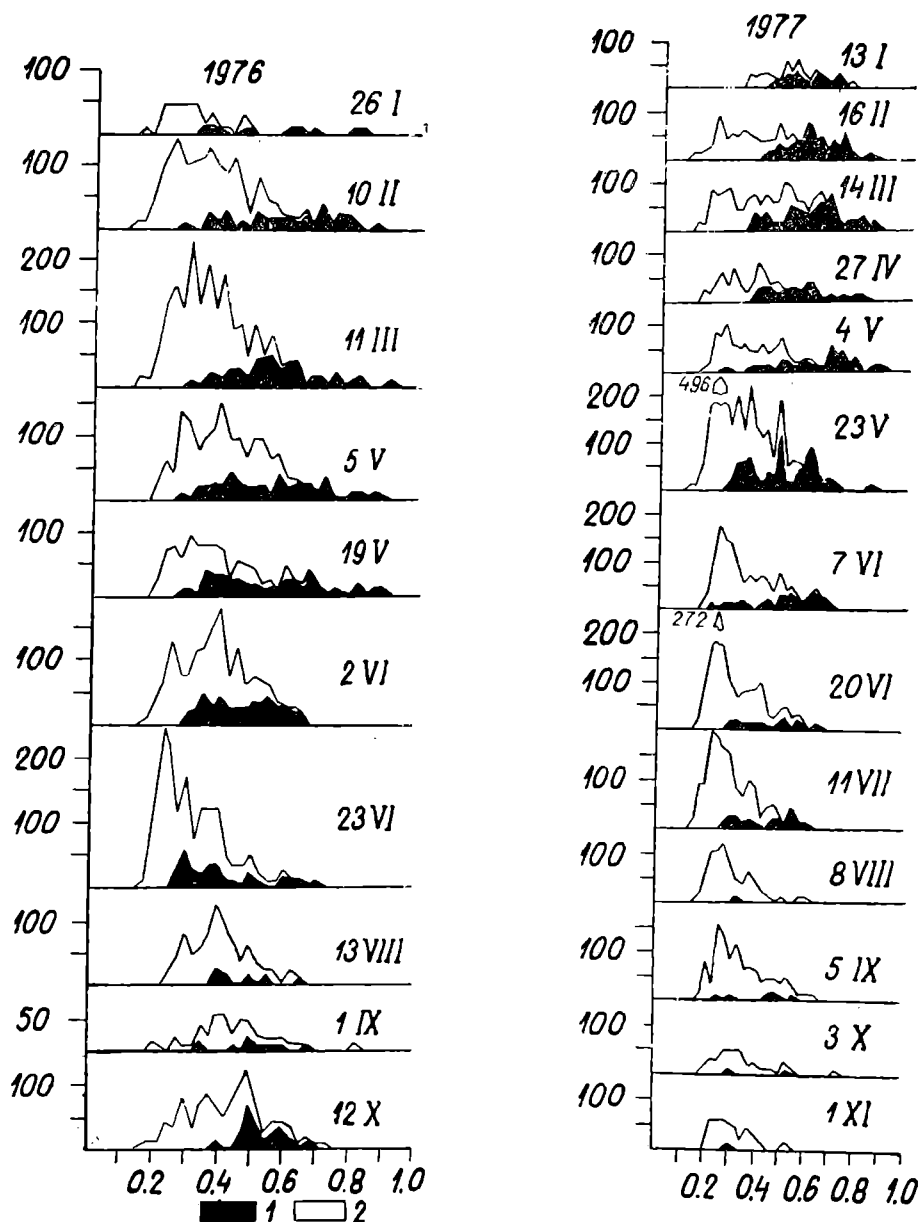


Рис. 6. Распределение червей по диаметру VIII предгенитального сегмента в разные сезоны года. 1 — половозрелые черви с поясами, 2 — неполовозрелые черви; по оси ординат — численность, экз./м², по оси абсцисс — диаметр VIII предгенитального сегмента, мм.

сегмента 0.625—0.925 мм в 1976 г. составила 11%, а в 1977 г. — 13% от общей численности. В конце мая — июне увеличивается численность молодых червей, впервые приступающих к размножению в возрасте 11—13 мес., длиной 5.8—6.8 мм, весом 0.29 мг, с диаметром VIII предгени- тального сегмента 0.275—0.3 мм. Старые особи после размножения от- мирают. В июне 1976 г. их численность составила лишь 2%, а в 1977 г. — 4% от общей.

Размножение начинается в мае с повышением придонной темпера- туры до 6—7°. Общая продолжительность периода размножения чер- вей составляет 2—3 мес. Активное размножение популяции продолжа- ется 1—1.5 мес., до начала июля (до появления максимальной числен- ности коконов) (рис. 7). Температурный диапазон активного размно- жения червей находится в пределах 6—18°. При дальнейшем повышении температуры популяция, как правило, прекращает размножаться. Чис- ленность червей, подготовленных к размножению в июле — августе, ма- ла. В сентябре — ноябре лишь единичные экземпляры имеют в яйцевых мешках 1—2 яйца (до 8—32 яиц на 1 м²). Накопление и рост яиц про- исходит в январе — марте. Спариваются черви после освобождения водо- емов ото льда. Максимальная численность яиц приходится на период активного размножения (рис. 8).

В необычно теплый 1972 г. хорошо выражены 2 периода в размно- жении червей: вторая половина мая — первая половина июня и конец июля — начало августа. Прекращение размножения в июле 1972 г. мож-

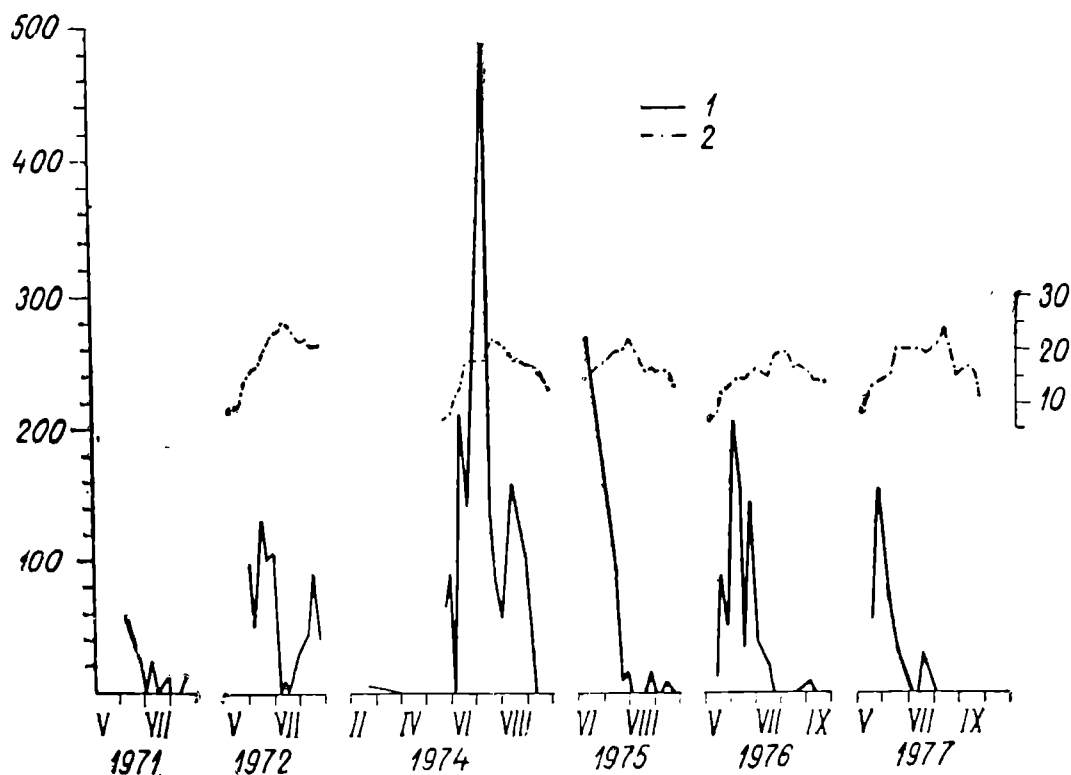


Рис. 7. Многолетние изменения численности коконов *P. hammoniensis*. 1 — коко- ны, 2 — температура; по оси ординат: слева — численность коконов, экз./м², спра- ва — температура, °С, по оси абсцисс — месяцы, годы.

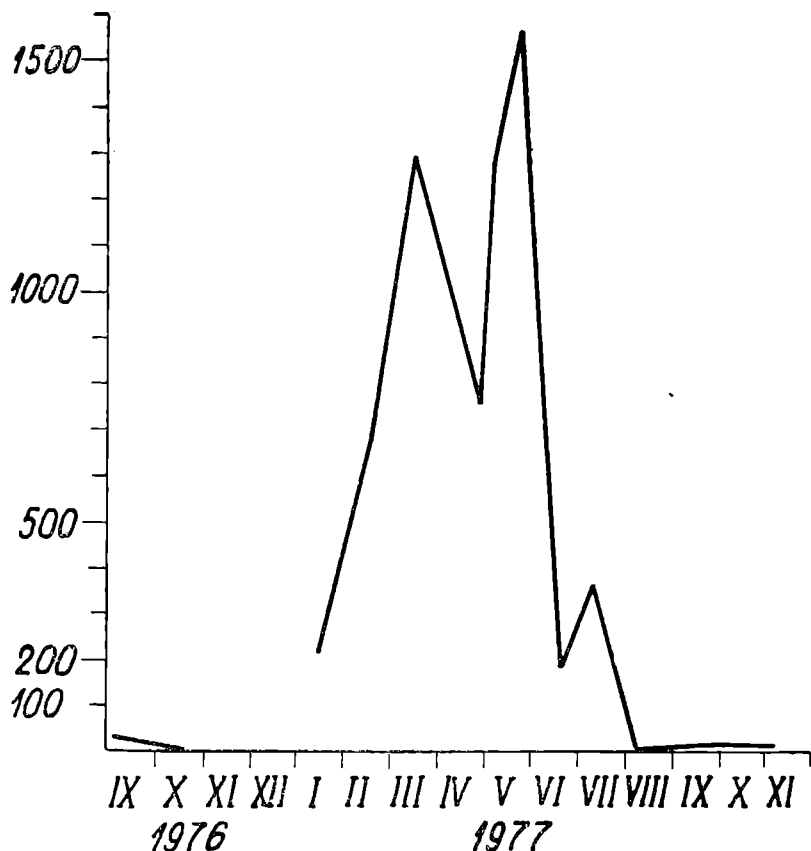


Рис. 8. Сезонные изменения численности яиц *P. hammoniensis*. По оси ординат — численность, экз./м², по оси абсцисс — месяцы, годы.

но рассматривать как вынужденное явление в результате воздействия высоких температур. Не исключено, что к размножению во второй половине лета приступали черви не только старшего поколения, повторно достигшие половой зрелости, но и особи новой генерации. В другие годы выраженного периода покоя в откладке коконов не наблюдалось.

Среднее число эмбрионов в коконе в период размножения в разные годы равно 3—11 (рис. 9), к концу 70-х годов оно постепенно нарастает. Кокон с наибольшим числом эмбрионов (до 20 в 1976 г.) встречается в начале вегетационного сезона в период размножения старых червей. В июне — июле, когда к размножению приступают черви прошлой генерации, средняя индивидуальная плодовитость несколько уменьшается.

Длительность эмбрионального развития червей в разные годы колеблется от 31 до 37 дней. Сумма эффективных градусодней, необходимая для развития червей от яйца до начала выклева, равна 449—499 (см. таблицу). Для развития зародышей от яйца до образования и перемещения зародышевых полосок на вентральную поверхность эмбриона требуется 13—14 дней (172 ± 11 градусодней), а от начала обособления переднего конца до формирования червей, подготовленных к вы-

клеву, — 21 день (319 ± 13 градусодней). Оставшиеся на зиму на поздних стадиях развития эмбрионы могут перезимовать, и весной с повышением температуры покинуть оболочку коконов.

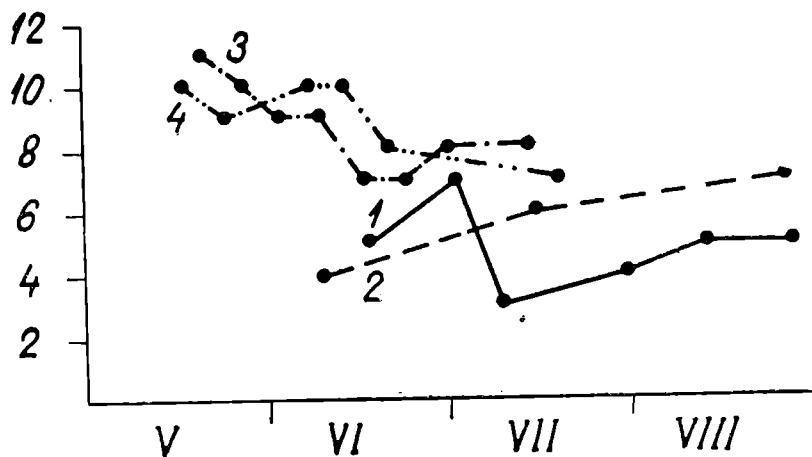


Рис. 9. Изменение среднего числа эмбрионов в коконах *P. hammoniensis* в период размножения в разные годы. 1 — 1974 г., 2 — 1975 г., 3 — 1976 г., 4 — 1977 г.; по оси ординат — число эмбрионов в коконе, по оси абсцисс — месяцы.

Продолжительность эмбрионального развития *P. hammoniensis* на серых илах Рыбинского водохранилища

Годы	Начало откладки коконов	Начало выклева червей	Длительность развития, дни (градусодни)	Температура начала размножения, °С
1972*	18 V—29 V 25 VII	19 VI—27 VI 15 VIII	31 (499) 21 (458)	9.5—14.5 23.4—21.5
1974	до 22 V	17 VI—8 VII	37 (471)	6.7—7.8
1976	13 V—19 V	16 VI—23 VI	35 (468)	8.6—12.2
1977	4 V—16 V	23 V—7 VI	34 (449)	8.0—13.6

Примечание. * В 1972 г. популяция размножалась дважды.

В эмбриональный период происходит гибель зародышей на разных стадиях развития, кроме того у части эмбрионов наблюдается раздвоение тела, что препятствует выклеву. В 1976 и 1977 гг. максимальная численность мертвых эмбрионов соответственно равнялась 120 и 64 экз./м², а аномально развитых червей 88 и 40 экз./м².

Молодь новой генерации появляется в первой половине лета. Выклев продолжается до сентября. В разные годы в зависимости от начальных сроков размножения червей и температурных условий в период эмбрионального развития начало выклева может изменяться и приходится на конец мая—вторую половину июня.

Сроки появления в популяции поколения исследуемого года на примере 1976 и 1977 гг. хорошо согласуются с продолжительностью эмбрионального развития червей в водоеме. В конце мая—июне происходит

увеличение численности червей с диаметром VIII предгенитального сегмента 0.125—0.25 мм (рис. 6).

Сравнение расчетной численности молодежи (по количеству коконов на 1 м² и числу эмбрионов в коконе за вычетом нежизнеспособных) с численностью молодежи в дночерпательных пробах свидетельствует о том, что значительная элиминация происходит в момент поступления молодежи в водоем:

год	расчетная численность молоди, экз./м ²	численность молоди в пробе, экз./м ²	элиминация молоди, %
1974	2480	456	82
1975	1566	400	74
1976	1456	616	58
1977	1216	840	31

К факторам, регулирующим плодовитость популяции, по-видимому, относятся численность потенциальных производителей в начале размножения (рис. 10) и общая численность червей в период отрождения новой генерации и активного роста особей (рис. 11).

Незначительное увеличение численности потенциальных производителей в 1976 г. по сравнению с 1974 г. привело к снижению численности отложенных коконов в 2.5 раза. Заметно уменьшилась и численность эмбрионов. В 1977 г. численность потенциальных производителей увеличилась более чем в 2 раза по сравнению с 1976 г., однако их вос-

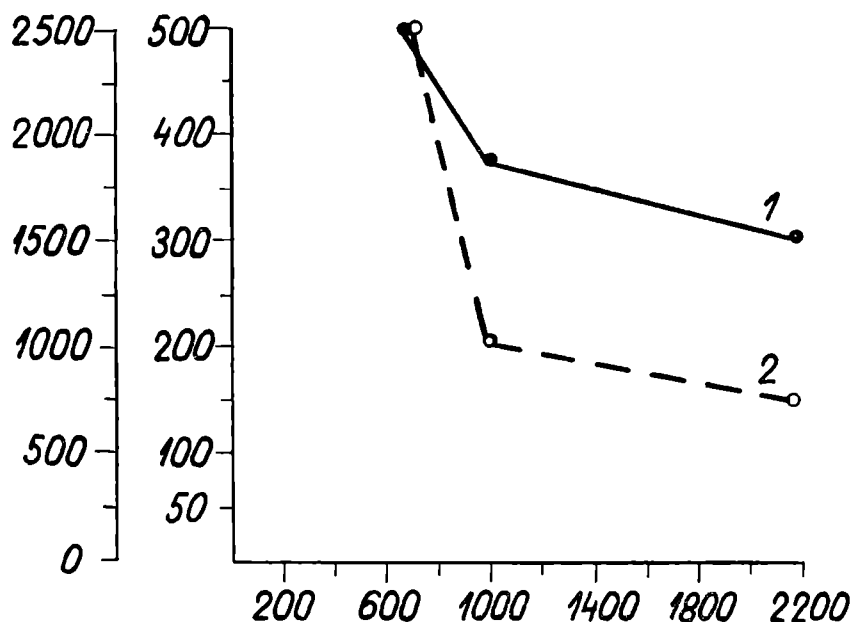


Рис. 10. Зависимость воспроизводительной способности *P. hammoniensis* от численности потенциальных производителей в мае. 1 — эмбрионы, 2 — коконы; по оси ординат слева направо — численность эмбрионов, экз./м², коконов, экз./м², по оси абсцисс — численность червей, экз./м².

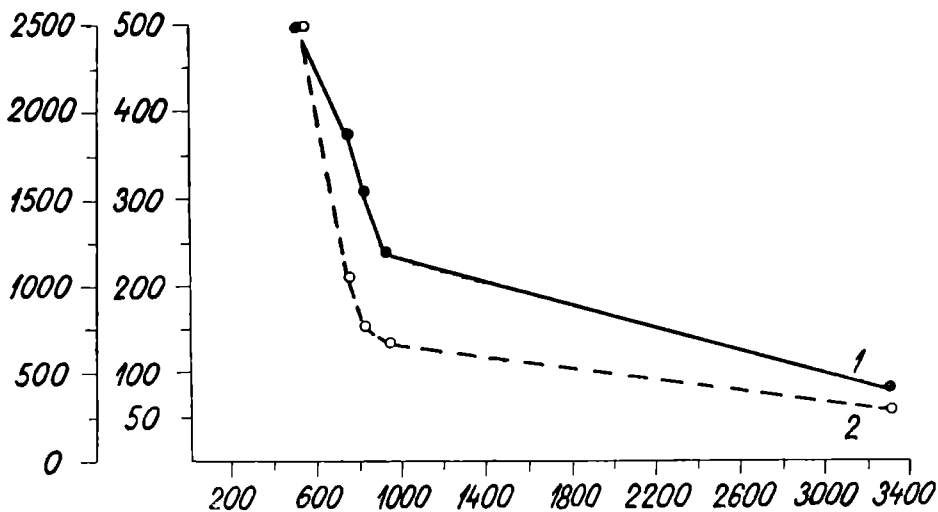


Рис. 11. Зависимость воспроизводительной способности *P. hammoniensis* от численности червей в июне—августе. Обозначения те же, что и на рис. 10.

производительная способность не претерпела большого изменения. Уменьшилось количество отложенных коконов и эмбрионов к концу 70-х годов и в зависимости от плотности червей летом. При небольшой разнице численности червей плодовитость популяции в 1977 г. была выше, чем в 1972 г. Минимальное количество коконов и эмбрионов черви откладывают при высокой численности популяции (1971 г.).

Несмотря на уменьшение численности размножающихся червей в популяции сохраняется тенденция к поддержанию численности на уровне, необходимом для сохранения вида в биоценозе в результате увеличения плодовитости.

По мере увеличения численности популяции и размножающихся червей и уменьшения количества отложенных коконов увеличивается среднее число эмбрионов в коконе (рис. 12). Так, с 1974 по 1977 гг. численность коконов снизилась более чем в 3 раза, а среднее число эмбрионов в коконе увеличилось вдвое. Поэтому несмотря на это увеличение общая численность эмбрионов снизилась в 1.6 раза.

Для оценки степени влияния на плодовитость плотности популяции и температуры в сравнительном аспекте определялась зависимость плодовитости популяции *P. hammoniensis* от эффективного запаса тепла в период покоя в размножении популяции с сентября до начала размножения в будущем году. За биологический нуль для генеративного роста была принята температура 0.5° . По данным Торхауге [15] рост *P. hammoniensis* задерживается в температурном интервале $0.5—2.5^{\circ}$. Как отмечалось выше, генеративный рост червей (накопление и рост яиц в яйцевых мешках) у *P. hammoniensis* в Рыбинском водохранилище происходит зимой. В подледный период грунты водохранилища сохраняют тепло, достаточное для протекания процессов генеративного роста. Температура дна Рыбинского водохранилища зимой на отдельных участках колеблется от 0 до 5° [1].

С увеличением суммы эффективных градусодней увеличивается и среднее число эмбрионов в коконе. Однако строгой прямолинейной зависимости нет. Не обнаружено определенной зависимости между эф-

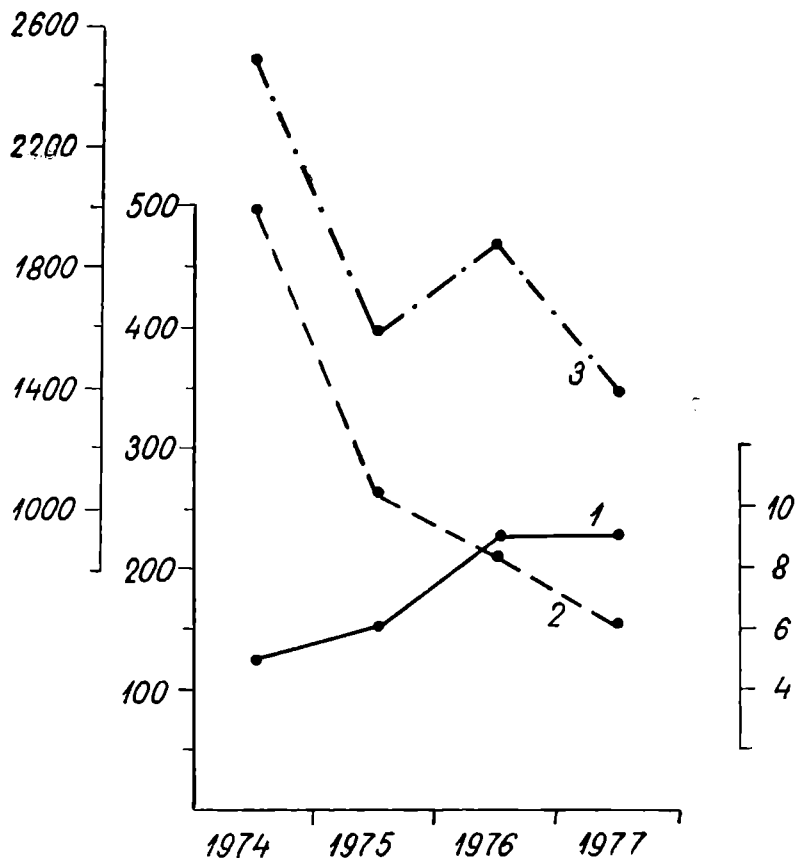


Рис. 12. Многолетние изменения воспроизводительной способности *P. hammoniensis*. 1 — среднее число эмбрионов в кокопе, 2 — численность коконов, 3 — общая численность эмбрионов; по оси ординат слева направо — численность эмбрионов, экз./м², коконов, экз./м², количество эмбрионов в кокопе, шт., по оси абсцисс — годы.

фективным запасом тепла и численностью отложенных коконов и эмбрионов.

По всей видимости, в регуляции плодовитости ведущая роль принадлежит плотности популяции и возрасту размножающихся червей, хотя нельзя игнорировать влияние абиотических факторов на процессы генеративного роста.

Исходя из проведенного исследования, следует предположить, что изменение численности популяции зависит не только от условий существования, но и непосредственно связано с длительностью жизненного цикла. Уменьшение численности червей в первой половине 70-х годов можно объяснить естественной смертностью особей старшего возраста. 1974 год — год с наименьшей численностью червей выбран за исходный в изучении длительности жизненного цикла. Несмотря на относительно небольшое поступление молодежи нового поколения в результате высокой смертности, численность и биомасса постепенно возрастают. Увеличение к 1977 г. численности крупных особей длиной более 10—15 мм и биомассы популяции за счет роста не только численности червей, но

и среднего веса, позволяют заключить, что в популяции присутствуют черви в возрасте 2—3 лет. Увеличение среднего числа эмбрионов в конце, видимо, также обусловлено старением червей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На серых илах Волжского плеса Рыбинского водохранилища *P. hammoniensis* является ведущим по численности и биомассе видом. Численность и биомасса его популяции подвержена значительным многолетним изменениям.

В условиях водохранилища вид живет не менее 2—3 лет. Популяция представлена несколькими возрастными группами. Треть численности составляют половозрелые черви с поясками, участвующие или подготавливающиеся к размножению. Остальная часть популяции состоит из неполовозрелых червей с развивающейся или резорбирующей половой системой.

Размножение червей начинается в мае и продолжается 2—3 мес. К размножению черви приступают на 2-м году жизни. Старые особи после размножения отмирают. Продолжительность инкубационного периода около месяца. Сумма тепла, необходимая для развития червей от яйца до начала выклева, равна 469 ± 9 градусодням.

В период относительного покоя в половой активности с сентября исследуемого года до начала размножения в будущем году черви подготавливаются к новому размножению. Происходит накопление и рост яиц в яйцевых мешках.

Прослеживается обратная корреляция между плотностью и плодовитостью популяции. С уменьшением среднего уровня численности и биомассы в начале 70-х годов в результате отмирания червей старшего возраста увеличивается ее плодовитость. С середины 70-х годов наблюдается постепенное увеличение численности и биомассы, нарастает тенденция старения популяции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бакастов С. С. Распределение и динамика температуры дна Рыбинского водохранилища в зимний период. — В кн.: Динамика водных масс водохранилищ. Л., 1965, с. 70—78.
2. Гольд З. Г., Запекина-Дулькейт Ю. И. К изучению малощетинковых червей (*Oligochaeta*) р. Маны. — Тр. гос. заповедн. «Столбы», 1972, вып. 9, с. 180—186.
3. Григялис А. И. Зообентос озера Таурагну и перспективы его использования. — Тр. АН Лит. ССР, 1963, сер. В, вып. 2(31), с. 49—58.
4. Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. М.; Л., 1940, т. 5, вып. 3—4, с. 519—991.
5. Ласточкин Д. А. Материалы по фауне *Oligochaeta limicola* России. — В кн.: Работы Окской биол. ст. в гор. Муроме. Муром, 1927, т. 5, вып. 1, с. 5—34.
6. Ласточкин Д. А. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. — Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, М.; Л., 1949, т. I, с. 57—72.
7. Тим Т. Э. О малощетинковых червях морских водоемов Эстонской ССР. — Изв. АН Эст. ССР, 1965, т. 14, № 1, с. 36—48.
8. Тим Т. Э. О распространении малощетинковых червей в текущих водоемах Эстонии. — Ежегодник об-ва естествоиспыт. АН Эст. ССР, 1967, т. 56, с. 165—174.
9. Финогенова Н. П. Малощетинковые черви Советского участка Дупая и придунайских водоемов. — Зоол. ж., 1968, т. 47, вып. 7, с. 1002—1010.
10. Финогенова Н. П. Значение олигохет как индикаторов загрязненных вод. — В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 51—59.
11. Фоменко Н. В. Об экологических группах олигохет (*Oligochaeta*) р. Днепра. — В кн.: Водные малощетинковые черви. М., 1972, т. 17, с. 94—106.

12. Jonasson P. M.; Thorhaug F. Life cycle of *Potamothrix hammoniensis* (Tubificidae) in the profundal of eutrophic lake. — *Oikos*. Copenhagen, 1972, vol. 23, N 2, p. 151—158.

13. Ladle M. The biology of *Oligochaeta* from Dorsert chalk streams. — *Freshwat. Biol.*, 1971, vol. 1, p. 83—97.

14. Thorhaug F. Reproduction of *Potamothrix hammoniensis* (Tubificidae, *Oligochaeta*) in lake Esrom, Denmark. A field and laboratory study. — *Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, 1975, Bd 76, H. 4, S. 449—474.

15. Thorhaug F. Growth and life cycle of *Potamothrix hammoniensis* (Tubificidae, *Oligochaeta*) in the profundal of eutrophic lake Esrom. A field and laboratory study. — *Arch. Hydrobiol.*, Stuttgart, 1976, Bd 78, H. 1, S. 71—85.

Л. Г. БУТОРИНА

**ВЛИЯНИЕ ЗРИТЕЛЬНОГО ВОСПРИЯТИЯ
НА СКОРОСТЬ ДЫХАНИЯ
POLYPHEMUS PEDICULUS (L.) (CLADOCERA)**

Предыдущими исследованиями установлено, что зрение имеет большое значение в жизни *Polypheumus pediculus* [1, 3—5], как очевидно, и всех *Cladocera* [7—9]. Зрительное восприятие особей своего вида, других животных, пищи, характера биотопа меняет без видимого изменения скорости перемещения рачков их поведение, скорость дыхания, а вместе с ним и интенсивность всего обмена [4, 7—9]. Особи *P. pediculus* способны через стекло респирометров различать окружающую среду, реагируя на нее изменением скорости дыхания [4]. Степень и характер колебаний уровня потребления кислорода определяется полом, возрастом и физиологическим состоянием полифемов.

Обнаруженная особенность физиологии *P. pediculus* была использована нами для косвенной оценки роли зрительного фактора в жизненных процессах и поведении рачка, в частности для установления связи и влияния зрительного стимула на скорость дыхания полифемов.

С этой целью рачков, не нуждающихся в предварительной адаптации [6], помещали в конические респирометры с притертыми пробками объемом 20—25 см³, заполненные водой из водоема, профильтрованной через двойной слой мельничного газа № 68. В каждом респирометре находилось по 30 только что выловленных из водоема особей одного пола, возраста, размера и физиологического состояния. Часть склянок оставались пустыми без рачков и служили контролем. Подготовленные к опыту респирометры опускали в плексиглазовые кристаллизаторы с профильтрованной водой, установленные на улице на расстоянии 20—30 см друг от друга на сером (цементном) фоне при ровном освещении — без прямого воздействия солнечных лучей. Между респирометрами в кристаллизаторах были интервалы, равные 0, 1, 2, 3, 5, 10, 20 и 30 см (рис. 1). Для каждого исследуемого интервала использовали отдельный кристаллизатор, в котором одновременно находилось не менее 3 респирометров (рис. 1). Исходным моментом — контролем для определения роли зрительного стимула и силы ответных дыхательных реакций полифема в опыте служила величина потребления кислорода рачками в изолированных стаях, полностью лишенных каких-либо зрительных восприятий. Для их получения одиночные респирометры со стайкой особей опускали в отдельные кристаллизаторы, которые помещали в те

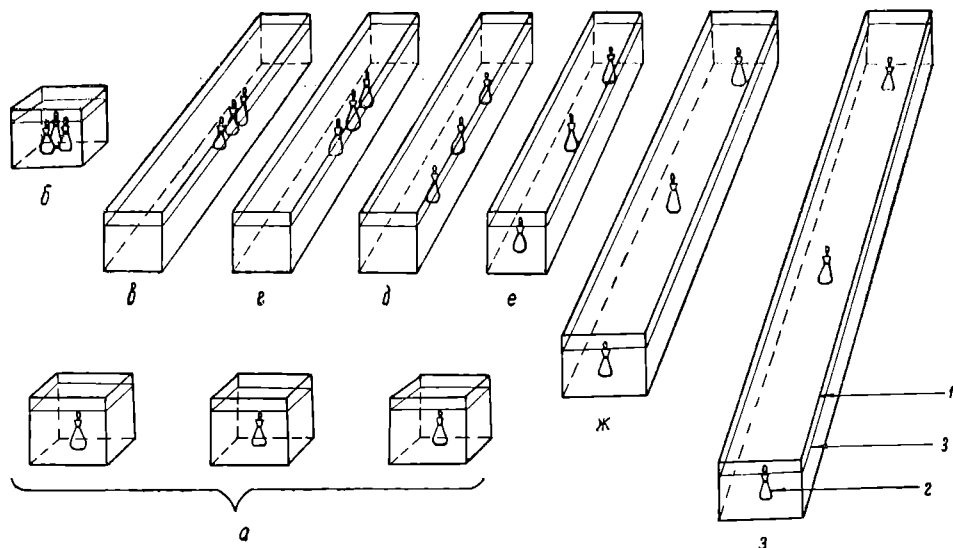


Рис. 1. Схема расположения respiromетров в кристаллизаторах. а — изолированные склянки (≈ см), б — при расстоянии 0 см, в — 1 см, г — при 3 см, д — при 5 см, е — при 10 см, ж — при 20 см, з — при 30 см; 1 — кристаллизатор, 2 — респиromетр, 3 — уровень воды.

же условия, что и опытные, но на более значительном расстоянии друг от друга (до 50—60 см) (рис. 1, а).

Опыты с разными особями полифема ставили в 2—5 повторностях. Длительность каждого опыта составляла 3 ч: с 11—12 до 14—15 ч. За распределением рачков в респиromетрах проводили визуальные наблюдения и зарисовки. Обобщенные карты сосредоточения полифемов в опытах через 1.5 ч экспозиции представлены на рис. 2. Фиксация кислорода в респиromетрах по окончании опыта и его последующее определение производили методом Винклера с использованием 0.01-н раствора гипосульфита натрия.

По разнице между контрольными и опытными склянками устанавливалось количество кислорода (мг), поглощенного 30 рачками за 3 ч опыта. Различия дыхания рачков в изолированных респиromетрах, находящихся поодиночке в разных кристаллизаторах, и в группе респиromетров, расположенных на определенном расстоянии друг от друга в одном кристаллизаторе, позволили судить о влиянии зрительных стимулов различной силы на скорость обмена отдельных особей *P. pediculus*. Результаты проведенного эксперимента (табл. 1—3) свидетельствуют о том, что в условиях данного опыта полифема хорошо различают при любом расстоянии между респиromетрами стаи себе подобных особей и реагируют на этот зрительный стимул изменением скорости дыхания. Степень выраженности данного эффекта зависит от пола и физиологического состояния особей.

Визуальные наблюдения показали, что рачки внутри респиromетров уже через 5—10 мин. после начала опыта объединяются в стаю определенной формы с постоянным местоположением внутри сосуда, зависящей только от расстояния между респиromетрами и их положения относительно друг друга в кристаллизаторе.

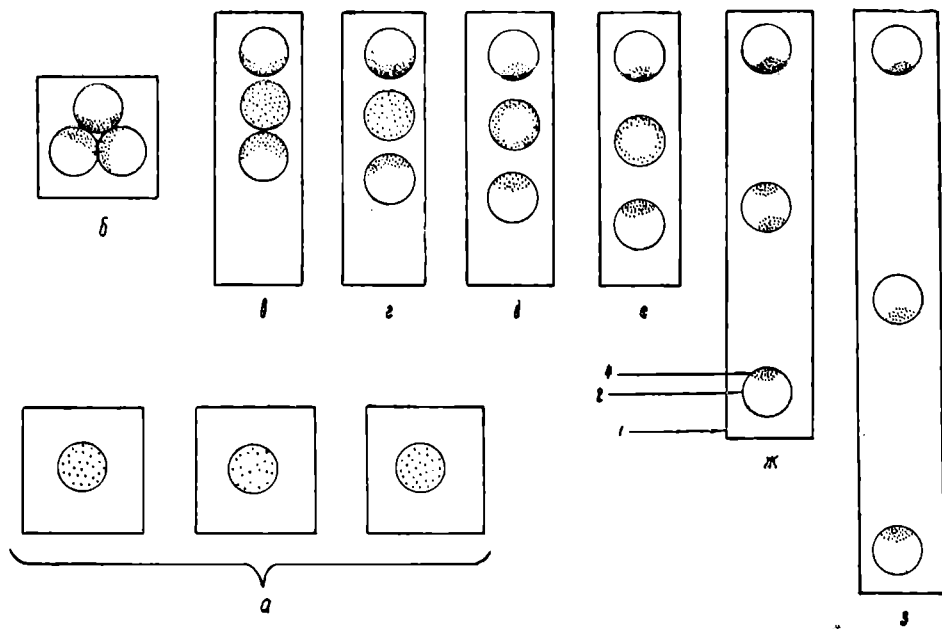


Рис. 2. Сосредоточение рачков при различном интервале между респирометрами. 4 — стайки полифемов; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

В одиночных склянках или, в так называемых изолированных стаях, каждая из которых расположена в отдельном кристаллизаторе и полностью лишена каких-либо зрительных стимулов, рачки распределяются равномерно по всему объему респирометров (рис. 2, а). Расстояния между отдельными особями в стае максимальные. Полифемы свободно, большими пробегами передвигаются по всем направлениям замкнутого пространства.

В склянках, стоящих вплотную друг к другу, рачки располагаются вдоль соприкасающихся стенок (рис. 2, б). Расстояние между особями в стае сокращается. Особи совершают небольшие вертикальные пробеги со дна склянки до ее середины или чуть выше. При этом большинство рачков находится около дна сосуда. По горизонтали респирометра стая занимает узкое пространство воды, значительно не достигающее до середины респирометра.

По мере увеличения расстояния между опытными склянками происходит уменьшение длины пробега каждого рачка и интервала между особями в стае, в силу чего сокращается и общее пространство, занимаемое стаей внутри респирометра. Другими словами, по мере удаления склянок происходит концентрация или уплотнение стай внутри них. Они приобретают форму более или менее плотного комка строгих очертаний, расположенного вблизи дна сосуда. Рачки в стае совершают небольшие хаотические пробежки, не выходя за ее пределы. Одновременно с этим происходит и стабилизация местоположения стаи внутри респирометра. Оно зависит и определяется в первую очередь положением респирометров относительно друг друга в кристаллизаторе, а также расстоянием между ними.

Во всех крайних респирометрах при любом расстоянии между ними стайки находятся у стенок, обращенных к центральному респиро-

Таблица 1

Изменение скорости дыхания (Q , O_2 , мг. 10^{-3} экз. -30 час. -3) партеногенетических самок и гамогенетических самок с яйцами в камере в зависимости от зрительных восприятий

Рас- стоя- ние между респиромет- рами, см	Партеногенетические самки										Гамогенетические самки				
	с развивающимися зародышами					со зрелыми эмбрионами					с яйцами с выводящей камере				
	Q при температуре $20.0-21.0^\circ$					Q при $20.0-21.0^\circ$					Q при $9.3-10.8^\circ$				
	Q — Q_p		Q — Q_p		σ	Q — Q_p		Q — Q_p		σ	Q — Q_p		Q — Q_p		σ
	n	\bar{M}	m	σ		n	\bar{M}	m	σ		n	\bar{M}	m	σ	$\%$
$Q_{\text{с}}^{\text{а}}$	6	27.0	0.0035	0.0062	0	6	35.7	0.0047	0.0071	0	9	31.2	0.0022	0.0075	0
0	6	20.8	0.0017	0.0031	6.2	6	54.2	0.0050	0.0170	-18.5	10	37.3	0.0026	0.0059	-6.1
1	5	22.3	0.0035	0.0058	4.7	5	52.9	0.0076	0.0160	-17.2	9	38.0	0.0017	0.0063	-6.8
2	5	21.0	0.0010	0.0019	6.0	4	57.0	0.0077	0.0162	-21.3	9	39.2	0.0024	0.0082	-8.0
3	5	22.2	0.0022	0.0034	4.8	4	57.4	0.0070	0.0186	-21.7	9	39.8	0.0018	0.0056	-8.6
5	5	20.2	0.0009	0.0018	6.8	5	60.3	0.0076	0.0160	-24.6	9	38.0	0.0022	0.0077	-6.8
10	6	21.8	0.0015	0.0028	5.2	5	55.1	0.0080	0.0169	-19.4	9	38.0	0.0031	0.0099	-6.8
20	6	23.3	0.0021	0.0060	3.7	4	59.6	0.0077	0.0161	-23.9	9	38.2	0.0026	0.0087	-7.0
30	6	23.6	0.0028	0.0073	3.4	6	55.5	0.0082	0.0175	-19.8	9	37.5	0.0024	0.0082	-6.3
Конт- роль	9	173.6	0.0009	0.0018	—	8	212.2	0.0076	0.0159	—	22	226.9	0.0010	0.0048	—

Примечание. $Q_{\text{с}}^{\text{а}}$ — Q_p — разница скорости дыхания ракушек в изолированных станях ($Q_{\text{с}}^{\text{а}}$) и в станях, расположенных на определенном расстоянии (n см) друг от друга.

Таблица 2

Изменение скорости дыхания (Q , O_2 , $мг \cdot 10^{-3}$ экз. $час^{-3}$) гамогенетических самок с яйцами в яичниках в зависимости от силы зрительного сигнала

Расстояние между респирометра- ми, см	Температура, °С												Среднее			
	9.4—9.8						19.8—21.0									
	Qп			Qω-Qп			Qп			Qω-Qп			Qω		Qω-Qп	
	п	\bar{M}	m	σ	O ₂ , мг	%	n	\bar{M}	m	σ	O ₂ , мг	%	\bar{M}	m	O ₂ , мг	%
5	6	21.4	0.0028	0.0041	0	100	3	21.8	0.0013	0.0025	0	100	21.5	0.0030	0	100
0	6	27.1	0.0020	0.0064	-5.7	-26.6	3	28.7	0.0015	0.0028	-6.9	-24.0	27.9	0.0025	-6.4	-29.8
1	6	28.4	0.0026	0.0076	-7.0	-32.7	3	27.0	0.0020	0.0037	-5.2	-23.9	27.7	0.0033	-6.2	-28.8
2	6	30.8	0.0035	0.0095	-9.4	-43.9	3	29.9	0.0008	0.0017	-8.1	37.2	30.4	0.0036	-8.9	-41.4
3	6	29.4	0.0025	0.0073	-8.0	-37.4	3	26.9	0.0016	0.0029	-6.1	-28.0	28.2	0.0030	-6.7	-31.2
5	6	32.2	0.0018	0.0060	-10.8	-50.5	3	29.6	0.0008	0.0017	-7.8	-35.8	30.9	0.0020	-9.4	-43.7
10	6	31.0	0.0025	0.0074	-9.6	-44.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	6	32.4	0.0023	0.0070	-11.0	-51.4	3	29.0	0.0008	0.0017	-7.2	-33.0	30.7	0.0024	-9.2	-42.8
30	6	33.9	0.0020	0.0083	-12.5	-58.4	3	28.6	0.0026	0.0038	-6.8	-31.2	31.3	0.0033	-9.8	-45.6
Контроль	19	237.3	0.0011	0.0049	—	—	7	187.1	0.0007	0.0017	—	—	—	—	—	—

Таблица 3
Изменение скорости дыхания (Q , O_2 , мг · 10⁻³ экз. -30, час. -3) самцов в зависимости от зрительных восприятий

Расстояние между респирметрами, см	Температура, °C										Среднее		
	19,0—20,0					9,5—10,0							
	Q_n					Q_n							
	n	\bar{M}	m	σ	$Q_n - Q_n$	n	\bar{M}	m	σ	$Q_n - Q_n$	\bar{M}	m	$Q_n - Q_n$
Q_n	O_2 , мг					O_2 , мг					O_2 , мг		
	%					%					%		
0	6	27,7	0,0025	0,0052	0	3	10,3	0,0014	0,0032	0	19,0	0,0029	0
1	6	13,7	0,0013	0,0037	14,0	3	4,4	0,0004	0,0007	5,9	9,5	0,0023	9,5
2	6	17,6	0,0022	0,0028	10,1	3	5,6	0,0002	0,0004	4,7	11,6	0,0028	7,4
3	6	21,6	0,0023	0,0050	6,1	3	3,2	0,0004	0,0007	7,1	12,4	0,0023	6,6
5	6	19,8	0,0024	0,0051	7,9	3	8,5	0,0002	0,0004	1,8	14,2	0,0024	4,8
10	6	22,0	0,0021	0,0047	5,7	3	8,4	0,0002	0,0004	1,9	15,2	0,0021	3,8
20	3	—	—	—	—	3	9,7	0,0001	0,0003	0,6	—	—	—
30	3	20,2	0,0021	0,0041	7,5	3	10,1	0,0002	0,0004	0,2	15,2	0,0022	3,8
Контроль	3	22,4	0,0025	0,0043	5,3	3	10,7	0,0002	0,0004	-0,4	16,6	0,0025	2,4
	6	189,1	0,0021	0,0046	—	8	225,7	0,0010	0,0025	—	—	—	—

метру с рачками (рис. 2, в—з). Расположение полифемов в среднем респирометре зависит только от расстояния до соседних стоек. При интервале от 1 до 10 см особи в центральном респирометре либо равномерно распределены над дном респирометра примерно на 1/3 высоты сосуда (рис. 2, в—г), либо сосредотачиваются по всему периметру границы дна и боковых стенок, оставляя центр респирометра пустым (рис. 2, д—е). При расстоянии в 20—30 см стаи полифемов имеют более локализованные местоположения. Рачки разбиваются на 2 стайки, расположенные у дна, и сосредотачиваются у противоположных стенок, обращенных к крайним респирометрам (рис. 2, ж). Значительно реже рачки в средней склянке сконцентрированы в одну стайку у стенки, направленной к одному из крайних респирометров (рис. 2, з).

Статистический анализ данных скорости обмена рачков в респирометрах в условиях нашего эксперимента позволяет сделать вывод о том, что партеногенетические самки с зародышами на ранних стадиях развития реагирует на зрительный стимул, находящийся на расстоянии до 30 см (табл. 1). Реакция имеет один и тот же характер при любом расстоянии между респирометрами. Вид равнозначных стай себе подобных особей вызывает у партеногенетических самок, содержащих зародыши на ранних стадиях развития, снижение скорости обмена на 13—25% (табл. 1). С увеличением расстояния между респирометрами, т. е. при ослаблении зрительного стимула, сила ответных дыхательных реакций самок несколько ослабевает (на 5—11%). Полученные данные подтверждают выводы предыдущих исследований [4] об особой роли зрительных стимулов в создании эффекта группы у данных самок. Зрение, возможно, играет одну из главных ролей в стайном поведении и жизненных процессах партеногенетических самок с зародышами, находящимися в выводковых камерах на ранних стадиях развития. При наличии одинакового химического фона внутри респирометров только один вид других стай вызывает у самок увеличение эффекта группы, т. е. снижение скорости дыхания отдельных особей в стае. Рачки, находясь внутри замкнутых респирометров, при виде через его стекло других особей стаи своего вида начинают вести себя как часть большого объединения, хотя на самом деле расстояние между ними может достигать 30 см. Эффект группы тем больше, чем меньше расстояние между респирометрами с рачками. Следовательно, при наличии определенного химического фона внутри респирометров для увеличения эффекта группы у самок данного типа и состояния достаточно одних зрительных стимулов.

Однако у тех же самых партеногенетических самок, зародыши которых в выводковой камере созрели и превратились в готовых к откладке рачков с черными глазами, реакция на зрительные стимулы резко возрастает, меняясь на диаметрально противоположную [4]. Вид равнозначных стай себе подобных особей, заключенных в другие склянки, вызывает у самок данного состояния в любых случаях и при любом расстоянии между стаями резкое увеличение (на 48—69%) скорости дыхания (табл. 1). Сила ответных дыхательных реакций у партеногенетических самок при созревании эмбрионов возрастает в 2.2—5 раз (табл. 1). Самки резко и одинаково реагируют на зрительный стимул при любой его силе. При увеличении расстояния между респирометрами и, следовательно, при ослаблении зрительного стимула скорость дыхания самок остается почти без изменений.

Предыдущими исследованиями было установлено, что у партеногенетических самок по мере созревания зародышей и превращения их в зрелых, готовых к самостоятельной жизни рачков, меняется скорость и характер движения [1, 3, 5], спектр и объем питания [1—3], а также

общее поведение самок [1, 3, 5]. Эти самки, охраняя разросшиеся камеры с эмбрионами, всегда стремятся уйти из гущи и центра стаи. Вполне вероятно, что любое даже только видимое скопление рачков вызывает у них стремление избежать уплотнения. В силу чего у самок со зрелыми эмбрионами возрастает скорость дыхания, следовательно, снижается эффект группы. Их стая, по-видимому, перестает действовать как единое целое или, во всяком случае, снижается положительное действие эффекта даже при воздействии одних зрительных стимулов.

Проведенные опыты позволяют сделать предположение, что у партеногенетических самок по мере созревания зародышей происходят значительные изменения некоторых сторон физиологии, в частности, усиливается острота восприятия ими зрительных стимулов и характера ответных дыхательных реакций на них. Зрение играет, по-видимому, важную, а возможно, и основную роль и в жизни партеногенетических самок со зрелыми эмбрионами. Их стайное поведение и обмен меняется в зависимости от наличия определенных зрительных стимулов.

У гамогенетических самок любого возраста и зрелости латентных яиц характер ответных реакций на равнозначные зрительные стимулы одинаков. Вид тождественных стай себе подобных особей, расположенных на некотором расстоянии, вызывает у особей внутри замкнутых респирометров во всех случаях только усиление дыхания (табл. 1, 2). Величина ответных дыхательных реакций на зрительные стимулы различна и определяется, как и у партеногенетических самок, прежде всего степенью развития и местонахождением латентных яиц в теле матери (табл. 1, 2). Реакция гамогенетических самок с латентными яйцами в яичниках всегда в 1.5—3 раза сильнее, чем у самок со зрелыми яйцами в выводковой камере.

У самок с дробящимися и формирующимися яйцами в яичниках величина ответных дыхательных реакций возрастает вместе с увеличением расстояния между стаями (табл. 2, среднее). Менее всего меняется дыхание самок в респирометрах, стоящих вплотную или на расстоянии 1 см. При увеличении интервала от 2 до 30 см скорость дыхания самок всегда возрастает, однако непоследовательно: дыхание рачков то резко увеличивается на 12—17%, то резко снижается вплоть до минимального значения (табл. 2, среднее).

Опыты с данным типом самок проводились при разных температурных условиях среды — 9.4—9.8° и 19.8—21.0° (табл. 2). Вода в эти периоды имеет различную насыщенность кислородом, различно его потребление особями одного типа, размера и состояния. Тем не менее, несмотря на все различия, реакция самок на зрительные стимулы во всех опытах одинакова. Вид равнозначных стай себе подобных особей вызывает только усиление дыхания рачков в замкнутой стае при любом интервале между респирометрами и любой температуре воды [4]. Однако, при более низких температурах водной среды сила ответных дыхательных реакций самок на зрительные стимулы увеличивается в 1.2—1.9 раза или становится на 6—27% больше, чем при температуре 19—21° (табл. 2.). Следовательно, снижение температуры окружающей среды вызывает возрастание величины ответных дыхательных реакций самок. Возможно, похолодание усиливает остроту восприятия зрительных стимулов и силу ответных на них дыхательных реакций самок одного размера и состояния, а, кроме того, возможно при этом меняется и сила самих зрительных стимулов в связи с увеличением прозрачности воды при ее похолодании.

Изменение температуры среды влияет и на стабилизацию уровня ответных дыхательных реакций (табл. 2). При низкой температуре во-

ды уровень дыхания самок в респирометрах резко колеблется, увеличиваясь попеременно то на 5, то на 28% по мере удаления зрительного стимула на 2—30 см. При температуре 19—21° величина ответных дыхательных реакций отличается постоянством. Особи реагируют на соседние стаи приблизительно с одинаковой силой при любом интервале между респирометрами. Во всяком случае, не наблюдается таких резких колебаний уровня потребления кислорода как при температуре 9—10°.

У тех же самых гамогенетических самок, яйца которых уже созрели, сформировались и перетекли из яичников в выводковую камеру, характер ответных дыхательных реакций не меняется, лишь в 1.5—3 раза снижается их величина и стабилизируется уровень изменения дыхания на зрительные стимулы различной силы (табл. 1). Самки со зрелыми, готовыми к откладке латентными яйцами одинаково реагируют на равнозначные стаи себе подобных особей, заключенные в другие респирометры. Во всех случаях и при любом расстоянии между ними скорость дыхания самок при виде через стекло других стай возрастает на одну и ту же величину — 20—28% (табл. 1). Следовательно, при снижении силы зрительных стимулов реакция самок данного типа и состояния остается неизменной.

Таким образом, проведенный эксперимент подтверждает, что зрение играет существенную роль и в жизни гамогенетических самок. Они хорошо различают окружающие их условия, особей своего вида и реагируют на них изменением скорости обмена.

Величина дыхательных реакций самцов на зрительные стимулы различной силы схожа с таковой партеногенетических самок с зародышами на ранних стадиях развития. Вид равнозначных стай себе подобных особей вызывает у самцов во всех случаях снижение скорости дыхания (табл. 3). Самцы реагируют на стайки себе подобных рачков, находящихся на расстоянии до 30 см (табл. 3, среднее). Минимальное потребление кислорода наблюдается у рачков в респирометрах, стоящих вплотную. С увеличением расстояния между склянками постепенно в 1.1—1.6 раза снижается величина реакции самцов на слабеющие зрительные стимулы. При этом дыхание особей в соседних респирометрах возрастает постепенно от интервала к интервалу на 4.3—11%. Если сравнить с дыханием стоек в склянках, стоящих вплотную, то при удалении стимула на расстояние до 3 см обмен рачков увеличится в 2 раза. При интервале между склянками в 30 см скорость дыхания разбросанных стай возрастает в 4 раза. Другими словами, с уменьшением силы зрительного стимула в 3 раза дыхательная реакция самцов сокращается в 2 раза, а при 30 — в 4 раза.

Опыты с самцами, как и с гамогенетическими самками, проводились при различной температуре среды — 9.5—10.0° и 19.0—20.0°. Несмотря на все различия водной среды в эти периоды, характер дыхательных реакций на одинаковые зрительные стимулы остается неизменным. При любой температуре воды вид равнозначных стай себе подобных особей вызывает у самцов, сидящих в замкнутых респирометрах, во всех случаях снижение скорости дыхания (табл. 3). Изменение температуры среда влияет лишь на величину ответных дыхательных реакций.

При низких температурах воды самцы достоверно реагируют на зрительные стимулы, находящиеся не далее 10 см. Минимальное потребление кислорода в этих условиях наблюдается в стаях, отстоящих друг от друга на 0—2 см. При дальнейшем увеличении интервала между опытными склянками до 3—5 см скорость дыхания рачков в них воз-

растает и, следовательно, сила ответных дыхательных реакций сокращается в 3.1—3.2 раза, при 10 см — в 9.9 раза. При интервалах 20—30 см дыхание самцов в соседних склянках настолько возрастает, что практически не отличается от дыхания особей в изолированных стаях (табл. 3).

Следовательно, при низких температурах воды дальность зрения самцов, судя по величине ответных дыхательных реакций, невелика. Рачки бурно реагируют, снижая потребление кислорода на 46—57%, на зрительные стимулы, находящиеся не далее 2 см (табл. 3). При интервале 10—30 см самцы практически не различают окружающую среду.

При повышении температуры среды до 19—20° сила ответных дыхательных реакций самцов несколько снижается (табл. 3). Однако, увеличивается острота их зрения, в силу чего самцы приобретают способность реагировать на зрительный стимул минимальной силы. Наиболее бурно реагируют особи на стаи, отстоящие друг от друга не далее, чем на 1 см. В склянках при этих интервалах наблюдается максимальное снижение потребления кислорода. При увеличении интервала до 2 см скорость дыхания особей в соседних стаях возрастает, а, следовательно, сила реакции и эффект группы самцов сокращается в 2.3 раза. При дальнейшем увеличении расстояния между стаями уровень ответных дыхательных реакций самцов стабилизируется. Рачки одинаково реагируют на зрительные стимулы, находящиеся на расстоянии 2—30 см. Скорость потребления кислорода особями в соседних респирометрах возрастает в 1.3—1.4 раза или на 7—11%, составляя 19—27% от дыхания изолированных стай. При сравнении с потреблением кислорода самцами в склянках, стоящих вплотную, дыхание особей в стаях с интервалом 2—30 см при уменьшении силы зрительного стимула возрастает в 1.3—2.6 раза или на 22—31%, в силу чего во столько же раз сокращается сила ответных дыхательных реакций и величина эффекта группы в этих стаях.

Однако ранее проведенными исследованиями [4] установлено, что дыхание самцов, сидящих изолированно внутри замкнутых респирометров, усиливается при виде через стекло стай свободно плавающих самок. Следовательно, характер и направленность ответных дыхательных реакций самцов меняется в зависимости от полового состава наблюдаемых стай. Полученные данные позволяют сделать предположение об особой может быть повышенной или специфической остроте зрения самцов. Судя по характеру реакции на зрительные стимулы, они не только видят других рачков, расположенных на некотором расстоянии от них, но и по каким-то неясным нам признакам различают их пол, реагируя на это соответствующим образом: при виде стай самцов скорость дыхания резко снижается, а при виде самок — возрастает. Таким образом, в результате действия различных по содержанию зрительных стимулов происходит изменение поведения самцов внутри изолированной стаи. Только один вид равных стай себе подобных особей, расположенных на некотором расстоянии, вызывает у самцов усиление эффекта группы и реакцию «составания». Следовательно, в данных условиях для создания единой большой стаи достаточно одного зрения.

Если зрительный стимул меняется и появляются самки, способные к копуляции, то те же самцы в тех же условиях меняют не только величину, но и характер ответных дыхательных реакций на диаметрально противоположный. При этом действие и величина эффекта группы резко снижается [4]. Очевидно, в силу того, что самцы стремятся догнать видимых ими самок, повышается скорость их движения, а вместе с ней

и скорость дыхания. При этом количество кислорода, потребляемого отдельными самцами в стаях, изолированных внутри закрытых респирометров увеличивается на столько, что практически становится равным дыханию одиночных рачков, находящихся в тех же условиях. Другими словами, вид самок, способных к копуляции, расположенных на некотором расстоянии, вызывает у самцов снижение, а порою полное уничтожение эффекта группы, что ведет к распадению стаи самцов как единого целого: каждый самец в стае ведет себя как одиночка. Данная реакция на самок и подобное поведение самцов имеют большое значение для размножения и, следовательно, сохранения вида.

Исходя из проделанных опытов, можно предположить, что особи одного вида, находящиеся в равных по численности стаях и одинаковых условиях существования (объем сосуда, время экспозиции опытов, освещенность) в одни и те же часы суток обладают различной способностью реагировать на одинаковые зрительные стимулы. Один и тот же по силе и форме зрительный стимул вызывает у разных по типу особей полифема различно направленную дыхательную реакцию, характеризующую их стайное поведение.

У партеногенетических самок с зародышами на ранних стадиях развития и самцов зрительное восприятие равных стаяк себе подобных особей приводит к снижению скорости обмена отдельных рачков внутри закрытых респирометров, а, следовательно, к усилению эффекта группы. Этому типу рачков, очевидно, для создания единой большой стаи с себе подобными особями при данных условиях опыта достаточно одних зрительных сигналов. У остальные особей полифема в сходных условиях при виде стай себе подобных особей скорость обмена рачков увеличивается, а следовательно, эффект группы снижается. Вполне возможно, что при создании стай особей данного типа в комплексе взаимодействующих факторов, зрение не играет решающей роли.

На одинаковый по форме и силе зрительный стимул особи полифема реагируют с различной силой. Наиболее сильно изменяется скорость потребления кислорода у партеногенетических самок со зрелыми эмбрионами и отчасти у самцов. Слабее всех реагируют гамогенетические самки со зрелыми, готовыми к откладке латентными яйцами в выводковой камере, т. е. самки, заканчивающие свой жизненный цикл.

Если сопоставить величины дыхательных реакций различных особей полифема на одинаковые стимулы и использовать эти данные как своеобразный и очень условный критерий зрительных способностей рачков, то можно сделать некоторые предположения о дальности зрения *P. pediculus*. Все особи полифема различают и реагируют на рачков своего вида. Наиболее далеко видят партеногенетические самки со зрелыми, имеющими черные глаза эмбрионами в выводковой камере, и гамогенетические самки. У партеногенетических самок с развивающимися зародышами и самцов ответная дыхательная реакция ослабевает по мере удаления зрительного стимула. Очевидно, данные особи способны реагировать, а, следовательно, и различать стимулы, находящиеся лишь на небольшом расстоянии от них. Вполне возможно, что их зрительные способности ниже, чем у остальных полифемов. Однако самцы при небольшой дальности зрения обладают специфической остротой зрения, позволяющей им каким-то образом различать пол окружающих их рачков своего вида.

Температура окружающей среды влияет лишь на величину и силу ответных дыхательных реакции рачков на одинаковые зрительные стимулы. Характер дыхательных реакций не зависит от температурных условий и при их изменении остается неизменным.

Все проведенные ранее и данное исследования убеждают нас в том, что величина обмена у полифема крайне непостоянна, может резко меняться и зависит от многих факторов, в том числе и от наличия в окружающей среде определенных зрительных стимулов.

Вполне вероятно, что подобные изменения скорости дыхания и ответные реакции на зрительные стимулы присущи не только одному полифему. Ими могут обладать в большей или меньшей степени и другие агрегированные животные, имеющие врожденный эффект группы. В силу этого требуется с особой осторожностью относиться к готовым данным и предлагаемым универсальным формулам для определения скорости обмена ракообразных, если при этом не указаны условия содержания рачков в данных опытах и не произведена проверка на присутствие врожденного эффекта группы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Буторина Л. Г. Некоторые особенности поведения *Polyphemus pediculus* (L.). — В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972, с. 31—37.
2. Буторина Л. Г. Изменение интенсивности питания и пищевых потребностей в процессе развития *Polyphemus pediculus* (L.). — Информ. бюл. «Биол. внутр. вод» 1973, № 17, с. 33—36.
3. Буторина Л. Г. К характеристике стайного поведения *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera). — В кн.: Групповое поведение животных. М., 1976, с. 35—37.
4. Буторина Л. Г. Зависимость скорости обмена *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera) от зрительного восприятия условий окружающей среды. — Экология, 1979, № 5, с. 66—71.
5. Буторина Л. Г., Иванова Н. В. Стайное поведение *Polyphemus pediculus* (L.). — В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 11—13.
6. Буторина Л. Г., Сорокин Ю. И. Некоторые особенности питания *Polyphemus pediculus* (L.). — Информ. бюл., «Биол. внутр. вод» 1970, № 7, с. 41—45.
7. Barry C. K. Role of form vision in habitat selection of the grass shrimp *Hippolyte californiensis*. — Mar. Biol., 1974, vol. 26, N 3, p. 261—270.
8. Hirtle R. W. M., Mann K. H. Distance chemoreception and vision in the selection of prey by American lobster (*Homarus americanus*). — J. Fish. Res. Board Can., 1978, vol. 35, N 7, p. 1006—1008.
9. Szlauek L. Reaction of *Daphnia pulex* de Geer to the approach of different objects. — Polskie arch. hydrobiol., 1964, vol. 12, N 1, p. 5—16.

А. Ф. ТИМОХИНА

О ПРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ КОЛОВРАТОК В САРАТОВСКОМ И КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Исследования динамики численности и размножения планктонных коловраток *Asplanchna priodonta* Gosse, *A. girodi* Guerne и *Synchaeta* sp. проведены в нижнем бьефе Куйбышевского гидроузла у входа в Усинский залив с мая по сентябрь 1974—1978 гг., отличающихся по термическому и уровенному режимам. Для 1975 и 1977 гг. характерны маловодность и более ранний и интенсивный, чем в 1974, 1976 и 1978 гг., прогрев вод.

Отбор планктонных проб производили через каждые 3—7 суток: в 1974—1977 гг. сетью Джели (диаметр входного отверстия 19,5 см, газ № 64) тотально от дна до поверхности, в 1978 г. — 10-литровым батометром Дьяченко с горизонтов 0, 2, 5 и далее до дна через каждые 5 метров¹. Биомассу определяли по вычисленным весам [3]. Продукцию рассчитывали по методу Г. А. Галковской [2], основой которого служит определение времени генерации или «удвоения» (D_2).

Для определения продолжительности жизни, плодовитости, времени генерации и других биологических показателей использовали метод индивидуального культивирования. Коловраток выращивали в склянках объемом 6—10 мм, заполненных природной водой, профильтрованной через мельничный газ № 64. Часть склянок, закрытых крышками, опускали в водоем на метровую глубину, другую часть оставляли в лаборатории в ведрах, где с помощью проточной воды поддерживалась примерно такая же температура, как в водоеме. Новорожденных коловраток отсаживали по 1 экз. в новые склянки. Во всех случаях кормом служили организмы, вносимые с ежедневно сменяемой водой из водоема.

Коловратки из родов *Asplanchna* и *Synchaeta* не равноценны по своей значимости в планктоне. Наибольшую роль среди них играет *A. priodonta*. Этот вид относится к числу холодолюбивых. В зависимости от термических условий года одиночные его особи появляются в водоеме в середине или конце мая при температуре воды 8—11°, по массовое размножение начинается в конце мая или в июне при 14—

¹ Для сравнительной оценки развития *Synchaeta* sp. данные, полученные при взятии проб сетью Джели, умножали на 2 [5].

16°. В этот период численность и биомасса популяции *A. priodonta* достигают максимальных величин от 2 до 20 тыс. экз./м³ и от 0.04 до 0.5 г/м³, что составляет 54—87% общей массы коловраток. Интенсивное размножение этого вида обычно совпадает с массовым развитием диатомовых водорослей, преимущественно *Melosira*, *Stephanodiscus*, *Cyclotella* и *Asterionella*, составляющих в этот период основу корма *A. priodonta*, желудки которой были заполнены исключительно фитопланктоном, несмотря на то, что в водоеме отмечено большое количество различных видов мелких коловраток и ракообразных.

В июле с прогревом воды до 19—20° *A. priodonta* практически не встречается в планктоне.

A. girodi живет в водоеме непродолжительное время — с конца мая до середины июня и не имеет большого значения в планктоне. Ее количество обычно не превышает 250—300 экз./м³ и составляет не более 1—2% общей численности всех коловраток.

Synchaeta sp. обитает в планктоне с мая по август. Отмечено 2 пика ее численности, первый из них в конце мая или в июне совпадает во времени с максимумом *A. priodonta*, второй наблюдается в июле при температуре воды 19—20°. Максимальная численность этих коловраток достигает 8—17 тыс. экз./м³, но из-за малых размеров тела биомасса обычно не превышает 0.06 г/м³.

В эксперименте амиктические самки давали ряд партеногенетических поколений. У *Synchaeta* sp. отмечено по одному, реже по два амиктических яйца в каждой кладке¹, у *Asplanhna* — по одной новорожденной особи в каждом помете. Частота кладок колебалась от 0.4 до 0.9 суток (табл. 1). С наибольшей частотой (примерно через 10 ч) откладывали яйца *Synchaeta* sp., культивируемые в лаборатории, а также *A. priodonta* и *A. girodi* (через 12—13 ч), выращиваемые в водоеме.

Наиболее высокая плодовитость, определяемая по количеству потомков одной самки за период ее жизни, отмечена в период подъема численности популяции, что свидетельствовало о благоприятных условиях для их развития.

За относительную скорость роста коловраток принимали величину, обратную времени генерации или «удвоения» [2], которая обычно тесно связана с температурой, однако в наших опытах не было прослежено между ними четкой зависимости. В частности, у особей *A. priodonta*, культивируемых в лаборатории и в водоеме при близких показателях температуры, относительный суточный прирост колебался в пределах 0.2—0.4, у *Synchaeta* sp. — 0.3—0.5. Очевидно величина относительного суточного прироста зависит не только от температуры, но и от физиологического состояния животных, наличия пищи и других факторов.

Средняя продолжительность жизни в интервале температур 11—18.5° составляла для *A. priodonta* 7—8 суток, хотя отдельные особи жили 12—18 суток; для *Synchaeta* sp. — 4—6 суток.

Скорость воспроизведения, принимаемая как отношение числа потомков к продолжительности жизни, колебалась от 23 до 66% с минимальными значениями в опытах, где *A. priodonta* культивировали вместе с *A. girodi*. Здесь же отмечена самая низкая плодовитость (табл. 1). Возможно, это связано с недостатком пищи для *A. girodi*, поскольку последние, по нашим наблюдениям, питается преимущественно коловратками — *Keratella quadrata* и *K. cochlearis*, которые при фильтра-

¹ О количестве яиц судили по числу поворожденных особей, так как самки откладывают яйца в толщу воды, в которой их трудно обнаружить.

Т а б л и ц а 1

Продолжительность жизни, плодовитость и относительный суточный прирост
($1/D_2$) коловраток

Вид	Количество коло- враток, экз.	Средняя продолжи- тельность жизни, сутки	Среднее количество потомков одной самки	Скорость воспроиз- ведения за сутки, %	Средняя частота кладок, сутки	$1/D_2$, сутки	Температура, °C	Место проведения опыта
<i>Asplanchna priodonta</i>	24	7.2 ± 0.6	4.8 ± 0.7	66.6	0.87 ± 0.03	0.36	11.0—16.5	лаборатория
<i>A. priodonta</i>	54	7.6 ± 0.6	4.0 ± 0.5	52.6	0.84 ± 0.05	0.23	11.0—16.5	водоем
<i>A. priodonta</i> + <i>A. girodi</i>	15	5.9 ± 0.7	1.5 ± 0.2	25.4	—	—	16.0—18.5	лаборатория
<i>A. priodonta</i> + <i>A. girodi</i>	16	6.8 ± 0.7	1.6 ± 0.3	23.5	0.55 ± 0.08	0.29	15.5—18.5	водоем
<i>Synchaeta</i> sp.	41	5.1 ± 0.3	2.9 ± 0.6	56.9	0.43 ± 0.05	0.33	16.0—18.5	лаборатория
<i>Synchaeta</i> sp.	11	5.1 ± 0.8	3.2 ± 0.6	62.7	0.75 ± 0.14	0.55	15.5—18.5	водоем

Суточная продукция (Р, мг/м³) и Р/В-коэффициенты¹

Месяцы	V		VI		VII		VIII		IX		V-VIII		V-IX	
	Р	Р/В	Р	Р/В	Р	Р/В	Р	Р/В	Р	Р/В	Р	Р/В	Р	Р/В
Показатели														
<i>Asplanchna priodonta</i> + (<i>A. girodi</i>) ²														
1974	0.2	0.13	9.0	0.25	—	—	—	—	—	—	6.2	0.30	—	—
1975	124.0	0.32	2.0	0.15	0.4	0.32	0.02	0.33	—	—	38.4	0.24	—	—
1976	6.2	0.22	28.5	0.24	1.4	0.30	—	—	—	—	21.2	0.26	—	—
1977	23.1	0.19	5.3	0.19	1.3	0.21	—	—	—	—	6.5	0.19	—	—
1978	16.1	0.33	26.5	0.31	1.5	0.18	—	—	—	—	19.3	0.31	—	—
<i>Synchaeta</i> sp.														
1974	0.1	0.21	0.9	0.38	0.3	0.32	0.01	0.22	—	—	—	—	0.5	0.35
1975	9.5	0.21	1.9	0.32	14.0	0.51	0.02	0.41	0.1	0.33	—	—	8.3	0.33
1976	1.1	0.18	8.9	0.36	8.6	0.53	0.1	0.39	—	—	—	—	6.7	0.39
1977	1.2	0.21	1.8	0.33	8.0	0.42	2.9	0.47	6.7	0.36	—	—	4.0	0.39
1978	2.7	0.19	2.3	0.34	0.2	0.35	1.3	0.43	—	—	—	—	1.6	0.20

Примечание. Здесь и в табл. 3

¹ 1974—1977 гг.—данные для верхней части Саратовского водохранилища, 1978 г. — для Припютиного плеса Куйбышевского водохранилища.² *A. girodi* отмечена в небольших количествах в июне—августе 1977 и 1978 гг.

ции воды через газ № 64 не попадали в склянки с подопытными ас-планхами. В остальных случаях показатели скорости воспроизведения довольно сходны.

Данные по относительному приросту единицы биомассы коловраток ($1/D_2$) и анализ динамики численности и биомассы природных популяций позволили рассчитать продукцию за сутки, месяц и вегетационный сезон 1974—1978 гг. (табл. 2, 3). В расчетах использованы температурные поправки по нормальной кривой Крога.

Средняя суточная продукция *A. priodonta* колеблется в значительных пределах — от 0.2 до 124 мг/м³, а Р/В — коэффициенты — от 0.13 до 0.33¹, с наибольшими их значениями в период оптимальных температур. У *Synchaeta* sp. показатели Р/В оказались выше, чем у предыдущего вида, что свидетельствует о более высокой скорости воспроизводства, но из-за малых размеров тела суточная продукция синхет обычно не превышает 14 мг/м³.

В зависимости от термического режима года у *A. priodonta* от 80 до 90% годовой продукции приходится на вторую половину мая или на июнь, у *Synchaeta* sp. 60—80% — на июнь или июль.

Т а б л и ц а 3

Продукция (Р, мг/м³) и Р/В-коэффициенты коловраток за вегетационные сезоны 1974—1978 гг.

Вид	<i>Asplanchna priodonta</i> + (<i>A. girodi</i>)						<i>Synchaeta</i> sp.						
	Р				Р	Р/В	Р					Р	Р/В
	показатели												
месяцы	V	VI	VII	VIII	V—VIII		V	VI	VII	VIII	IX	V—IX	
1974	3	289	—	—	292	14	4	58	10	—	—	72	24
1975	2356	60	3	—	2419	15	358	40	758	2	2	1160	23
1976	43	713	1	—	757	9	16	496	240	2	—	754	22
1977	438	90	15	2	545	17	46	60	514	18	242	880	34
1978	128	742	15	—	885	14	22	64	4	11	—	101	13

Примечание. ¹ 1974—1977 гг. — данные для верхней части Саратовского водохранилища, 1978 г. — для Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища.

² *A. girodi* отмечена в небольших количествах в июне — августе 1977 и 1978 гг.

По продуктивности исследуемые коловратки занимают неравное положение. Во все исследуемые годы первенствующее значение имела *A. priodonta*, продукция которой за май—июль составляла от 0.3 до 0.9 г/м³, а в аномально теплый и маловодный 1975 г. — 2.4 г/м³. Соответствующие показатели *Synchaeta* sp. за вегетационный период колебались от 0.07 до 0.9 г/м³, с максимумом 1.2 г/м³ в 1975 г.

На основании экологической однородности верхней части Саратовского водохранилища от нижнего бьефа Куйбышевского гидроузла до устья р. Сок сделаны предварительные подсчеты суммарной продукции за вегетационный сезон 1974—1978 гг. Эта величина составляла соответственно по годам для *A. priodonta* 242, 2007, 628, 452 и 734 т, для *Synchaeta* — 59, 962, 625, 730 и 84 т сырого веса, что намного меньше продукции кладоцер и циклопов, рассчитанной нами ранее для этого

¹ Такие же Р/В-коэффициенты указаны для *A. priodonta* Г. А. Галковский [2].

района [6], и свидетельствует о менее значительной роли коловраток в продукционном процессе. Однако, учитывая исключительно высокую пищевую активность последних [1, 4] и большую численность их популяций, можно говорить о высоких потенциальных возможностях коловраток в процессах трансформации веществ и энергии и самоочищении загрязненных вод.

ЛИТЕРАТУРА

1. Галковская Г. А. Планктонные коловратки и их роль в продуктивности водоемов. — Автореф. канд. дис. Минск, 1965, 16 с.
2. Галковская Г. А. Продукция планктонных коловраток. — В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968, с. 135—141.
3. Косова А. А. Вычисленные сырые веса некоторых форм зоопланктона пиязовьев дельты Волги. — Тр. Астраханского заповедника. 1961, вып. 5, с. 151—162.
4. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). — Л., 1970. 744 с.
5. Павельева Е. Б., Сорокин Ю. И. Оценка уловистости зоопланктона различными орудиями лова. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1972, № 15, с. 75—79.
6. Тимохина А. Ф. Динамика численности и продукция популяций массовых видов циклопов в верхней части Саратовского водохранилища. — Науч. докл. высшей школы. «Биол. науки», 1978, № 5, с. 44—45.

И. К. РИВЬЕР

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ CYCLOPS KOLENSIS LILLJEBORG И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ПРИРОДЕ И ЭКСПЕРИМЕНТЕ

Cyclops kolensis Lill. — массовый вид зимнего и ранне-весеннего планктона Рыбинского водохранилища. Это холодолюбивый, stenotherмный, моноциклический вид [1, 4]. Он обнаруживается в планктоне сразу после вскрытия водоема, и весной его популяция состоит из половозрелых особей и науплиев [2]. Взрослые циклопы сразу после размножения исчезают из планктона (видимо, отмирают), а копеподиты растут в течение года до следующей весны. Однако ни летний, ни зимний периоды в их жизни до сих пор не изучены.

В задачу исследований входило изучение структуры популяции *C. kolensis* в течение зимы и весны, выяснение интенсивности созревания копеподитов и влияние на их развитие некоторых экологических факторов в эксперименте и природе подо льдом, а также после вскрытия водоема.

Материал собирался в зимние периоды 1978 и 1979 гг. на 4 станциях русла и пойме Мологи, в пределах Главного плеса, а также в течение апреля—мая этих лет после таяния льдов по всему водохранилищу.

Сбор материала производился по горизонтам через каждый метр со льда — планктобатором объемом 5 л, с борта судна — батометром — 10 л. Качественные пробы для выявления половой и возрастной структуры популяций собирались сетью Джеди. Газовый режим в зимнее время исследован А. И. Сараловым, температурный — С. С. Бакастовым.

В лаборатории производилась тотальная обработка проб. При изучении структуры популяции сотня рачков распределялась по группам, подсчеты производились трижды. В таблицах представлены средние арифметические этих подсчетов. В каждой группе промерялось по 15—20 особей.

Определение пола у копеподитов *C. kolensis* не представляет затруднений. Самцы — копеподиты V стадии не имеют загнутых антенн, но несут уже все признаки зрелых самцов и хорошо распознаются по наличию VI пары ног, двум удлинненным и загнутым фуркальным щетинкам и длинной щетинке на V паре ног, заходящей за край 1-го аб-

доминального сегмента. Самки — копеподиты V стадии имеют 4 сегмента на абдомене и зачаток семенного мешка на 1-м увеличенном абдоминальном сегменте, образованном от слияния 1-го и 2-го (рис. 1). У взрослой самки на концах последних торакальных сегментов образуются характерные булавовидные утолщения.

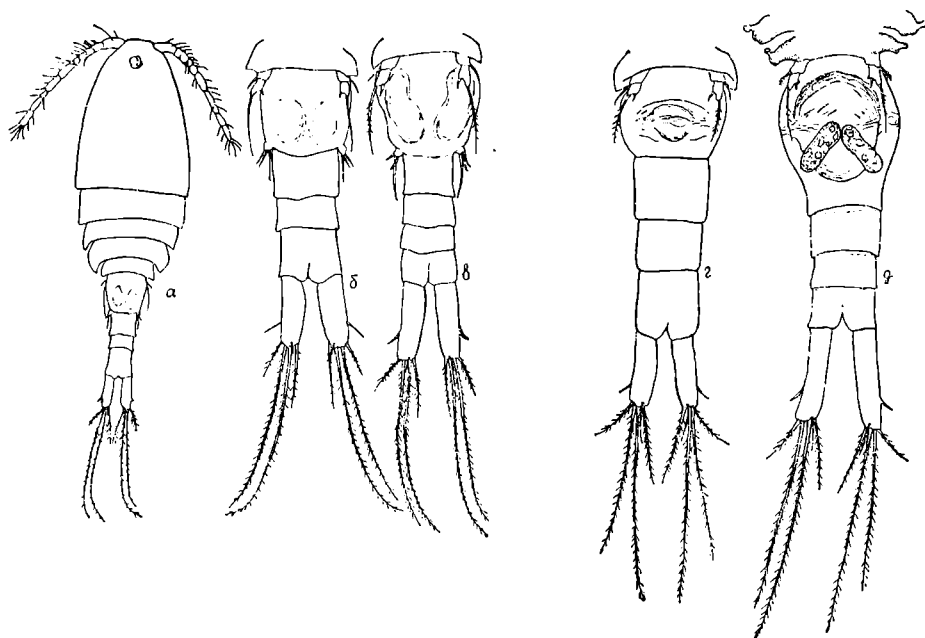


Рис. 1. *Cyclops kolensis* Lilljeborg (ориг.) из Рыбинского водохранилища. а — копеодит V стадии — самец, б — его abdomen, в — abdomen зрелого самца, г — abdomen самки — копеодит V стадии, д — abdomen зрелой самки.

Стационарные наблюдения над популяцией *C. kolensis* велись на ст. Бор-Дорки, где река имеет V-образную излучину и течение практически не прослеживается. Глубина этого участка колеблется в зависимости от уровня от 17 до 14 м. На этой станции до начала подледного прогрева наблюдается обратная температурная стратификация, у дна максимальные температуры отмечаются в феврале (до 2,8—3,2°). В придонных слоях к концу периода зимней стагнации количество кислорода резко снижается, либо он вообще исчезает. Над иловыми отложениями русла образуется метан, происходит его бактериальное окисление, что расширяет бескислородную зону у дна [7]. Таким образом, температурный и газовый режимы по вертикали отличаются значительной неоднородностью, что характерно для глубоких водоемов в период зимней стагнации.

Распределение зоопланктона по слоям также неравномерно. Непосредственно подо льдом сосредоточены коловратки. С глубины 2—3 м и до 8—9 м встречаются единичные особи коловраток и ракообразных. В придонных слоях наблюдается скопление зоопланктона, состоящее из *Rotatoria* и *Copepoda*. Это скопление располагается вблизи слоя температурного скачка.

Среди ракообразных доминирует *C. kolensis* в значительном количестве присутствуют *Eudiaptomus gracilis* (Sars), другие виды встречаются единично и к весне исчезают. Количество *E. gracilis* в течение зи-

мы также снижается. В конце марта 1978 г. диаптомусы почти исчезли и в скоплении остались одни циклопы; в 1979 г. до самого вскрытия водоема диаптомусы составляли около 20% от численности ракообразных в придонном скоплении (рис. 2).

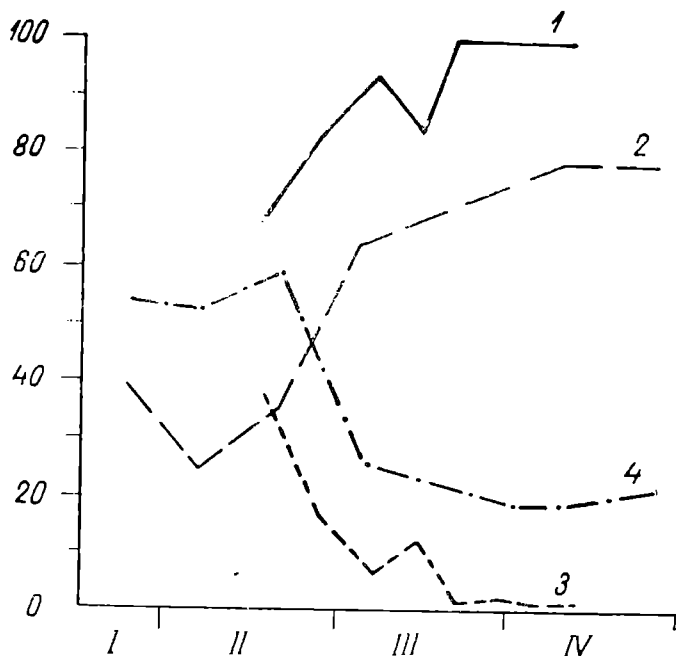


Рис. 2. Изменения количества *Cyclops kolensis* и *Eudiaptomus gracilis* на русле Мологи зимой. 1 — *C. kolensis* в 1978 г., 2 — то же в 1979 г., 3 — *Eu. gracilis* в 1978 г., 4 — то же в 1979. По оси ординат — количество рачков, %; по оси абсцисс — месяцы.

Копеподиты *C. kolensis* до глубины 8—9 м практически отсутствуют. Они образуют плотные скопления в слое скачка и несколько выше его. Рачки тяготеют к максимальным температурам, но избегают нижних бескислородных слоев, насыщенных метаном. За весь зимний период скопления не разрушаются, а перемещаются в диапазоне 2—3 м в зависимости от изменения экологической ситуации (рис. 3).

В популяциях *C. kolensis*, зимующих вдоль русла Мологи, зрелые самцы и самки присутствуют в течение всей зимы, количество их иногда достигает 10—13%. Основу же популяций составляют копеподиты III—V стадий. Все они имеют хорошо заметные жировые капли в теле, окрашенные в желтоватый цвет. До конца марта созревание копеподитов почти не происходит (рис. 4).

В марте 1978 г. количество метана в придонных слоях русла Мологи увеличилось, зона его активного бактериального окисления расширилась, соответственно ухудшился кислородный режим. Скопления циклопов поднялись от дна в горизонт 10 м (рис. 3).

В конце марта—начале апреля началось поступление талых вод в русло. Благодаря перемешиванию слой температурного скачка опустился ко дну, кислород проник вглубь. В середине апреля плотные скопления копеподитов наблюдались уже у самого дна в горизонте 13—14 м. В этот период началось массовое созревание копеподитов, появились науплиусы. Жировые капли в теле взрослых особей исчезли.

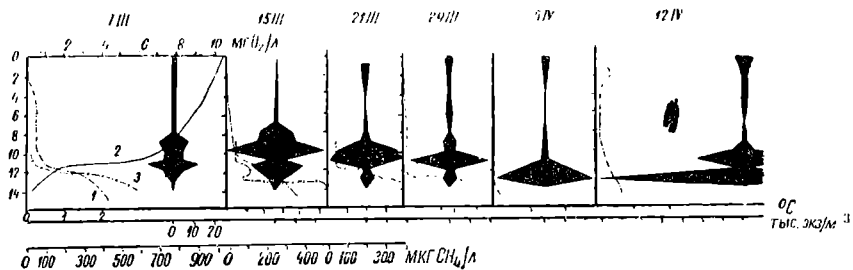


Рис. 3. Изменение вертикального распределения *C. kolensis* с 7 марта по 12 апреля 1978 г. на русле Мологи в зависимости от экологических факторов. 1 — температура, 2 — кислород, 3 — метан. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс внизу — температура, °С, численность циклопов, тыс. экз./м³, количество метана, мкг/л; вверх — количество кислорода, мг/л.

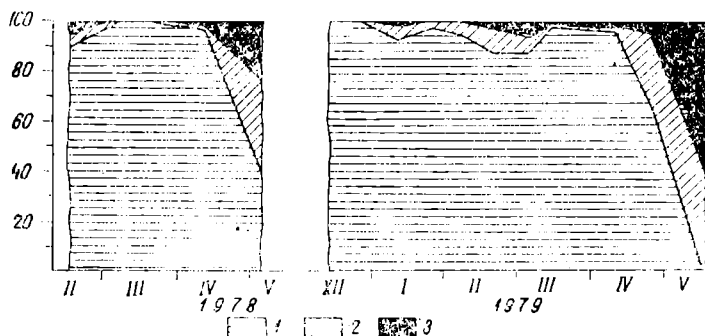


Рис. 4. Структура популяции *Cyclops kolensis*. 1 — копепоиды III—V стадии, 2 — самцы, 3 — самки. По оси ординат — количество особей, %, по оси абсцисс — месяцы.

Наблюдения за популяцией с февраля по апрель показали, что копепоиды избегали зону, насыщенную метаном, но держались при небольших концентрациях кислорода (5—2 мг/л), тяготея к теплым слоям.

В задачу экспериментальных исследований входило проследить, как влияют некоторые абиотические факторы (присутствие метана, насыщение азотом, отсутствие притока O_2) на выживаемость циклопов, их созревание, спаривание, плодовитость. Кроме того, следовало выяснить существует ли в популяции, находящейся в состоянии перехода к активному размножению, каннибализм и поглощается ли циклопами растворенная органика через покровы тела, или последняя линька и развитие яиц происходит за счет питательных веществ, имеющихся в организме рачка.

Выловленные в придонном скоплении 12 апреля 1978 г. циклопы были отделены от коловраток, по 120—130 экз.¹ помещены в закрытые стеклянные банки объемом 3 л и содержались в холодильнике при температуре 2—3°. Эта температура наблюдалась в природе в слое скопления рачков. Плотность рачков в сосуде составляла около 40 экз./л, средняя плотность в природе с февраля по апрель—48 экз./л.

¹ Рачки отсаживались не по одной особи, а десятками во избежание сильного травмирования и согревания, поэтому при подсчете имеются небольшие ошибки.

Все сосуды были наполнены профильтрованной (через газ № 76) водой с горизонта 10—12 м, где в природе держались скопления. Два сосуда оставались контрольными, плотно закрытыми в течение опыта для выяснения изменений в популяции без каких-либо воздействий и без притока кислорода. Один «контроль» был снят 18 IV, другой — в конце опыта, 21 IV. Каждый из 2 других сосудов с 12 по 21 апреля шестикратно продувался в течение 1 мин, метаном и азотом, а в 3-й шестикратно вносилась меченая глюкоза по 1 мл. Концентрация глюкозы составляла около 0.06 мг/л. Продолжительность опыта 10 дней (табл. 1).

Таблица 1

Структура популяции *C. kolensis* в природе и в эксперименте под воздействием некоторых абиотических факторов

Количество циклопов, стадии их зрелости	Исходное состояние природной популяции 12 IV	Контроль		Шестикратное внесение			Состояние природной популяции 9 V
		18 IV	21 IV	CH ₄ 21 IV	N 21 IV	глю- коза 21 IV	
Общее количество рачков, экз.	—	112	137	72	32	123	—
Плотность рачков, экз/л	40	37	46	24	13	41	11
Количество выживших от не- ходного, %	—	93	100	55.4	30	100	—
Копеподитные стадии. Сам- ки, %	39	38	35	66	44	49	38.4
Самцы, %	61	62	65	33	56	51	61.4
Зрелые особи. Самцы зрелые, %	7.4	15.5	28.0	14.6	16.0	23.0	38.0
Самки с прикрепленными сперматофорами, %	0	2.1	1.7	0	20.5	11.4	5.3
Самки с яйцами, %	0	0	0	1.2	0	1.0	1.0

В контроле изменений в количестве рачков и их плотности не произошло, каннибализма не наблюдалось, основная масса рачков выжила за счет кислорода, имеющегося в сосудах. Не погибли рачки и при добавлении глюкозы. Иначе выглядели копеподиты при внесении метана и азота. Количество рачков снизилось в 2—3 раза, соответственно снизилась их плотность (в присутствии азота — до 13 экз./л.). Неблагоприятное воздействие этого инертного газа объясняется вытеснением кислорода из опытного сосуда азотом. Соотношение полов среди копеподитов в контроле также не изменилось, оно было очень устойчивым, таким же, как 9 мая в наблюдаемой природной популяции. Среди копеподитов V стадии самок было около 40% (от 35 до 39), самцы преобладали (61—65%). Немного отклонялись эти величины в эксперименте при добавлении азота и глюкозы. Наибольшие нарушения произошли при постоянном продувании метаном: соотношение самцов и самок оказалось обратным. Количество самцов уменьшилось в 2 раза. Видимо, гибли в основном самцы.

Созревание копеподитов в контроле и опыте шло также различно. В контроле количество зрелых самцов (с загнутыми антеннами) увеличивалось в соответствии с экспозицией и за 10 дней возросло в 4 раза.

Жировые капли у зрелых особей исчезли. Происходило спаривание, встречались самки с прикрепленными сперматофорами (1.7—2.1%). При добавлении глюкозы интенсивность созревания самцов почти не изменилась (28% в контроле и 23 при добавлении глюкозы), однако они были значительно активнее. Самок с прикрепленными сперматофорами было 11.4%. Созревание самцов в присутствии CH_4 и N шло медленнее, при CH_4 в 2 раза менее интенсивно, чем в контроле. В присутствии CH_4 спаривание почти не имело места (самки со сперматофорами не обнаружены, с яйцами всего 1.2%). Наиболее интенсивно шел процесс спаривания в присутствии азота (20.5% самок со сперматофорами). Это особенно наглядно, если сравнить последнюю величину с тем, что наблюдалось в природе 9 мая (табл. 1).

Радиоактивность (имп./мин на 1 особь) рачков, находящихся в течение 10 дней в присутствии меченой глюкозы, несколько увеличилась (контроль — 26 имп./мин.; опыт — 53—90 имп./мин.), т. е. метка вошла в тело рачка, но через покровы тела непосредственно, или это были случайно съеденные конгломераты бактерий, что иногда наблюдается у *Cyclops* и *Mesocyclops* [3], решить затруднительно. Видимо, эта пища не имела существенного значения, так как выживаемость рачков и интенсивность их созревания были такими же, как и в контроле. У зрелых самцов и самок жировые капли также исчезли из тела.

Таким образом, присутствие метана в воде более, чем дефицит O_2 , сказывает неблагоприятное воздействие на *Cyclops kolensis*: рачки гибнут, особенно самцы, нарушается естественное соотношение полов, созревание особей замедляется, спаривания и образования яиц почти не происходит. Эти результаты эксперимента согласуются с тем, что наблюдается в природе в зимний период: циклопы образуют скопления в придонных слоях при концентрации кислорода 2—5 мг/л, но избегают зону, где присутствует метан и идет его активное бактериальное окисление.

В конце ледостава с середины апреля начинается интенсивная линька копеподитов V стадии. В период с конца апреля до середины мая резко увеличивается количество половозрелых особей (рис. 4).

После таяния льдов, при начале ветрового перемешивания и увеличении стока паводковых вод придонные скопления зоопланктона распадаются и ракообразные рассеиваются. Наиболее отчетливо эти явления прослеживаются вблизи берега. Так, на русле Мологи у дер. Бор-Дорки 7 и 16 мая 1979 г. скопления не обнаруживались, циклопы распространились на пойму, количество их везде снизилось до 1—2 экз./л, отмечалось лишь небольшое увеличение численности у самого дна русла.

В прибрежных районах Главного плеса (вблизи Центрального мыса, у западного и восточного побережий), где средняя температура толщи воды 16—18 мая 1979 г. составляла 5.4—7.8°, а прозрачность в среднем 110 см, началось развитие весеннего планктона. Появилась *Melosira* и весенние коловратки. Численность копеподитов V стадии *Mesocyclops leuckarti* (Claus) в придонных пробах в 5—10 раз превышала количество *C. kolensis*. В центральной части Главного плеса, очерченной изотермой 4°, в нетронутой зимней водной массе зоопланктон (тыс. экз./м³) был представлен почти чистой культурой *C. kolensis*:

	<i>Cyclops kolensis</i>	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	<i>Rotatoria</i>	<i>Cladocera</i>
прибрежные районы				
Главного плеса	1.6	0.7	1.7	0.06
открытая часть	5.6	0.03	0.27	0

Этот район 16—18 мая отличался высокой прозрачностью воды, достигающей на станции Наволок 230 см и составляющей в среднем 220 см. Численность *C. kolensis* была здесь самой высокой по водохранилищу — от 5 до 10 тыс. экз./м³ (рис. 5).

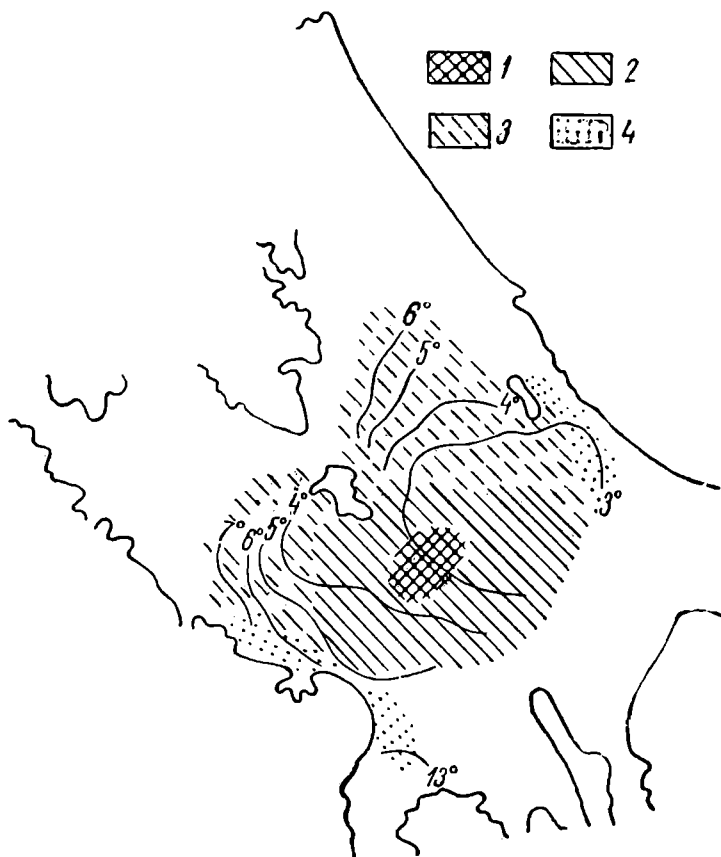


Рис. 5. Распределение *Cyclops kolensis* и температура 16—18 мая 1979 г. в главном плесе Рыбинского водохранилища. 1 — численность *C. kolensis* более 10 тыс. экз./м³, 2 — 10—5 тыс. экз./м³, 3 — 5—1 тыс. экз./м³, 4 — менее 1 тыс. экз./м³.

Структура популяций *C. kolensis* в отдельных районах Главного плеса в мае 1979 г. значительно различалась. В направлении от прибрежных станций в открытое водохранилище отмечалось все менее зрелое состояние популяции: относительно большее количество незрелых особей — копеподитов V стадии и почти полное отсутствие самок с яйцевыми мешками (табл. 2).

Такое явление было связано не только с температурой воды в районах наблюдений, но и с удаленностью от берега. Так, на ст. Измайлово при температуре 2.85° в популяции самок с яйцевыми мешками было уже 30%, копеподитов всего 6.5%, столько же, сколько вблизи западного берега на ст. Бор-Дорки при температуре от 6.2 до 4.6°.

В центральном районе, занятом зимней водной массой, количество копеподитов составляло в среднем 23%; яйценосных самок было от 1 до 6% (табл. 2).

Структура популяций *C. kolensis* (без учета науплиев) в различных участках водохранилища в мае 1979 г., %

Стадия зрелости циклопов	Бор-Дорки	Брей-тово	Центральная часть Главного плеса							Изм-ай-лово	Сред-ний двор	Шумо-ров-ские о-ва	Коп-рино
	1	3	4	5	6	9	10	11	7	8	12	13	
	5.4	7.8	3.4	3.3	2.9	3.0	3.1	4.3	2.85	6.3	13	11.5	
Копеподиты сам-цов	0	0	0	6	2.6	1	1	1	3	2	0	0	
Копеподиты са-мок	1	25	26	36	28	5	26	5	3.5	20	0	0	
Зрелые самцы	43	34	41	45	38.4	45	40	49	16.5	48	20	0	
Зрелые самки без яйцевых меш-ков	23	29	30	12	31	45	32	39	47	27	30	0	
Зрелые самки с яйцевыми меш-ками	33	12	4	1	0	4	1	6	30	3	50	0	

Примечание. Над чертой — номер станции, под чертой — средняя температура толщи воды, °С.

Процесс созревания популяций в апреле подо льдом и в мае при открытой воде везде происходит одинаково. Всегда первым и еще подо льдом в середине апреля появляются зрелые самцы с загнутыми антеннами. Количество их постепенно растет. В середине мая 1979 г. по всем станциям открытой части Главного плеса количество зрелых самцов колебалось от 41 до 49%. В этот период шло массовое созревание самок. При рассматривании неполовозрелой части популяции оказалось, что большинство копеподитов — самки, т. е. при наличии в популяции 1/4 незрелых особей, самцы созревают все.

Соотношение полов по мере созревания и старения популяции изменяется. Изначально среди копеподитов преобладают самцы: их около 60% (табл. 1). Максимальное количество самцов в зрелой популяции 49%, обычно их несколько меньше (табл. 2). При увеличении количества яйценосных самок количество самцов снижается. Самцы созревают раньше, но постепенно погибают: либо раньше отмирают, либо более интенсивно выедаются, что известно и для других видов циклопов [6].

В стареющей и отмирающей популяции в конце мая остаются одни самки, чаще без яйцевых мешков.

Отдельные популяции *C. kolensis* различаются не только структурой, но и величиной половозрелых особей (табл. 3).

Размеры особей, собранных 16—17 мая на разных станциях, были нанесены на схему. Группы точек, относящиеся к самцам, самкам без яйцевых мешков и самкам с яйцами, объединены отдельными кривыми (рис. 6).

Группы самцов и самок иногда значительно отстоят друг от друга на размерной шкале и их длины не перекрываются (ст. 1, ст. 4). Чаще размеры самцов и самок очень близки (ст. 3, 6) и перекрываются (ст. 5, 7).

Структура популяций *C. kolensis* и средние размеры половозрелых особей
16—18 мая 1979 г.

Стадия зрелости циклопов	Номера станций							
	1	7	9	11	3	4	5	6
Копеподит, %	1	6.5	6	6	25	26	42	30.6
Зрелые самцы, %	43	16.5	45	49	34	41	45	38.4
Длина самцов, мм	1.105	1.085	1.03	1.014	1.04	1.01	1.028	1.03
Зрелые самки без яйцевых мешков, %	23	47	45	39	29	30	12	31
Длина самок, мм	1.39	1.22	1.136	1.28	1.204	1.204	1.15	1.12
Зрелые самки с яй- цевыми мешками, %	33	30	4	6	12	4	1	0
Длина самок, мм	1.40	1.236	1.22	1.22	1.235	1.24	1.237	—

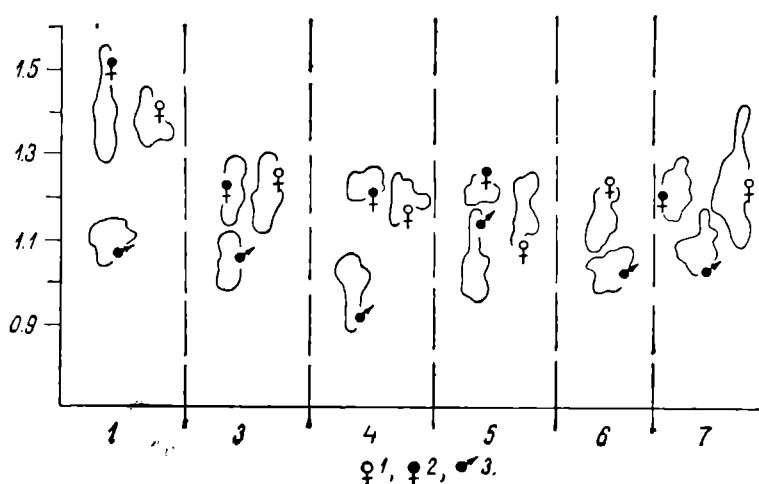


Рис. 6. Размерный состав половозрелой части популяции *Cyclops kolensis* на разных станциях. 1 — самки без яиц, 2 — самки с яйцами, 3 — самцы. По оси ординат — размеры особей, мм, по оси абсцисс — станции.

Самые крупные особи характерны для популяции на русле Мологи у Бор-Дорков (ст. 1), здесь минимальные размеры самок больше, чем максимальные в Главном плесе (ст. 4—6). Самые мелкие самцы обнаружены у Центрального мыса (ст. 4), а самые мелкие самки на русле Шексны (ст. 6). У Измайлова (ст. 7) все группы расположены на размерной шкале выше, чем в центре Главного плеса (ст. 4—6), т. е. половозрелые особи здесь крупнее, а популяция оказалась более зрелой (табл. 3), несмотря на столь же низкие температуры воды (табл. 2).

Разнокачественность исследованных популяций, выражающаяся в величине зрелых особей в отдельных районах, устойчива. На русле Мологи (ст. 1) размерный состав половозрелых особей был исследован 10,

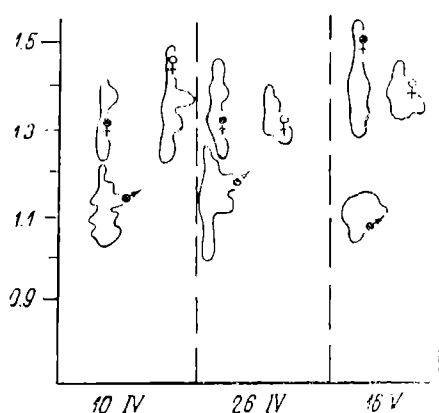


Рис. 7. Размерный состав половозрелой части популяции *Cyclops kolensis* на русле Мологи у дер. Бор-Дорки. По оси ординат — размеры особей, мм, по оси абсцисс — месяцы; остальные обозначения те же, что на рис. 6.

26 апреля и 16 мая 1979 г. (рис. 7). Промеры половозрелых циклопов показали, что популяция *C. kolensis* из этого района постоянно отличается самыми крупными самцами и самками, хотя общее количество половозрелых особей с 10 апреля по 16 мая изменилось с 7 до 99%. На этой станции условия развития *C. kolensis*, видимо, наиболее благоприятны.

При изучении размерной структуры популяций на массовом материале были получены данные по минимальной и максимальной длине самцов и самок и плодовитости.

Размер самцов *C. kolensis* по всему Рыбинскому водохранилищу колеблется от 0.9 до 1.25 мм; яйценосных самок — от 1.125 до 1.55 мм.

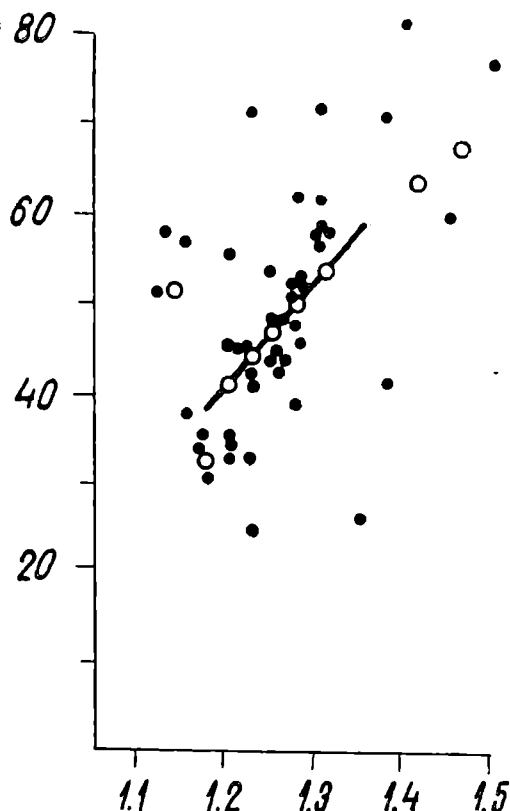
Плодовитость самок прямо пропорциональна их величине. Эта зависимость прямолинейна в пределах средних размеров особей от 1.2 до 1.3 мм. Плодовитость мелких, молодых, только что приступивших к размножению самок, изменяется в очень больших пределах (рис. 8). Относительная плодовитость самых крупных самок (от 1.44 до 1.55 мм) обычно ниже, чем самых мелких. Минимальное число яиц в 2 яйцевых мешках составляет 25, максимальное — 81, средняя плодовитость *C. kolensis* в апреле — первой половине мая — 48 яиц, что значительно больше, чем приводится для этого вида другими авторами [5, 6].

Таким образом, исследования, произведенные в зимний период на русле Мологи, а ранней весной по всему водоему, и некоторые экспериментальные данные проясняют отдельные стороны биологии *Cyclops kolensis*.

C. kolensis в зимний период преобладает в плотных скоплениях ракообразных в придонных слоях русла Мологи. Циклопы избегают слоев, насыщенных метаном. Присутствие метана оказывает неблагоприятное воздействие на созревание и копуляцию *C. kolensis*: часть рачков, особенно самцы, гибнут, что показано в эксперименте. Относительная роль циклопа в скоплениях зоопланктона возрастает к весне, когда количество его составляет 78—99% от всех ракообразных, а плотность достигает 166 тыс. экз./м³.

В один и тот же период в различных участках водохранилища состояние популяций циклопов и степень созревания копеподитов не одинаковы. Вблизи берегов при большем прогреве и интенсивном поступлении паводковых вод созревание, размножение, а затем отмирание популяций *C. kolensis* происходит значительно раньше. Здесь отмечены самые крупные самцы и самки. В центральном районе, занятом зимней водной массой, созревание популяций происходит на 2 недели позже. Самцы и самки здесь самые мелкие.

Рис. 8. Зависимость плодовитости *Cyclops kolensis* от размера. По оси ординат — количество яиц, по оси абсцисс — длина самки, мм, о — среднее арифметическое.



При переходе популяций к активному размножению первыми созревают самцы, значительно опережая появление яйценосных самок. Количество самцов быстро растет. К тому моменту, когда 3/4 особей оказываются зрелыми, все самцы созревают. Оставшиеся копепоидиты оказываются незрелыми самками. По мере созревания всех особей идет активная копуляция, увеличивается количество самок с прикрепленными сперматофорами и яйцевыми мешками, уменьшается доля самцов. При старении популяции самцы отмирают первыми.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вилисова И. К. Зоопланктон Малого моря. — Тр. Байкальской лимнол. ст., 1959, т. 17, с. 276—309.
2. Монаков А. В. Зоопланктон Волжского устьевое участка Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 214—226.
3. Монаков А. В. Значение водорослей, бактерий, детрита и водных беспозвоночных в питании веслоногих ракообразных. — В кн.: Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976, с. 90—104.
4. Монченко В. И. Материалы к сезонной динамике веслоногих ракообразных в бассейне Среднего Днепра. — Тр. зонального совещ. по типологии и биологическому обоснованию рыбохозяйственного использования внутренних (пресноводных) водоемов южной зоны СССР, Кишинев, 1962, с. 163—167.
5. Монченко В. И. Фауна Украины (циклопы). Киев, 1974. 448 с.
6. Рылов В. М. Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. 1948, т. 3, вып. 3, 198 с.
7. Саралов А. И. Газохроматографический метод определения интенсивности микробиологического окисления метана в водоемах. — Микробиология, 1979, т. 48, вып. 1, с. 125—128.

Т. И. ДОБРЫНИНА, А. В. МОНАКОВ, Е. Б. ПАВЕЛЬЕВА,
Р. Я. БРАТЧИК
**К БИОЛОГИИ CAENESTHERIA SP.
(CONCHOSTRACA, CYZICIDAE)**

За последнее время Conchostraca привлекают все большее внимание как группа организмов, слабо изученная в биологическом отношении. Листоногие раки часто развиваются в больших количествах в рыбоводных прудах и значительно влияют на их биологические процессы [1, 3—5]. Их активность в придонных слоях приводит к взмучиванию мелких фракций грунта во всей толще водоема, что препятствует развитию фитопланктона и рачков-фильтраторов [1, 4].

Сведения по биологии *Caenestheria* sp.¹ в литературе отсутствуют. Опыты по росту, питанию и дыханию *Caenestheria* sp. были проведены в 1978 г. на одном из прудов Александровского завода Астраханской области. При исследовании роста особей природной популяции собирали 2 раза в сутки в течение 14 дней после залития пруда водой, в последующий период — 1 раз. Всего собрано и обработано 50 проб. Вес рачков рассчитывали по содержанию углерода, которое определяли методом мокрого сжигания [7] с 10%-й поправкой на недоокисление; число животных, отобранных для анализа, колебалось от 1000—1500 на первых науплиальных стадиях до 10 на последних постларвальных. Отдельно в 3 параллельных опытах получали соотношение сухого и сырого весов и содержания углерода в теле рачков. Методом наименьших квадратов была получена на ЭВМ зависимость веса от длины тела $W = al^b$, где W — вес тела рачков, мг, l — длина тела, мм, «а» и «b» — коэффициенты. Суточный относительный прирост рассчитывали по формуле $C_w = \frac{1}{t} \ln \frac{W_2}{W_1}$, где W_1 и W_2 — начальный и конечный вес рачков за время $t = t_2 - t_1$.

Потребление кислорода определяли методом Винклера. Время экспозиции и число животных в склянках подбирали так, чтобы уменьшение содержания кислорода в конце опыта не превышало 25% начальной концентрации. Опыты с науплиями и первыми 5 постларвальными стадиями проводили в сосудах объемом 42—50 мл, число рачков в них менялось от 1000 на первой науплиальной стадии до 25 на 5-й постларвальной. Для последующих стадий использовали склянки объемом 120—140 мл, в которые отсаживали цестерий от 25 экз. 6-й постларвальной стадии до 5 половозрелых особей. В экспериментах использовали природную воду, предварительно прогретую до 80° и профильтрованную через мембранный фильтр № 6. Впоследствии

¹ Сем. Cyzicidae в настоящее время подвергнуто ревизии, поэтому точное видовое название рачка не приводится.

ее охлаждали до температуры опыта и обогащали кислородом до 90—100%-го насыщения. В конце экспозиции воду из экспериментальных сосудов отбирали сифоном в склянки меньших размеров (при этом сливали полностью не менее 2 объемов), где кислород фиксировали без животных. В каждом эксперименте ставили 5 опытных и 2 контрольных склянки. Опыты проводили при температуре, близкой к природной (10—17°), все данные приведены к 20° [9]. При расчетах трат на обмен использовали оксикалорийный коэффициент 4.86 кал./мл O_2 и калорийность сухого вещества 5320 кал./г [7] при зольности 5%.

Количественную характеристику питания изучали с помощью радиоуглеродной методики [8]. В качестве пищи рачкам предлагались 4 лабораторные культуры водорослей (*Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda*, *Stephanodiscus handshii*, *Melosira italica*), меченные $Na_2^{14}CO_3$. Величина обратной удельной активности водорослей колебалась от 1.0 до $15.3 \cdot 10^{-3}$ мкг С/имп. Чтобы исключить возможные потери углерода с выделенными неперевааренными остатками пищи, продолжительность опытов по выяснению суточного потребления корма (С) определялась на основании прямых наблюдений за скоростью разового наполнения кишечника животных и изменялась от 10 мин. у науплиев до 30 мин. у половозрелых особей. При определении способности животных усваивать различные виды пищи продолжительность экспериментов увеличивалась до 1—2 ч. Перед постановкой опытов рачки адаптировались к пищевым условиям. Концентрация водорослей в опытах была высокая и колебалась от 0.9 до 12.0 мг С/л. Эксперименты проводились в 3 повторностях в сосудах объемом 50—70 мл, число животных изменялось от 300—500 на первых науплиальных стадиях до 5 у половозрелых особей. Температура воды в опытных склянках соответствовала природной и колебалась от 10 до 17°.

Первые науплиальные стадии ценестерии появились на 2-й день залития пруда водой при температуре 7°. Через 7 дней почти вся популяция прошла последовательно 5 науплиальных стадий. Науплии V стадии после линьки перешли в 1-ю постларвальную стадию. Этот переход сопровождался существенными морфологическими изменениями, в результате которых личинка утратила первоначальный вид науплиуса и приобрела внешние признаки взрослой особи. Последующее развитие ценестерии представляет собой рост, сопровождающийся линьками: размеры тела и число трупкальных ног увеличивается, строение всех конечностей усложняется. В отличие от линцеуса, у которого при переходе от стадии к стадии раковина сбрасывается, у ценестерии, так же, как и у лептестерии, раковина остается, и на ней после очередной линьки рачка появляется новое кольцо прироста. По таким кольцам легко установить число постларвальных стадий. В экспериментальном пруду к концу месяца зарегистрированы половозрелые особи с 14 кольцами прироста. Весь период развития составил 36 дней. Обследование ряда водоемов и анализ половозрелых рачков по линиям прироста показали, что число постларвальных стадий у ценестерии непостоянно. Иногда рачки были половозрелыми на 13-й, 12-й и даже на 11-й стадиях. Причем рачки на 11-й стадии, достигшие половозрелости, иногда могли быть крупнее особей 14-й стадии.

Темп линейного роста ценестерии в течение всего периода развития колебался незначительно. Длина тела рачков возрастала от стадии к стадии в 1.1—1.3 раза (рис. 1). В период метаморфоза переход из науплиальной стадии в первую постларвальную практически не сопровождался ростом личинки, линейный прирост в это время не превышал 1%. В целом размеры животных в период развития менялись от

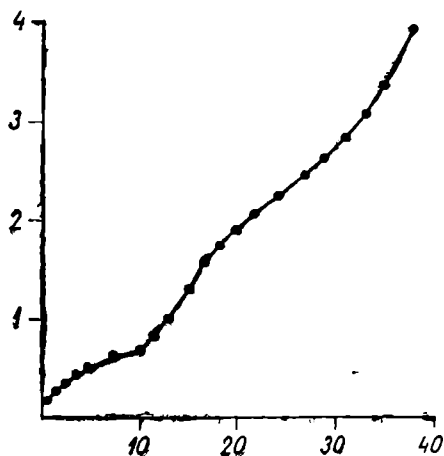


Рис. 1. Линейный рост *Caenestheria* sp. Точки на кривой — отдельные стадии развития; по оси ординат — размеры животных, мм, по оси абсцисс — время развития, дни.

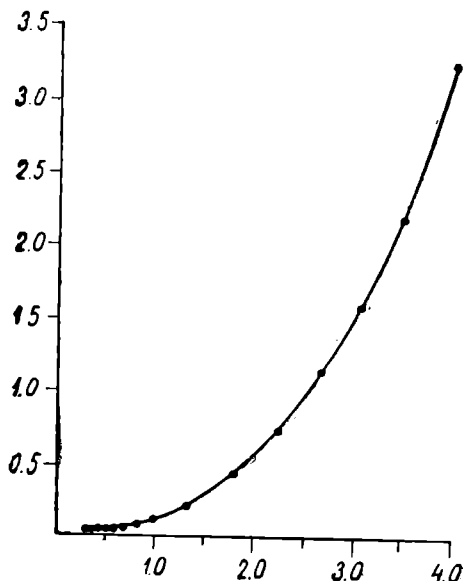


Рис. 2. Соотношение веса и длины тела *Caenestheria* sp. в процессе развития. По оси ординат — индивидуальный вес тела животного, мг, по оси абсцисс — размеры тела, мм; остальные обозначения те же что и на рис. 1.

0.3 до 4.5 мм. При статистической обработке данных по размерам выяснилось, что размеры тела рачков первых науплиальных стадий мало меняются в пределах одной стадии. Начиная с последних науплиальных стадий размеры животных каждой стадии сильно варьируют и перекрываются размерами особей соседних стадий. В отличие от линцеуса соматический рост ценестерии после достижения половозрелости продолжается и так же, как и на постларвальных стадиях, после очередной линьки рачка на раковине появляется новая полоса прироста.

Во время развития в пруду вес ценестерии изменялся от 0.0023 до 3.39 мг. В других, ранее залитых водоемах попадались половозрелые особи размером до 6—7 мм и весом до 16—18 мг. По мере роста рачков и увеличения раковины отношение сухого веса к сырому возрастает примерно на 5%, а отношение углерода к сухому и сырому весу падает (см. таблицу). В среднем же сухой вес составил 14% сырого, углерод — 36% сухого.

Зависимость веса тела от длины ценестерии выражается параболической кривой (рис. 2), которая в математической форме имеет следующий вид: $W = 0.093 \pm 0.059 l^{2.558 \pm 0.093}$. Наиболее интенсивно ценестерии росли в науплиальный период и на первых постларвальных стадиях (рис. 3). Величина удельной скорости роста составляла в это время в среднем 0.55, на последующих стадиях интенсивность роста резко падала, но была несколько выше, чем в период метаморфоза при переходе из V науплиальной стадии в I-ю постларвальную, когда она не превышала 4%.

Данные по дыханию ценестерии получены в весовом диапазоне рачков 0.005—5.284 мг (рис. 4). Экспериментальные точки, полученные

Соотношения сухого ($W_{\text{сух.}}$) и сырого весов ($W_{\text{сыр.}}$) и содержания углерода (C) в теле рачков

Стадии развития	$\frac{W_{\text{сух.}}}{W_{\text{сыр.}}}, \%$	$\frac{C}{W_{\text{сух.}}}, \%$	$\frac{C}{W_{\text{сыр.}}}, \%$
N IV—V	12.5	45	5.6
PL 3—4	12.7	37	4.7
PL 13—14	17.7	27	4.8
Среднее	14.0	36	5.0

Примечание. N — науплиальные стадии, PL — постларвальные.

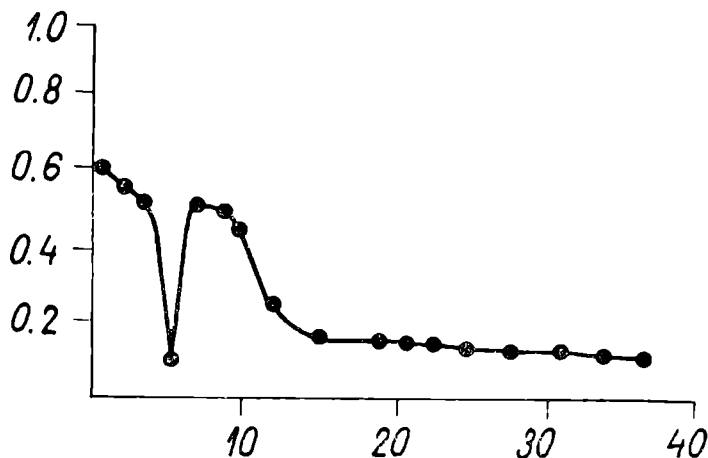


Рис. 3. Изменения удельной скорости роста *Caenestheria* sp. в процессе развития. По оси ординат — удельная скорость животных C_w , по оси абсцисс — время развития, дни; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

по дыханию на особях науплиальных стадий, сопоставимы с данными среднего уровня обмена, характерного для всего класса ракообразных [9]. На постларвальных стадиях скорость дыхания *ценестерии* превышает этот уровень и приближается к уровням обмена *Streptocephalus torvicornis* [2] и *Leptestheria* sp. [4] в данном весовом диапазоне. В целом, уровень энергетического обмена *ценестерии* довольно высок и сопоставим с таковым для других ракообразных эфемерных водоемов, обладающих высокими темпами роста и большими репродуктивными способностями [2, 4]. При расчете интенсивности потребления кислорода и трат на обмен максимальные величины были получены для первых 3 науплиальных стадий (32—33% от веса тела). На последующих стадиях траты на обмен снижались и колебались от 14 до 20%.

Результаты по питанию показали, что *Caenestheria* sp. на всех стадиях развития активно потребляет предложенные виды водорослей. Наиболее высокие суточные рационы были получены при кормлении рачков *Scenedesmus* — около 200% (рис. 5). Они наблюдались почти

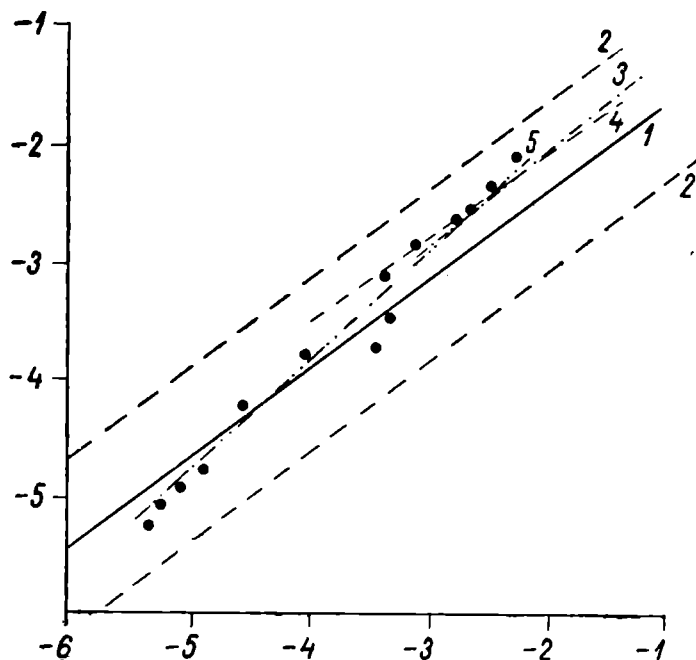


Рис. 4. Зависимость скорости обмена от веса тела ракообразных. 1 — средний уровень обмена у всех ракообразных [9], 2 — границы крайних отклонений от средних значений обмена, 3 — уровень обмена *Leptestheria* sp. [4], 4 — уровень обмена *Streptocephalus torvicornis* [2], 5 — уровень обмена *Caenestheria* sp. (точки — экспериментальные данные); по оси ординат — скорость потребления кислорода, мл O_2 /экз.·ч., по оси абсцисс — вес животных, г, масштаб логарифмический.

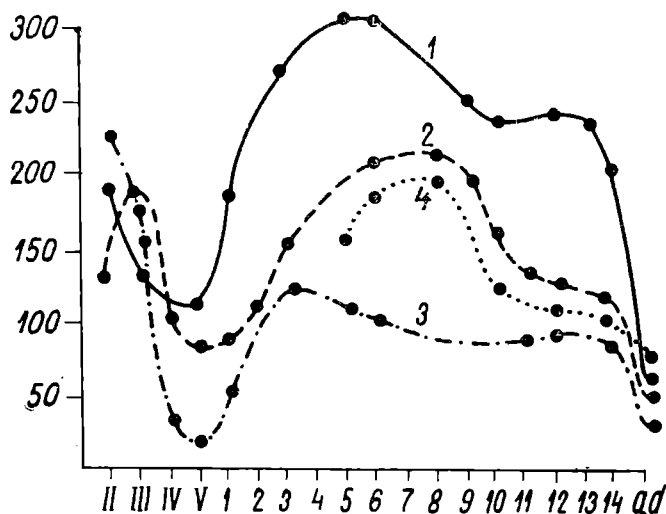


Рис. 5. Возрастные изменения величин суточного рациона на разных видах пищи. 1 — *Scenedesmus*, 2 — *Chlorella*, 3 — *Stephanodiscus*, 4 — *Melosira*; по оси ординат — суточный рацион С, % сырого веса тела, по оси абсцисс: римские цифры — науплиальные стадии, арабские — преимагинальные.

на всех стадиях развития, достигая на 5--6-й постларвальных стадиях 300%. Несколько слабее использовались *Chlorella* и *Melosira* (в среднем для всех стадий развития 150 и 120%, соответственно) и наконец *Stephanodiscus* — около 80%. При достижении половозрелости относительные суточные рационы рачков на всех видах пищи резко снижались и были сопоставимы с рационами, полученными у животных в период метаморфоза.

Изменения индекса усвоения (C_a/W), интенсивности ассимиляции, носят такой же характер, как и изменения рационов (рис. 6). Максимальным рационам соответствует и наиболее высокая ассимиляция (около 100%), которая получена при питании рачков культурой *Chlorella*. Лишь на культуре *Stephanodiscus*, несмотря на высокую величину потребления этого вида корма личинками II науплиальной стадии, индекс усвоения не превышал 20%.

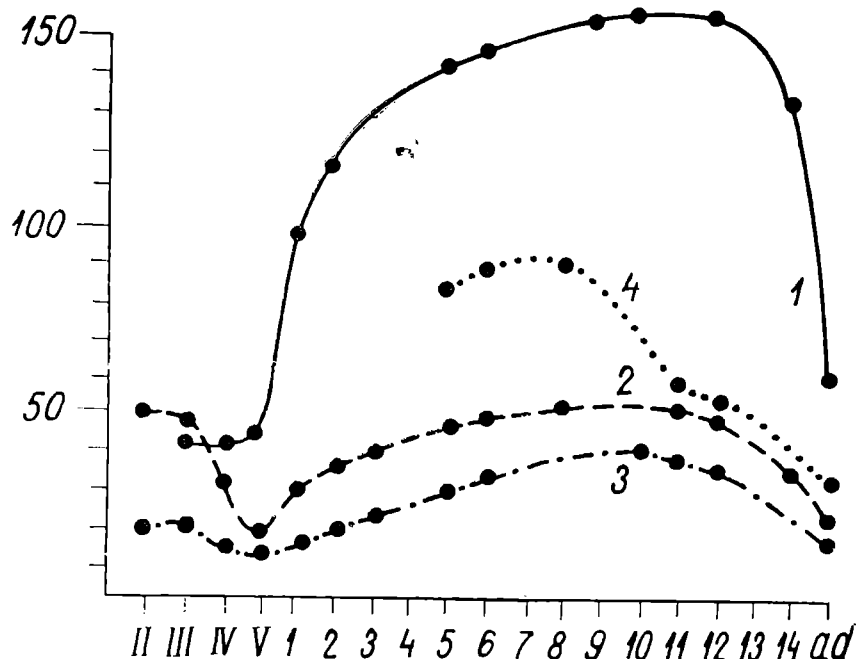


Рис. 6. Возрастные изменения индекса усвоения на разных видах пищи. По оси ординат — индекс усвоения, % веса тела, по оси абсцисс — стадии развития; остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

По мере роста рачков процессы потребления и ассимиляции пищи идут с разной скоростью, а именно, рацион падает несколько быстрее, чем величина усвоения. В связи с этим показатель эффективности питания — усвояемость увеличивается в течение развития животных. Это характерно при питании всеми видами водорослей. Тем не менее, во всех опытах цифры усвояемости близкие и разнятся между собой не более, чем в 2.5 раза на протяжении всей жизни *Caenestheria* sp. (рис. 7). Усвояемость различных видов водорослей рачками одной и той же стадии практически не отличается, а за весь период развития составляет в среднем 50%, что соответствует средней усвояемости растительной пищи ракообразными подкласса Branchiopoda в целом [10].

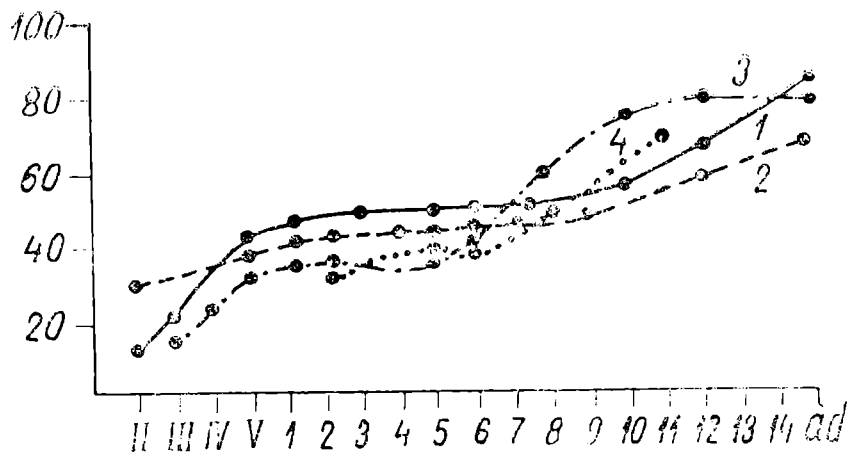


Рис. 7. Возрастные изменения усвояемости *Caenestheria* sp. на разных видах корма. По оси ординат — усвояемость пищи, %, по оси абсцисс — стадии развития; остальные обозначения те же, что и на рис. 5.

При питании фильтраторов большое значение имеют концентрации кормовых объектов, которые обеспечивают пищевые потребности животных. Для ряда веслоногих и ветвистоусых ракообразных показана связь между концентрацией пищи с одной стороны и рационом и индексом усвоения с другой [6, 10]. Известно, что с ростом концентрации пищи рацион и величина усвоения растут. При концентрации корма, близкой к естественной для данного вида в водоеме, наблюдается стабилизация или некоторое снижение этих величин. Обычно у планктонных ракообразных постоянных водоемов средней зоны это происходит при концентрации пищи 3—6 мг сырого веса/л. В опытах с *Caenestheria* стабилизация C_a/W наступала при концентрации хлореллы около 10 мг/л (рис. 8, а), в дальнейшем эта величина несколько снижалась. В то же время рацион продолжал расти даже при таких высоких биомассах корма как 60—80 мг/л. Однако в следующей серии экспериментов, когда была предложена более высокая концентрация корма (*Melosira*), кривая рациона выходила на плато при биомассе водорослей 120 мг/л, при этом относительный суточный рацион не превышал 100% (рис. 8, б).

Так как опыты по питанию были кратковременны и проводились в дневное время, а рационы рассчитывались на сутки, что в свою очередь могло повлечь за собой ошибки, была поставлена серия экспериментов по суточной ритмике питания 11-й постларвальной стадии. В качестве корма предлагались хорошо потребляемые *Scenedesmus* и *Chlorella* (рис. 9). Определения рационов проводили 9 раз в сутки, через каждые 3 ч. Результаты экспериментов не показали существенных различий суточной активности животных, рацион изменялся не более, чем на 1/3 как в опытах с *Chlorella*, так и со *Scenedesmus*.

В лабораторных условиях были получены данные о воспроизводительной способности цестерии. Неоплодотворенные яйца в яйцеводах самок обычно бледно-желтого цвета и хорошо видны. После копуляции, которая длится от 10 до 25 мин., яйца выходят из яйцеводов и созревают в пакетах, прикрепленных с 2 сторон к рачку. При линьке рачка пакеты сбрасываются. Сброс половых продуктов, как правило, связан с линькой, но иногда самки линяют без сбрасы-

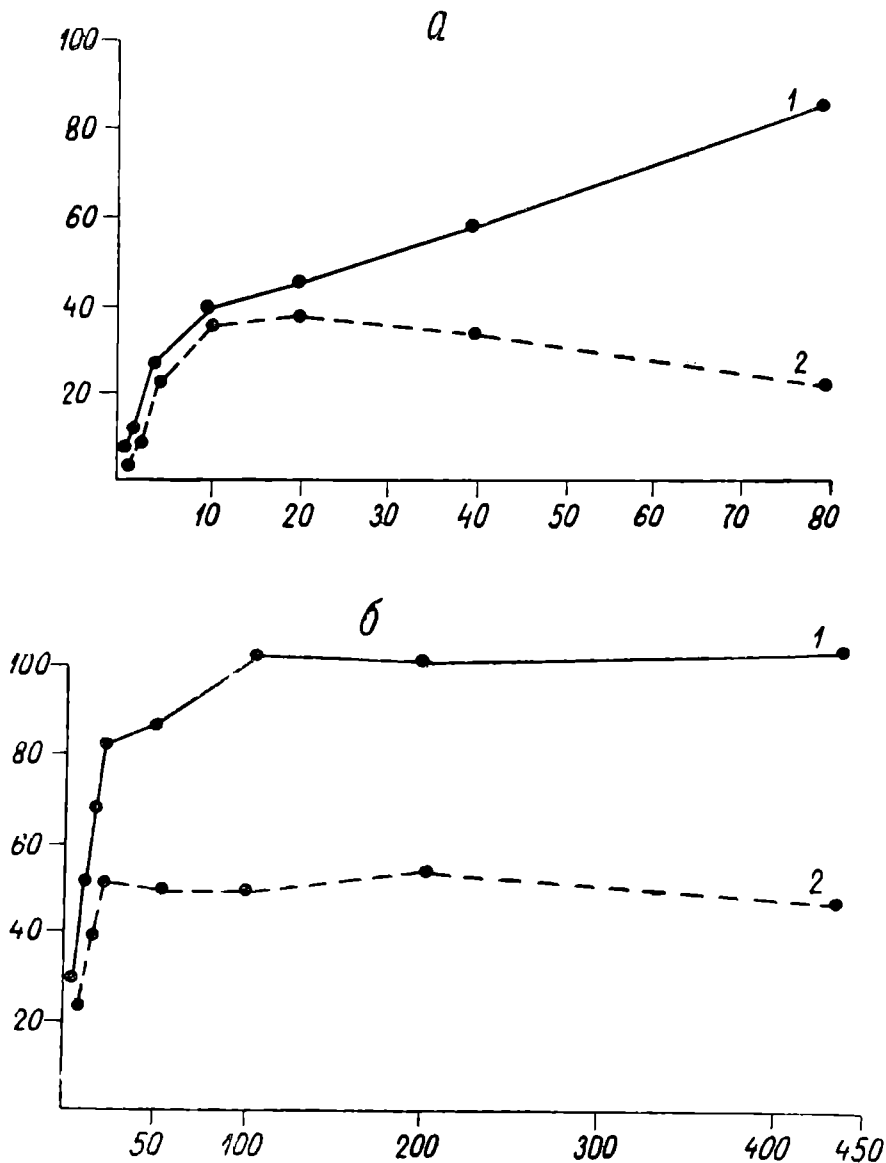


Рис. 8. Влияние концентрации водорослей на интенсивность и эффективность питания *Caenestheria* sp. а — *Chlorella*, б — *Melosira*, по оси ординат — относительный суточный рацион (1) и индекс усвоения (2), %, по оси абсцисс — концентрация водорослей, мг/л.

гания яиц или откладывают 2 порции яиц между линьками. В наших опытах самки ценестерии за 19 дней наблюдений выметали максимально 6 порций яиц. Время между кладками составляло от 2 до 6 дней, в среднем 4. Число яиц в кладке у одной самки сильно варьировало (от 50 до 700) и не зависело от размеров самки. Общая плодовитость за этот период составила в среднем 1030 яиц при крайних значениях от 600 до 1.5 тыс. Было установлено, что для вымета нескольких порций яиц достаточно одной копуляции. Самки, к которым

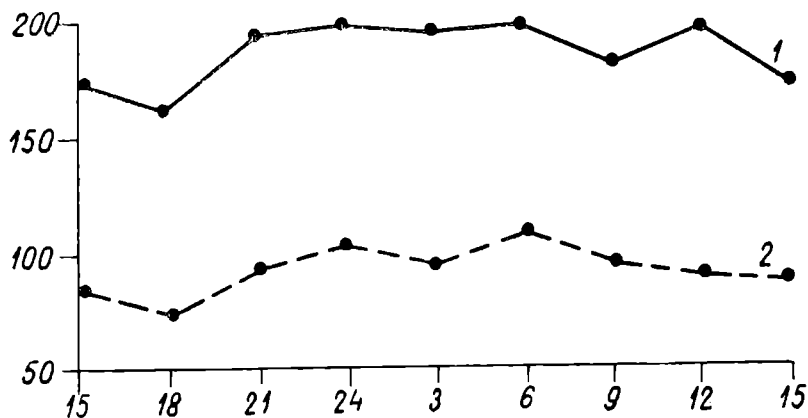


Рис. 9. Суточные изменения интенсивности питания *Caenestheria* sp. 1 — *Scenedesmus*, 2 — *Chlorella*; по оси ординат — суточный рацион, % веса тела, по оси абсцисс — время суток, час.

подсаживали самца только 1 раз, продолжали линять и каждый раз сбрасывать пакеты с яйцами так же, как и самки, которые находились с самцами постоянно. Самки, которые были отсажены на последних постларвальных стадиях и содержались без самцов, не выметывали яиц, хотя яйцеводы были заполнены яйцами, до тех пор, пока к ним не подсаживали самцов.

Таким образом, *Caenestheria* sp. отличается относительно высокими показателями роста, обмена, питания и воспроизводительными способностями, что характерно для ракообразных временных водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев Н. К. Биоценотическое значение листоногих ракообразных в рыболовных прудах. — *Вопр. ихтиол.* 1965, т. 5, вып. 1(34), с. 173—177.
2. Голубев А. П. Потребление кислорода рачком *Streptocephalus torvicornis* (Waga). — В кн.: *Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных.* Минск, 1975, с. 174—183.
3. Маловицкая Л. М. Влияние листоногих ракообразных на направление продукционных процессов в экосистеме рыбохозяйственных водоемов. — В кн.: *Энергетические аспекты роста и обмена водных животных.* Севастополь, 1972, с. 127—128.
4. Маловицкая Л. М. Интенсивность дыхания некоторых листоногих ракообразных. — В кн.: *Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных.* Минск, 1975, с. 184—188.
5. Мирошниченко М. П. Листоногие раки в прудах Волгоградского осетрового рыболовного завода. — *Тр. Волгоградск. отд. ГосНИОРХ*, т. 5, 1971, с. 210—225.
6. Молаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976. 170 с.
7. Остапеня А. П. Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления. — *ДАН БССР*, 1965, т. 9, № 4, с. 273—276.
8. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. — В кн.: *Планктон и бентос внутренних водоемов.* Л., 1966, с. 75—119.
9. Сушеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 195 с.
10. Сушеня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 185 с.

Р. Я. БРАТЧИК

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ
CAENESTHERIA SP. (CONCHOSTRACA, CYZICIDAE)**

Сем. Cyzicidae Stebbing — одно из наиболее сложных в отр. Conchostraca [2, 7]. Правильному распределению видов в пределах группы могут способствовать данные по морфологии личинок, однако подобные сведения ограничены родами *Caenestheriella* Daday [6] и *Cyzicus* Audouin [3, 5]. Личиночное развитие остальных 2 родов — *Caenestheria* Daday и *Eocyzicus* Daday, не изучено.

Материал для настоящего исследования собирался в пруду Александровского рыбзавода (Астраханская обл.) с 10 апреля по 16 мая 1978 г. Первые 14 дней после заполнения пруда сборы проводились 2 раза в сутки, затем — 1. Всего собрано и обработано 50 проб. На основании строения головы (рис. 1) половозрелых самцов (рострум нешпательевидный, заостренный; затылочный вырост слабо выражен) рач-

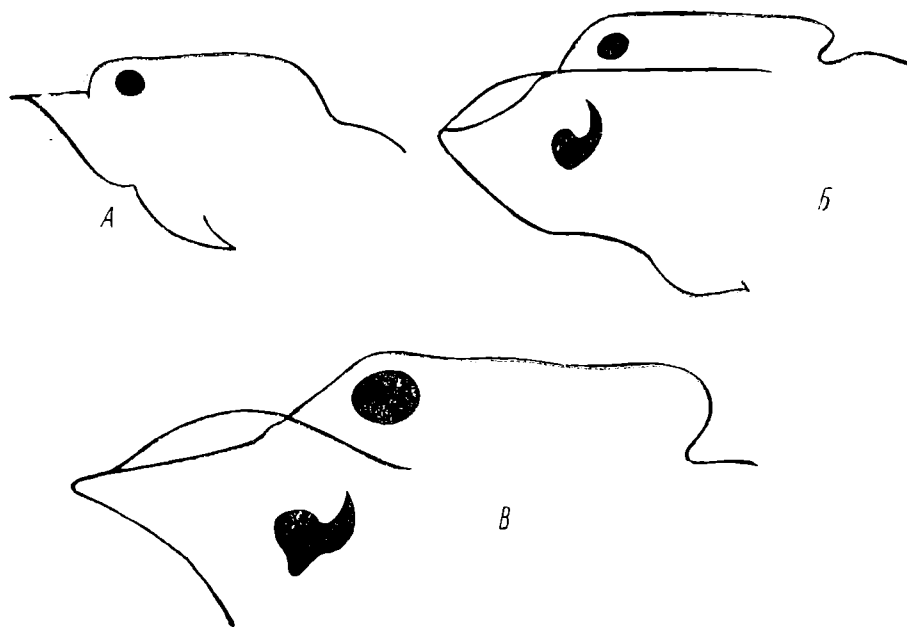


Рис. 1. Голова *Caenestheria* sp. А — начало постларвального развития, Б — половозрелый самец, В — половозрелая самка.

ки были отнесены к роду *Caenestheria* Dad., содержащему 13 видов [4, 8]. Так как большинство видов описаны по единичным экземплярам без учета возрастной и географической изменчивости, род нуждается в ревизии и достоверное определение вида в настоящий момент невозможно.

Личиночное развитие — от выклева до метаморфоза — происходит в 5 стадий: I и II — науплиусы, III, IV, V — метанауплиусы, отличающиеся от первых двух наличием сегментации туловища (рис. 2). Раз-

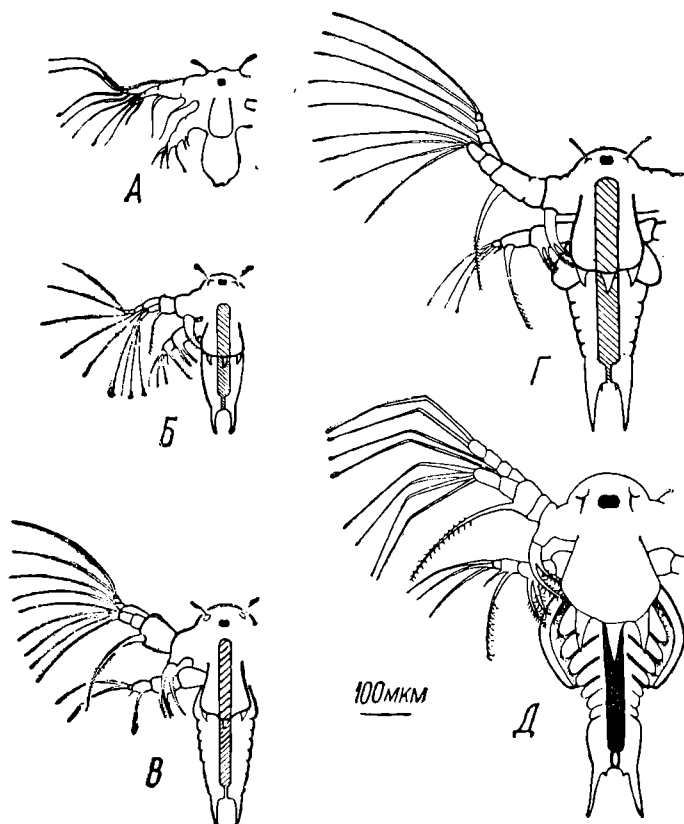


Рис. 2. Личинки *Caenestheria* sp. А—Д — I—V стадии.

меры личинок и продолжительность отдельных стадий следующие:

номер стадии	длина личинок, мм	продолжительность развития, сутки
I	0.27—0.30	1.0
II	0.29—0.36	1.5
III	0.36—0.43	2.5
IV	0.41—0.53	2.0
V	0.52—0.65	1.0

Антеннулы (АН-I) практически не изменяются, оставаясь короткими щетинками, расположенными на небольших бугорках на апикальной части головы, а затем смещаются на фронтальную сторону латерально по отношению к науплиальному глазу.

Антенны (АН-II) — основной локомотивный орган личинки. На стадии I эндоподит вооружен 3 щетинками, на всех последующих — четырьмя, экзоподит во все время личиночного развития несет 5 щетинок. Все 9 плавательных щетинок не имеют опушения. Обе щетинки протоподита на стадии I голые, на II появляется опушение, а при переходе в III базальная щетинка неполностью расщепляется (рис. 2).

Губа на стадии I имеет округлый, ровный край, на следующих — с 3 зубовидными выростами (рис. 2). Аналогично строение губы личинок *Syzicus tetracerus* (Крып.) [5] и *Syz. mexicanus* (Claus) [3], в то время как у *Caenestheriella packardii* (Brady) [6] и *Eosyzicus orientalis* Daday (наши наблюдения) край ровный.

Мандибулы на стадии I представляют 3-члениковый отросток, снабженный 6 неопушенными щетинками, на II формируется жевательная лопасть, и у 3 базальных щетинок появляется опушение. На стадии III у основания 3-й базальной щетинки появляется небольшой неопушенный шип. На стадиях IV и V структура мандибул не изменяется (рис. 3).

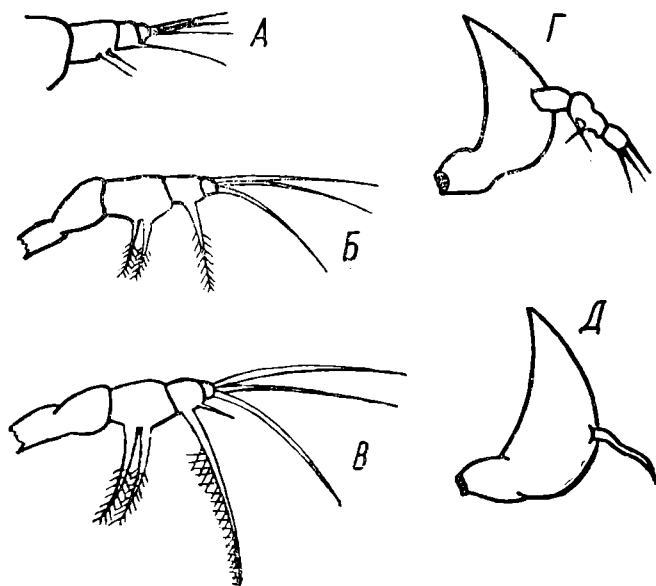


Рис. 3. Мандибулы. А—В — I—III стадии личиночного развития; Г, Д — 1, 2-я стадии постларвального развития.

Туловище (трункус) на стадиях I и II несегментировано, слабая сегментация образуется на III стадии в виде пяти поперечных борозд, которые на IV углубляются, приводя к формированию зачатков трункальных конечностей. На стадии V первые 3—4 пары ног полностью обособляются друг от друга, расчленяются на эндо-, экзо-, эпиподиты и имеют на внешнем крае по несколько коротких щетинок. Будучи почти сформированными, ножки неподвижны и, по-видимому, не функционируют. Первый трункальный сегмент значительно разрастается, образуя карапакс, задняя граница которого достигает 5-й пары ног.

Постабдомен (тельсон) на стадии I округлый, с 2 небольшими бугорками; на II появляется пара шипов, относительная длина которых составляет $1/5$ — $1/6$ длины тела и сохраняется в течение всего личиночного развития. На стадии III на постабдоминальных шипах образуются нечетко выраженная складчатость и мелкие зубчики, кроме того на дорсальной поверхности тельсона появляется пара небольших шипов; на IV формируется еще одна пара ближе к переднему концу (рис. 4).

Морфология рачков значительно изменяется в процессе метаморфоза (рис. 5): карапакс складывается продольно и образует двустворчатую раковину, полностью укрывающую тело рачка, которое заметно изгибается; голова приобретает характерную для взрослых животных

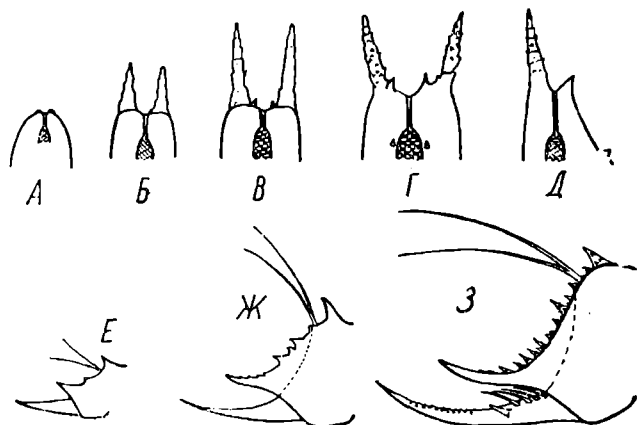


Рис. 4. Постабдомен. А—Г—I—IV стадии личиночного развития; Д—IV стадия, вид сбоку; Е—З — последовательные этапы постларвального развития.

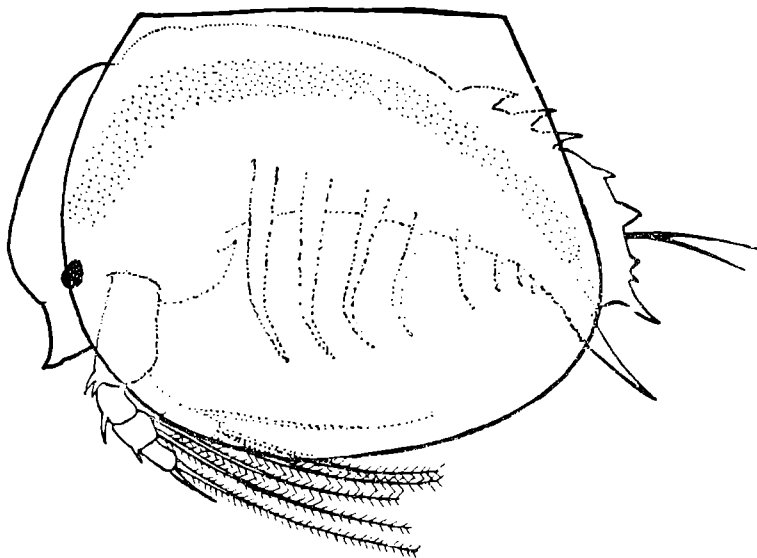


Рис. 5. 1-я постларвальная стадия.

форму (появляется рострум, антеннулы смещаются на вентральную сторону); на плавательных щетинках АН-II формируется опушение, редуцируются 2 базальные щетинки, увеличивается количество члеников, на дорсальной поверхности образуются шипики; начинается редукция 3 члеников мандибул, полностью исчезающих к 3-й постларвальной стадии; появляются максиллы — 1 и максиллы — 2; трункальные конечности начинают двигаться, принимая функции дыхания и фильтрации; на задних туловищных сегментах формируется дорсомедиальное вооружение в виде одиночных шипов; образуется пара постабдоминальных щетинок. Все указанные выше новообразования появляются после 5-й линьки, что позволяет считать именно ее границей между личиночным и постларвальным развитием, хотя остатки трехчлениковых личиночных мандибул и рудименты опушенных базальных щетинок АН-II сохраняются до 3-й постларвальной стадии. В ходе линьки между 1-й и 2-й постларвальными стадиями покровы сбрасываются полностью, включая и раковину, так, что кольцо прироста не образуется. Щетинки по краю раковины образуются только начиная со 2-й постларвальной стадии.

При постларвальном развитии (период от метаморфоза до половозрелости) общий план строения рачков сохраняется, в то же время количество трункальных сегментов и пар ног увеличивается от 7 до 22—23, число сегментов, имеющих дорсомедиальное вооружение, изменяется от 5 к 18—19. На дорсальной поверхности тельсона появляются многочисленные (18—23) шипы, покрытые мелкими зубчиками. В процессе полового созревания у самок видоизменяются 9-я и 10-я пары ног, образующие жгутоподобные выросты, служащие для поддержания выметанных яиц. Первые 2 пары ног самцов преобразуются в специализированные органы, служащие для удержания самок при копуляции (рис. 6). Существенно, что группа редуцирующихся щетинок в основании опорного выроста может сохраняться после достижения половозрелости в течение 2—3 межличиночных периодов, когда самцы уже активно спариваются, и самки после копуляции с такими самца-

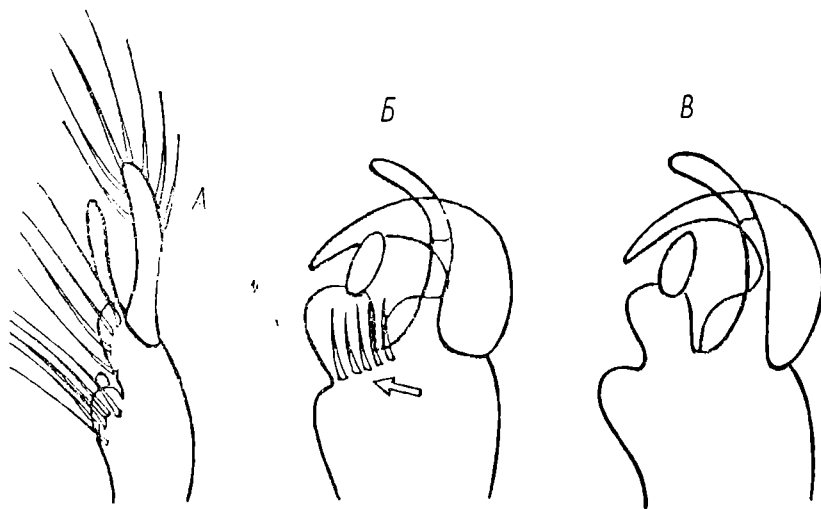


Рис. 6. Схема преобразования первых двух пар конечностей самцов. А — начало полового созревания, Б — пренимагинальная стадия — имago, В — полностью сформировавшая конечность.

ми вымывают яйца. Некоторые авторы [1, 4], полагая, что с достижением половозрелости морфогенез заканчивается, использовали число рудиментарных щетинок как признак для выделения подобных особей в самостоятельные виды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Смирнов С. С. (Smirnov S. S.). *Cyzicus ornatus* n. sp. eine neue Phyllopodenart aus Westsibirien. — Zool. Anzeiger, 1932, Bd 97 (9—10), S. 273—278.
2. Смирнов С. С. Phyllopoda Арктики. — Тр. Арктического ин-та, 1936, т. 51, с. 1—92.
3. Chambers V. S. Larva of *Estheria mexicana*. — Amer. Natur., 1885, vol. 19, p. 190—191.
4. Daday de Dees E. Monographie systematique des phyllopo des conchostraces. — Ann. Sci. Nat. Zool., 1914, ser. 9, vol. 20, p. 39—330.
5. Joly M. N. Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur l'Isaura cycladoides, nouveau genre de Crustacé à test bivalve, découvert aux environs de Toulouse. — Ann. Sci. Nat. Zool., 1842, ser. 2, vol. 17, p. 293—360.
6. Sars G. O. Development of *Estheria packardii* Brady as shown by artificial hatching from dried mud. — Arch. Math. Naturv., 1896, Bd 18, p. 1—27.
7. Strascraba M. Taxonomical studies on czechoslovak Conchostraca. II. Families Lynceidae and Cyzicidae. — Vestn. Čs. spol. zool., 1965, t. 29, N 3, p. 201—214.
8. Tiwari K. New species of Conchostraca (Crustacea, Phyllopoda) from Rajasthan. — In: Proc. First All-Indian Congr. Zool. 1959, p. 180—190.

Т. И. ДОБРЫНИНА

**ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ *CYCLOPS VICINUS* ULJAN И
EUCYCLOPS SERRULATUS FISCH. (COPEPODA, CYCLOPIDAE)**

Знание биологии циклопов, в частности их питания, важно для понимания сущности круговорота органического вещества и решения вопросов биологической продуктивности водоемов. Тем не менее, питание пресноводных циклопид изучено еще слабо.

Почти совсем нет данных о составе пищи науплиусов пресноводных циклопид и питании взрослых рачков бактериями. Недостаточно ясен вопрос и о пригодности для циклопов растительного корма.

Цель данной работы — выяснение особенностей питания *Cyclops vicinus* Uljan. и *Eucyclops serrulatus* Fisch.

Циклопы собирались в прибрежье Рыбинского водохранилища сачком и в живом виде доставлялись в лабораторию. Каждая особь отлавливалась пипеткой и переносилась на предметное стекло в каплю фильтрованной воды. Содержимое кишечника выдавливалось из передней части торакса осторожным нажимом иглой на покровное стекло. Таким образом было вскрыто 80 циклопов каждого вида.

Содержимое кишечника *C. vicinus* представляло светло-серую массу с жировыми включениями, изредка попадались водорослевые клетки и отдельные фрагменты рачков.

У *E. serrulatus* содержимое кишечника — буроватая аморфная масса с зеленоватым оттенком, водорослевые клетки попадались чаще, чем у первого вида, встречался в небольшом количестве органический детрит.

Для решения вопроса о доступности пищи и пищевом предпочтении были поставлены следующие опыты: в сосуды с профильтрованной водой объемом 50 см³ вносились циклопы, различный живой корм, слой пла и несколько веточек элодеи. Каждый опыт проводился в 5 повторностях при температуре 18—20°. В контрольных стаканах кормовые объекты содержались без циклопов. Выбирались концентрации близкие к естественным, из расчета 5 г/м³. В качестве корма были предложены одновременно *Polyphemus pediculus* (L.) (1.0 мм), *Bosmina* sp. (0.3 мм), *Simoccephalus* sp. (1.2 мм), личинки *Chironomidae* (3.4 мм). Через сутки подсчитывались оставшиеся в живых организмы.

Результаты опытов показали, что наибольшее предпочтение отдается полифемам. Меньше потребляются босмины и симоцефалы и почти совсем не используются прячущиеся в грунт личинки хирономид. Очевидно, избирательность, которую проявляют *C. vicinus* и *E. serrulatus* к различным видам корма, в значительной мере определяется доступностью добычи [3].

Для определения суточных рационов *E. serrulatus* была поставлена серия опытов: в сосуды с профильтрованной водой вносились от 15 до 30 экз. циклопов приблизительно одинаковых размеров и отдельно раз-
 личный живой корм (*Ceriodaphnia* sp., босмины, личинки хирономид, молодь полифемов). Каждый опыт проводился в 3 повторностях и продолжался сутки при температуре 18—20°. Рационы циклопов определялись по разности числа кормовых объектов в начале и конце опыта, причем учитывалось количество съеденных, а не убитых особей. Сырой вес кормовых объектов и циклопов рассчитывался по содержанию углерода в их теле, последнее составляло 5% сырого веса. Содержание углерода определяли мокрым сожжением [6].

Как показали опыты (табл. 1), колебания величин суточных рационов *E. serrulatus* определяются доступностью кормовых объектов. Наиболее высокие показатели рационов наблюдались в опытах с полифемами — 51.5%. Когда предлагались личинки хирономид и босмины, величина суточных рационов падала (13% и 8% соответственно), хотя по сравнению с *C. vicinus* [5] придонный *E. serrulatus* более охотно потребляет хирономид.

Таблица 1

Интенсивность питания *Euscyclops serrulatus*

Количество рачков в опыте	Вид корма	Количество кормовых объектов	Суточный рацион, мг	Суточный рацион, % от сырого веса
30	<i>Ceriodaphnia</i> (живые)	50	0.0022	7
30	<i>Ceriodaphnia</i> (мертвые)	50	0.0090	30
29	<i>Bosmina</i>	50	0.0024	8
28	Личинки <i>Chironomidae</i>	10	0.0040	13
15	Молодь <i>Polyphemus</i>	50	0.0154	51.5

Чтобы проверить, как влияет на величину рациона степень подвижности жертвы, циклопам предлагались живые и мертвые цериодафнии. В этом случае рацион возрастал с 7 до 30%.

В наших опытах величина суточного рациона зависела от концентрации кормовых объектов. В качестве последних использовалась молодь полифемов с концентрацией от 1 до 18 мг/л (рис. 1). Можно заметить, что при увеличении концентрации полифемов от 1 до 6 мг/л резко увеличиваются и суточные рационы циклопов. При дальнейшем повышении концентрации корма изменения суточных рационов менее значительны. Очевидно, наиболее оптимальные концентрации для исследуемых циклопов были при плотности полифемов от 6 до 8 мг/л.

Для определения величины усвоения пищевых объектов был использован радиоуглеродный метод, предложенный Ю. И. Сорокиным [7].

Чтобы выяснить, насколько растительная пища усваивается подопытными рачками, циклопам предлагались различные водоросли: зеленые (*Chlorella* — 5.2—4 мкм, *Scenedesmus* — 10.4—13×4—5, *Staurastrum* — 13×7.8, *Ankistrodesmus* — 2—3×30—80 мкм), синезеленые (*Oscillatoria* — 5.2×57.2—300 мкм), диатомовые (*Diatoma* — 44.2×5.2 мкм).

В результате наблюдений (рис. 2) выяснилось, что *E. serrulatus* лучше усваивает водоросли, чем *C. vicinus*. Из других видов пищи наименьшее предпочтение отдавалось бактериям и коловраткам. К сожалению, *Filinia* — единственный вид корма из коловраток, который предлагался циклопам, поэтому судить о значении этой группы животных в питании циклопов на основе только этих данных трудно.

В том случае, когда циклопам предлагались простейшие, индекс усвоения (отношение величины усвоения S_a к количеству углерода в теле животного W) у *E. serrulatus* и *C. vicinus* увеличивался соответственно до 5.5 и 16%. Возможно, что в питании *E. serrulatus* простейшие не имеют столь большого значения, как у *C. vicinus*, так как первая форма значительную часть своих потребностей удовлетворяет за счет водорослей и детрита. Лучше всего оба вида циклопов усваивают ракообразных, особенно молодь полифемов.

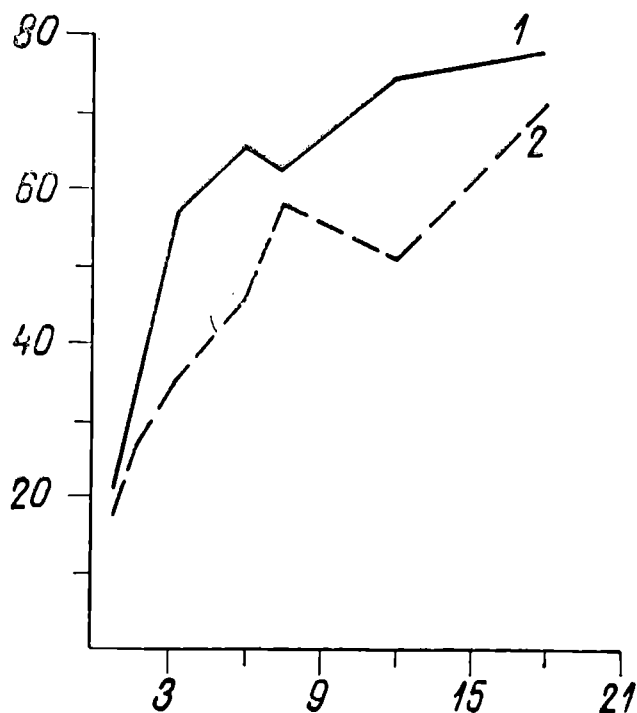


Рис. 1. Интенсивность питания *C. vicinus* и *E. serrulatus* при различной концентрации корма. 1 — *C. vicinus*, 2 — *E. serrulatus*; по оси ординат — суточные рационы, % веса тела, по оси абсцисс — концентрация полифемов, мг/л.

Таким образом, пищу *E. serrulatus* в естественных условиях могут составлять водоросли, детрит, простейшие, мелкие беспозвоночные и их трупы. К аналогичным выводам пришла и Т. В. Щербина [8], изучавшая состав пищи и пищевое поведение этого вида.

В питании *C. vicinus* большее значение имеет пища животного происхождения, а водоросли, по-видимому, играют подчиненную роль.

Эффективность питания веслоногих тесно связана с концентрацией пищевых объектов. Этим объясняются различия величин S_a/W , полу-

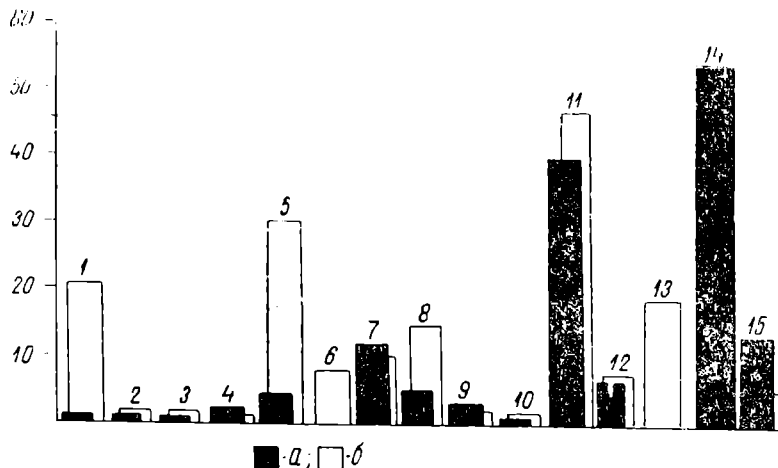


Рис. 2. Эффективность питания *C. vicinus* и *E. serrulatus* на различных видах корма. *a* — *C. vicinus*, *b* — *E. serrulatus*; 1 — *Staurastrum* sp., 2 — *Scenedesmus* sp., 3 — *Ankistrodesmus* sp., 4 — *Chlorella* sp., 5 — *Diatoma* sp., 6 — *Oscillatoria* sp., 7 — естественный детрит, 8 — детрит *Microcystis* sp., 9 — бактерии, 10 — *Filinia* sp., 11 — *Polyphemus pediculus*, 12 — *Ceriodaphnia* sp., 13 — *Ceriodaphnia* sp. (мертвые), 14 — *Bosmina longirostris*, 15 — *Paramecium* sp.; по вертикали — индекс усвоения C_a/W , % веса тела.

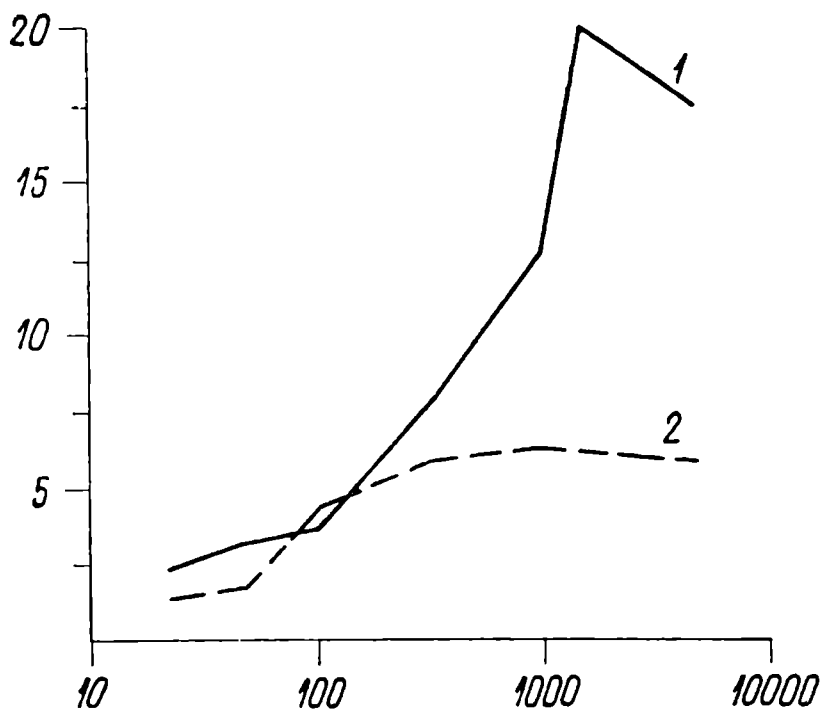


Рис. 3. Эффективность питания *C. vicinus* и *E. serrulatus* при различной концентрации простейших. 1 — *C. vicinus*, 2 — *E. serrulatus*; по оси ординат — индекс усвоения C_a/W , % веса тела, по оси абсцисс — концентрация *Paramecium* sp., экз./мл (логарифмический масштаб).

ченных в опытах по скармливанию циклопам одного и того же вида корма (рис. 3, 4). Можно заметить, что с увеличением концентрации инфузорий увеличивается и индекс усвоения. У *C. vicinus* эта величина возрастает и достигает своего максимума при концентрации простейших 1200 экз./мл, при дальнейшем увеличении плотности культуры C_a/W уменьшается. Несколько иная картина наблюдается у *E. serrulatus*. Сначала C_a/W возрастает, при концентрации корма 500 экз./мл индекс усвоения достигает своей наибольшей величины и остается более или менее постоянным.

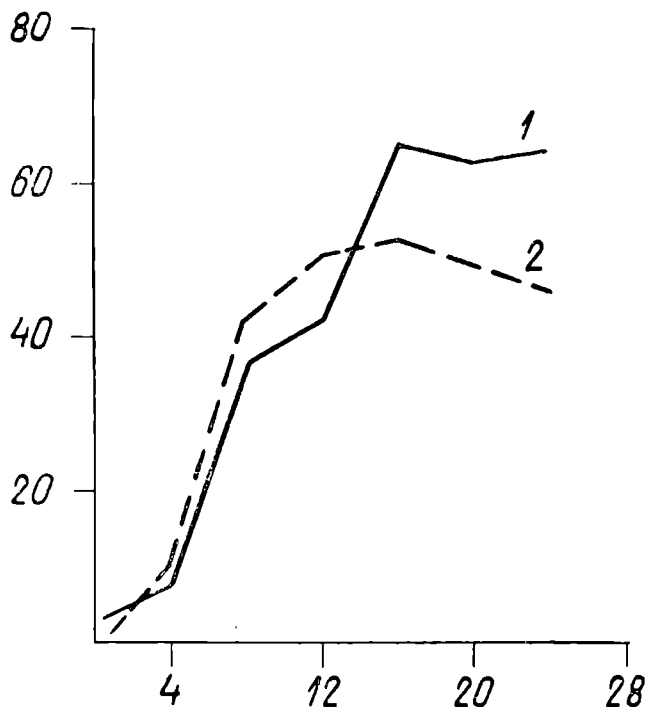


Рис. 4. Эффективность питания *C. vicinus* и *E. serrulatus* при различной концентрации полифемов. 1 — *C. vicinus*, 2 — *E. serrulatus*; по оси ординат — индекс усвоения C_a/W , % веса тела, по оси абсцисс — концентрация полифемов, мг/л.

В том случае, когда циклопам предлагались полифемы, стабилизация индекса усвоения у *E. serrulatus* наступала намного раньше, чем у *C. vicinus*. Очевидно, *C. vicinus* обладает большей пищевой потребностью, чем *E. serrulatus*, что можно объяснить различной степенью хищничества и активности этих циклопов.

Несмотря на то, что существует ряд работ по питанию взрослых циклопов, питание их личностных стадий изучено еще слабо. Имеются лишь указания на то, что пищей науплиусам могут служить простейшие, мелкие коловратки и водоросли [1, 2, 4, 9]. Однако количественные данные о возрастных особенностях питания веслоногих практически отсутствуют.

Для наблюдений за возрастными изменениями в питании *C. vicinus* и *E. serrulatus* были взяты науплиусы III—V стадий и копепоиды I—

Таблица 2

Возрастные изменения питания *Eusyclops seggulus*

Вид корма	Концентрация корма	Науплиусы III—V стадий				Копеподиты I—III стадий			
		количество рачков в опыте	число наблюдений	C_a , γC /экз./сутки	C_a/W , %	количество рачков в опыте	число наблюдений	C_a , γC /экз./сутки	C_a/W , %
<i>Stauroastrum</i> sp.	4.0 мг/л	600	3	0.017 ± 0.003	5.2	150	3	0.003 ± 0.000	0.7
<i>Diatoma</i> sp.	4.0 мг/л	1000	3	0.030 ± 0.002	9.1	100	3	0.082 ± 0.014	18.5
Детрит элодеи	—	700	3	0.037 ± 0.005	11.6	200	3	0.073 ± 0.007	16.2
Бактерии	10^6 экз./мл	700	3	0.036 ± 0.006	11.1	100	3	0.028 ± 0.003	6.3
<i>Paramecium</i> sp.	1500 экз./мл	800	3	0.010 ± 0.001	2.7	150	3	0.065 ± 0.003	14.5

Таблица 3

Возрастные изменения питания *Syclops vicinus*

Вид корма	Концентрация корма	Науплиусы III—V стадий				Копеподиты I—III стадий			
		количество рачков в опыте	число наблюдений	C_a , γC /экз./сутки	C_a/W , %	количество рачков в опыте	число наблюдений	C_a , γC /экз./сутки	C_a/W , %
<i>Chlorella</i> sp.	4.0 мг/л	1300	3	0.0004 ± 0.0000	0.1	130	3	0.0001 ± 0.0000	0.02
<i>Scenedesmus</i> sp.	4.0 мг/л	1500	3	0.0044 ± 0.0004	1.1	180	3	0.0075 ± 0.0015	1.5
<i>Stauroastrum</i> sp.	4.0 мг/л	1200	3	0.0002 ± 0.0000	0.05	70	3	0.0065 ± 0.0012	1.3
<i>Diatoma</i> sp.	4.0 мг/л	1700	3	0.0162 ± 0.0024	4.16	—	—	—	—
Детрит элодеи	—	1500	3	0.0061 ± 0.0014	1.50	85	3	0.0065 ± 0.0000	0.1
Бактерии	10^6 экз./мл	1100	3	0.0085 ± 0.0006	2.10	160	3	0.0115 ± 0.0014	2.3
<i>Paramecium</i> sp.	1500 экз./мл	1500	3	0.0061 ± 0.0015	1.50	100	3	0.0183 ± 0.0027	3.7
<i>Filinia</i> sp.	6.0 экз./мл	—	—	—	—	80	3	0.0076 ± 0.0015	1.8

III стадий. В качестве корма использовались различные виды водорослей бактерии, детрит и простейшие, меченые ^{14}C . Опыты проводились в 3 повторностях при температуре 20° .

Наибольшее значение в питании науплиусов *E. serrulatus* имеют детрит, бактерии и водоросли (*Diatoma*) (табл. 2). Далее в ходе постэмбрионального развития роль бактериального корма падает. У взрослых самок индекс усвоения на этом виде пищи примерно в 6 раз меньше, чем у науплиусов.

Кормление различных стадий *E. serrulatus* простейшими показало, что их роль в питании возрастает на первых копеподитных стадиях. Вполне возможно, что уже здесь начинается переход на животную пищу малого размера. Однако величина усвоения этого вида корма у половозрелых самок падает (табл. 2) и наблюдается переход на питание более крупными кормовыми объектами. Довольно высокие величины усвоения сохраняются при этом на водорослевом и детритном кормах. Очевидно, в ходе своего развития *E. serrulatus*, постепенно переходя на животный корм, продолжает потреблять водоросли и детрит.

Несколько иная картина наблюдается у личинок *C. vicinus* (табл. 3). При питании водорослями, бактериями и детритом индексы усвоения были значительно ниже, чем у *E. serrulatus*. Есть различия и при питании науплиев культурой простейших. Хищный характер *C. vicinus* начинает проявляться на науплиальных стадиях и сохраняется на протяжении всего развития.

Различия в питании возрастных стадий рачков можно объяснить, очевидно, изменением строения ротовых органов и размеров циклопов.

Таким образом, *Cyclops vicinus* — хищник, активно нападающий на добычу. В естественных условиях пищей ему могут служить многие виды беспозвоночных.

Eucyclops serrulatus — всеядная форма. Его пищу составляют водоросли, детрит, простейшие, мелкие беспозвоночные и их трупы.

Избирательность, которую проявляют *C. vicinus* и *E. serrulatus* к различным видам корма, в значительной степени определяется доступностью добычи.

Средний суточный рацион *C. vicinus* составляет 27.5% сырого веса циклопа, у *E. serrulatus* — 21.9%.

C. vicinus, более хищная и активная форма, обладает большей пищевой потребностью, чем *E. serrulatus*.

В ходе своего развития *E. serrulatus* постепенно переходит на животный корм, хотя большой процент в его питании занимают водоросли и детрит.

Хищный характер *C. vicinus* начинает проявляться уже на науплиальных стадиях и сохраняется на протяжении всего развития этих циклопов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дуккина В. В. Видовые различия личинок циклопов. — Зоол. ж., 1956, т. 35, № 5, с. 30—36.
2. Монаков А. В. Некоторые данные по размножению и развитию *Acanthocyclops viridis* Jur. — ДАН СССР, 1958, т. 119, № 3, с. 613—616.
3. Монаков А. В. Хищное питание *Acanthocyclops viridis* (Jur.) (Copepoda, Cyclopoida). — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 117—127.
4. Монаков А. В. Питание циклопов рода *Macroscyclops* Claus. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М. — Л., 1963, с. 115—122.
5. Монаков А. В., Пугачева Т. И. Предварительные данные о питании *Cyclops vicinus* (Copepoda, Cyclopoida). — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1971, № 10, с. 40—42.

6. Остапеня А. П. Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления. — ДАН БССР. 1965, т. 9, № 4, с. 273—276.

7. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного C^{14} для изучения питания и пищевых связей водных животных. — В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. М.—Л., 1966, с. 75—119.

8. Щербина Т. В. Новые данные по питанию *Eucyclops* (s. str.) *serrulatus* (Fisch.). — Гидробиол. ж., 1970, т. 6, № 5, с. 45—49.

9. Coker R. E. Influence of temperature on size of freshwater Copepods (Cyclops). — Internat. Rev. gesamt. Hydrob. Hydrograph., 1933, Vol. 29, p: 406—436.

Л. М. СЕМЕНОВА

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОСТРАКОД В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Специально сезонная динамика пресноводных остракод до сих пор не изучалась. Фрагментарные сведения в этом аспекте содержатся в работе по фауне ракушковых ракообразных Рыбинского водохранилища [3], и в работах по сезонной динамике микро- и мезобентоса Учинского водохранилища и оз. Байкал [6, 7].

В настоящей статье рассматриваются закономерности сезонной и многолетней динамики остракод водохранилищ Верхней Волги на примере массовых видов.

Обработано 200 количественных и 650 качественных проб, собранных в Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах в весенний, летний и осенний периоды. Кроме того в Рыбинском водохранилище на 10 стандартных станциях, расположенных в районе пос. Борок (рис. 1), пробы отбирали 1—2 раза в неделю в период открытой воды и 1 раз в месяц зимой. Станции располагались на различных биотопах: в защищенном побережье с очень густой растительностью, илистым дном и глубинами 0.2—1.7 м (ст. 1), в неосыхающей канаве длиной 150 м, с глинистым дном, с толстым слоем отмершей растительности и глубинами 0.5—2.0 (ст. 2); на илистопесчаных слабозарастающих участках с глубинами 1.0—3.0 (ст. 3) и 0.3—1.5 м (ст. 8); на песчаном защищенном мелководье с глубинами 0.2—1.2 м (ст. 5, 6) и открытой песчаной литорали (ст. 9); в открытой зарастающей литорали с глубинами 0.2—2.0 м (ст. 4, 10); на открытом участке с илистым дном и глубинами 2.0—4.0 м (ст. 7). Пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджа (снимался верхний 10-сантиметровый слой грунта), трубчатым дночерпателем, ведром (10 л взмученной воды процеживалось через газ № 61), скребком с тем же номером газа. Грунт отмывали, выбирали живых остракод под биноклем в камере Богорова и фиксировали 70% спиртом с добавлением глицерина. Проба обрабатывалась целиком. В каждой пробе измерялась длина рачков не менее 30 экз. каждого возраста при высокой численности и не менее 15 — при низкой. Учитывалась абсолютная и относительная численность остракод и возрастной состав популяции основных видов, позволяющих судить о сроках размножения и числе генераций. Кроме того ранее при изучении жизненных циклов *Candona candida* (O. F. Müller), *Limnocythere inopinata* (Baird), *Isocypris priomema* (G. W. Müller) и др. [10, 11] все полевые сборы совмещались с лабораторными опытами. Эти материалы были нами учтены при изучении сезонной динамики ракушковых. Для подсчета биомассы пользовались общезвестными весовыми таблицами [4, 5].

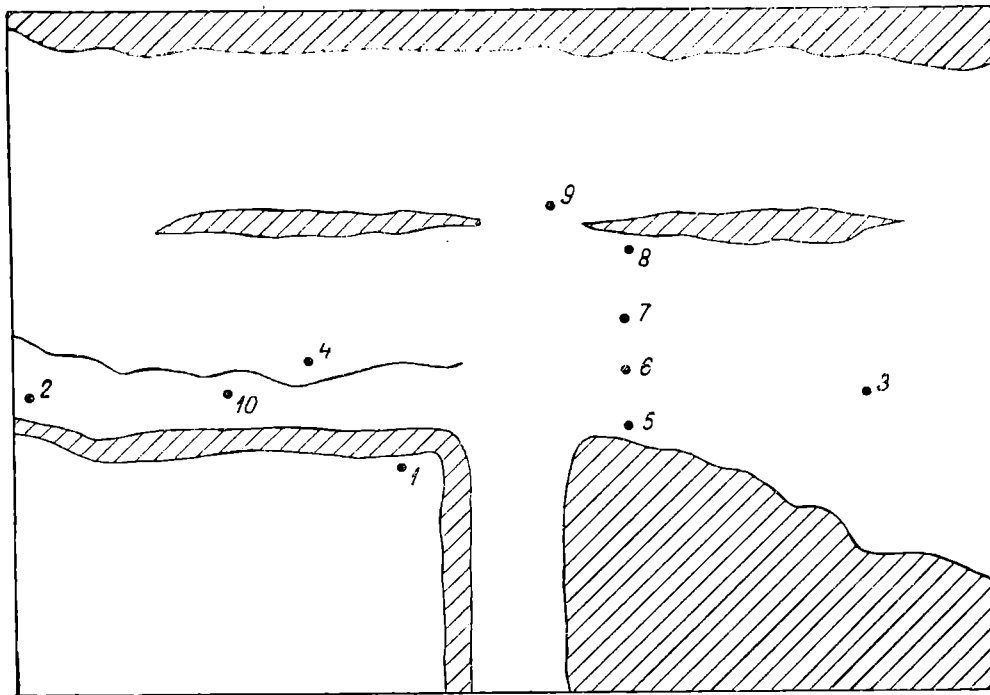


Рис. 1. Схема расположения стандартных станций в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. 1—10 — номера станций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В водохранилищах Верхней Волги зарегистрировано 60 видов остракорд [8, 9], 13 из них массовые и широко распространенные, более 25 видов хотя и многочисленны, но распределены локально. Из 13 массовых видов 5 встречаются круглогодично, остальные сезонно (табл. 1).

Общая численность и биомасса остракод в водохранилищах Верхней Волги в течение вегетационного периода (май—сентябрь) держится на одном и том же уровне с некоторым повышением в июне (рис. 2). Численность постоянно встречающихся видов довольно стабильна в течение года. У сезонных ракушковых сроки массового размножения не совпадают и максимальную плотность они имеют неодновременно (рис. 3, 4), поддерживая тем самым постоянно высокий уровень общей численности (рис. 5). Но несмотря на то, что основной комплекс ракушковых на различных биотопах довольно одинаков, каждому биотопу присущи свои доминанты (рис. 4).

Рассмотрим динамику численности, биомассы и видового состава остракод по сезонам.

Зимой видовой состав остракод довольно беден и представлен исключительно видами Candoninae, имеющими длительный цикл развития [10]. В это время они находятся на разных стадиях зрелости (табл. 2): половозрелые со спермой в семяприемниках (*Candona candida*), достигшие размера половозрелых, но с пустыми яйцевыми сумками и семяприемниками (*Cyclocypris laevis* (O. F. Müller), *Cypria ophthalmica* (Jurine)).

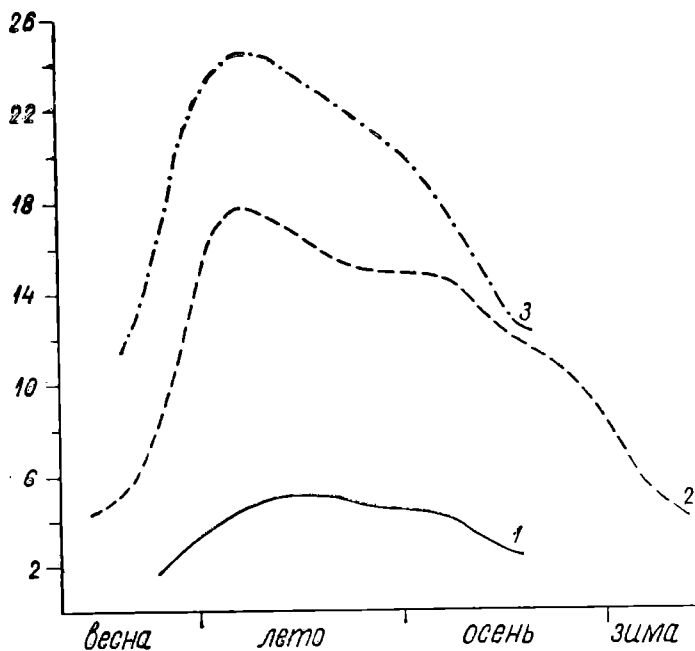


Рис. 2. Динамика численности остракод в водохранилищах Верхней Волги. 1 — Угличское, 2 — Рыбинское, 3 — Ивановское; по оси ординат — численность, тыс. экз./м², по оси абсцисс — сезоны года.

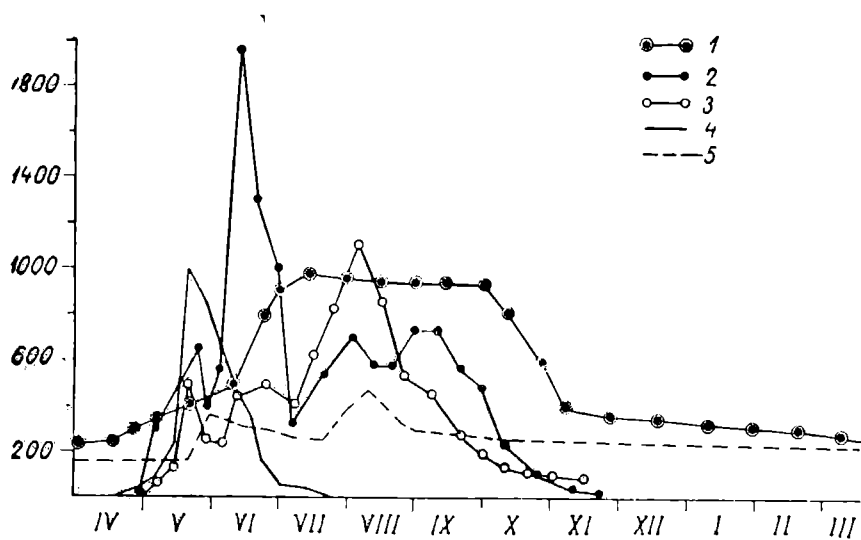


Рис. 3. Сезонная динамика численности доминирующих видов остракод. 1 — *Cyclocypris laevis*, 2 — *Cypridopsis vidua*, 3 — *Limnocythere inopinata*, 4 — *Cypris rubera*, 5 — виды рода *Candona*; по оси ординат — относительная численность, экз., по оси абсцисс — месяцы.

Сезонная встречаемость массовых видов остракод

Вид	Встречаемость, %	Месяцы											
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Cyclocypris laevis</i> (O. F. Müller)	95—100												
<i>Cypridopsis vidua</i> (O. F. Müller)	100												
<i>Dolerocypris fasciata</i> (O. F. Müller)	53—80												
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird)	31—85												
<i>Candona rostrata</i> Brady et Norm.	50—80												
<i>C. crispata</i> Klie	50—75												
<i>C. candida</i> (O. F. Müller)	30—70												
<i>Cypris pubera</i> O. F. Müller	35—65												
<i>Eucypris crassa</i> (O. F. Müller)	20—50												
<i>Eu. fuscata</i> (Jurine)	40—70												
<i>Isocypris priomema</i> (G. W. Müller)	35—55												
<i>Cypria ophthalmica</i> (Jurine)	41—80												
<i>Potamocypris variegata</i> (Brady et Norm)	33—40												

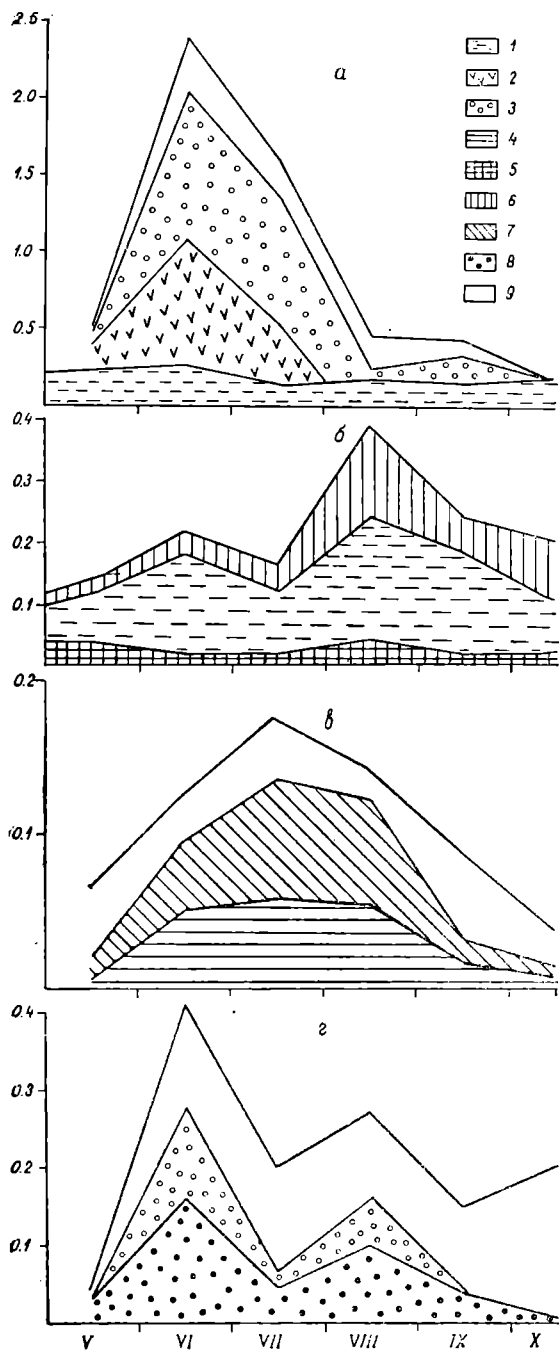


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы остракод Рыбинского водохранилища в 1978 г. а — станция 1, б — ст. 2, в — ст. 3, г — ст. 4. 1 — виды рода *Candona*, 2 — *Cypris pulchra*, 3 — *Dolerocypris fasciata*, 4 — *Isocypris priomera*, 5 — *Cyclocypris laevis*, 6 — виды рода *Cypris*, 7 — *Limnocythere inopinata*, 8 — *Cypridopsis vidua*, 9 — остальные остракоды; по оси ординат — биомасса, г/м², по оси абсцисс — месяцы.

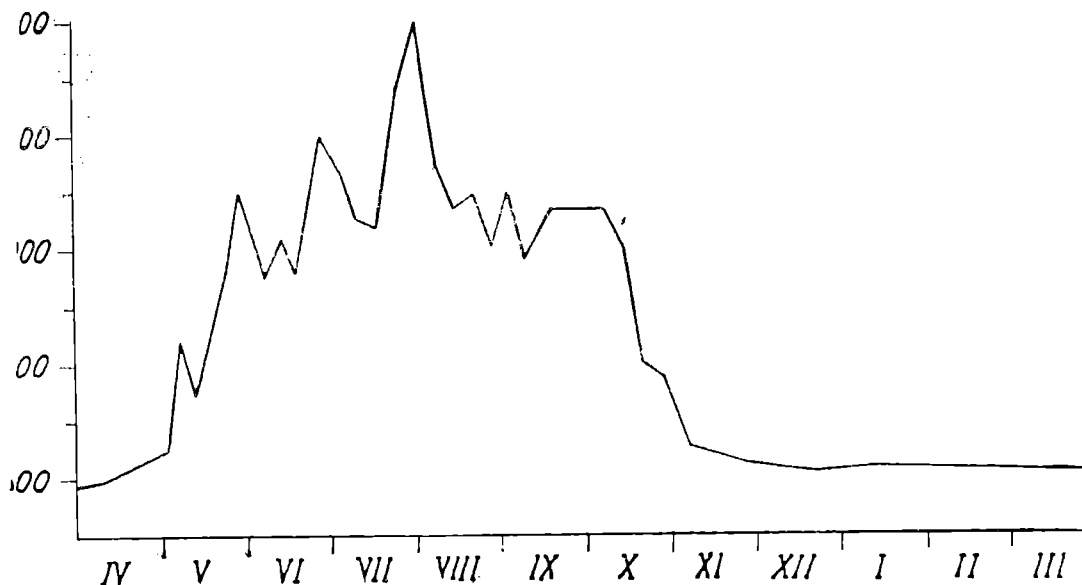


Рис. 5. Многолетняя динамика численности остракод в прибрежье Рыбинского водохранилища (1974—1977 гг.).

По оси ординат — относительная численность, экз., по оси абсцисс — месяцы.

Таблица 2

Видовой состав остракод в зимний и весенний периоды

Вид	Состояние половозрелости	
	половозрелые	личинки
<i>Cyclocypris lacvis</i> (O. F. Müller)	самцы и самки без яиц	—
<i>Cypria ophthalmica</i> (Jurine)	самцы и самки без яиц	—
<i>Candona rostrata</i> Brady et Norm	—	V—VIII стадий
<i>C. crispata</i> Klie	—	V—VII стадий
<i>C. candida</i> (O. F. Müller)	самки с яйцами и без яиц	—
<i>C. caudata</i> Kaufm.	—	VI—VIII стадий
<i>C. holzkampfi</i> Hartwig	—	VI—VIII стадий
<i>C. balatonica</i> Daday	самцы и самки без яиц	—
<i>C. acuminata</i> (Fisch.)	самцы и самки без яиц	VII—VIII стадий

Численность остракод зимой в среднем составляет 1—3 тыс. экз./м², биомасса 0.02—0.05 г/м².

Ранней весной (март — начало апреля) видовой состав остракод тот же, что и зимой.

После ледостава и постепенного повышения температуры воды видовой состав увеличивается, и во 2-й декаде мая при температуре воды 10—12° их встречается около 23 видов. Это перезимовавшие рачки *Candoninae* и появившиеся из зимних яиц виды *Cyprinae*.

Массовое развитие остракод наблюдается 10—20 мая за счет *Cypris pubera* O. F. Müller, *Eucypris crassa* (O. F. Müller), *Eu. fuscata* (Jurine), *Eu. affinis* (Fisch.), *Eu. serrata* (G. W. Müller), *Ilyocypris biplicata* (Koch), *Dolerocypris fasciata* (O. F. Müller), *Stenocypris fischeri* (Lilljeborg). Они прежде всего появляются в хорошо прогреваемом защищенном мелководье (глубина 0.2—0.7 м) с задернованными почвами, в открытой литорали — несколько позднее. Характер динамики численности массовых видов остракод сходен. Сначала популяция каждого вида представлена личиночными стадиями, половозрелые особи появляются лишь в середине июня, а у *St. fischeri* — в июле (рис. 6, 7). Одним из первых во всех обследованных водоемах появля-

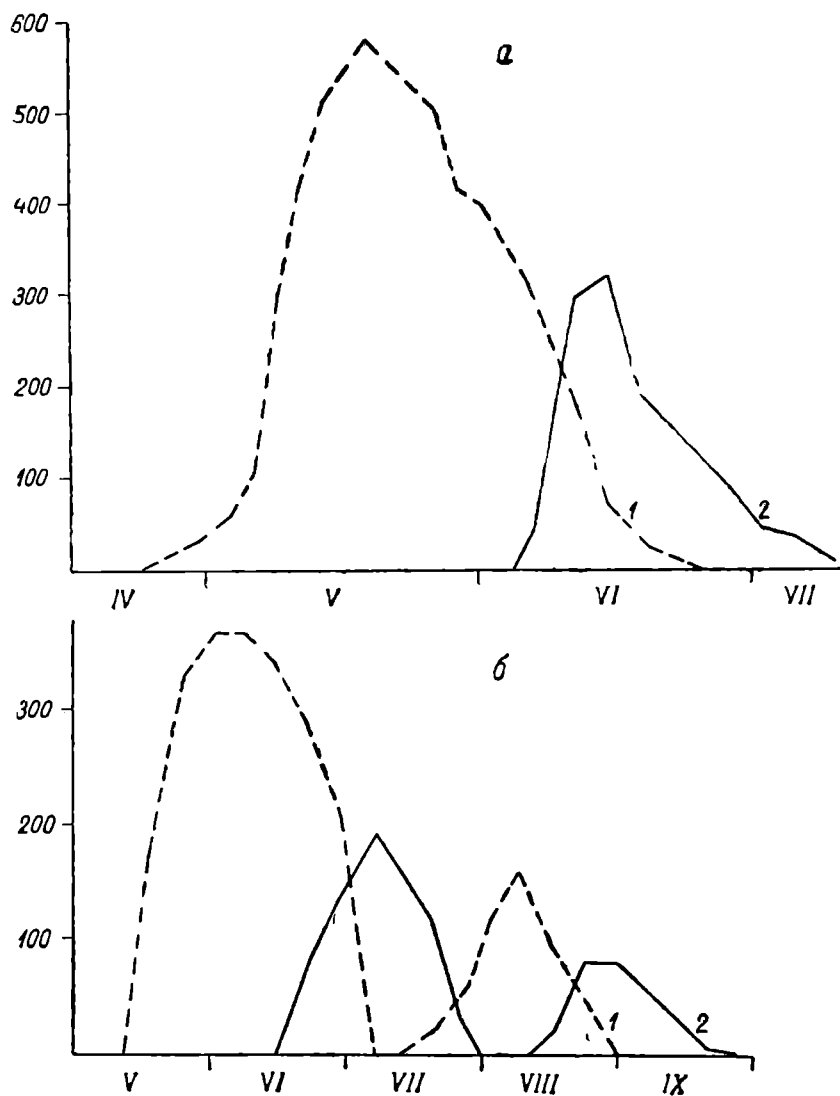


Рис. 6. Сезонная динамика относительной численности остракод Рыбинского водохранилища. а — *Cypris pubera*, б — *Dolerocypris fasciata*; 1 — молодь, 2 — половозрелые особи; обозначения осей те же, что и на рис. 5.

ется *Cypris rubega*, достигающий в Коровинском заливе Иваньковского водохранилища численности 1 млн. экз./м² и биомассы 30 г/м² (25 V 1977 г.), а в Волжском плесе Рыбинского водохранилища 100 тыс. экз./м² и 3 г/м² (18 V 1978 г.).

Из перезимовавших остракод в конце апреля — начале мая приступают к размножению *Candona candida*, *C. balatonica* Daday (рис. 8). Таким образом, в период весеннего максимума более 80% численности составляют новорожденные рачки и личинки II—IV возраста.

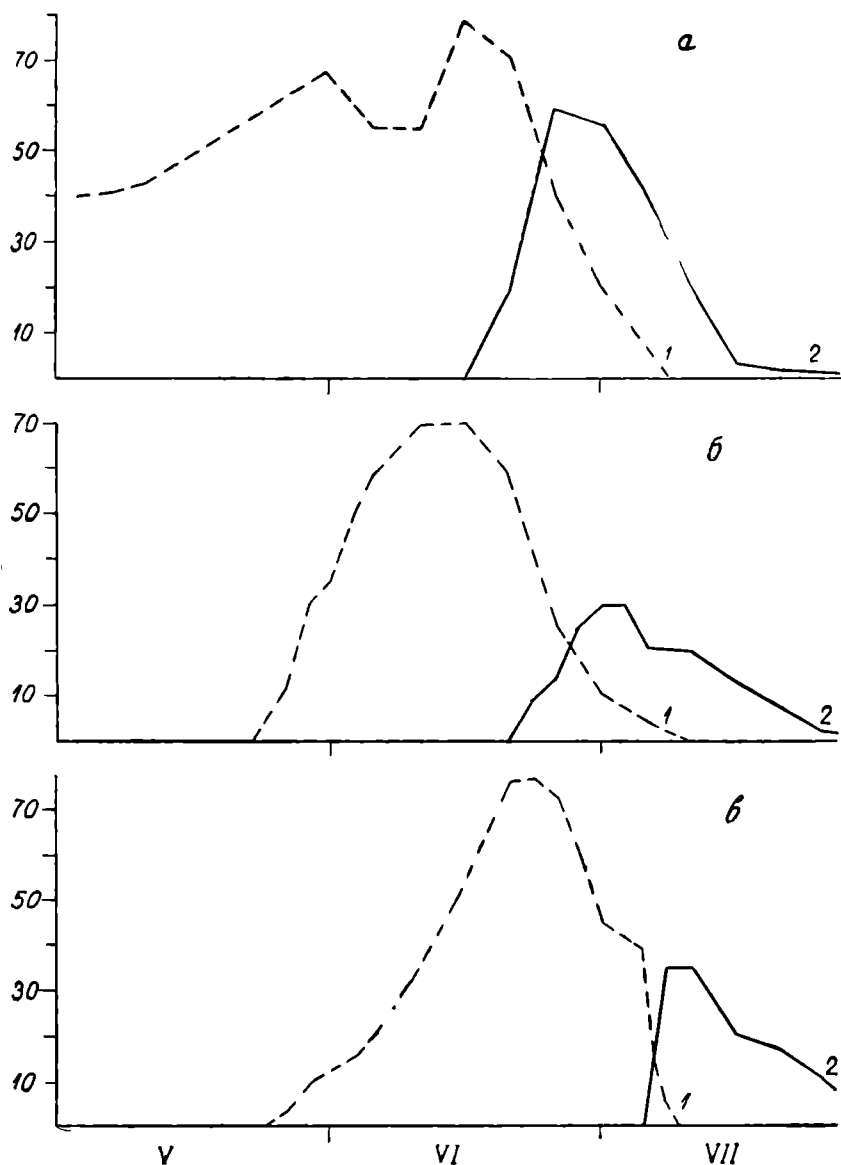


Рис. 7. Сезонная динамика относительной численности остракод Рыбинского водохранилища. а — *Eucypris crassa*, б — *Ilyocypris biplicata*, в — *Stenocypris fischeri*; остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

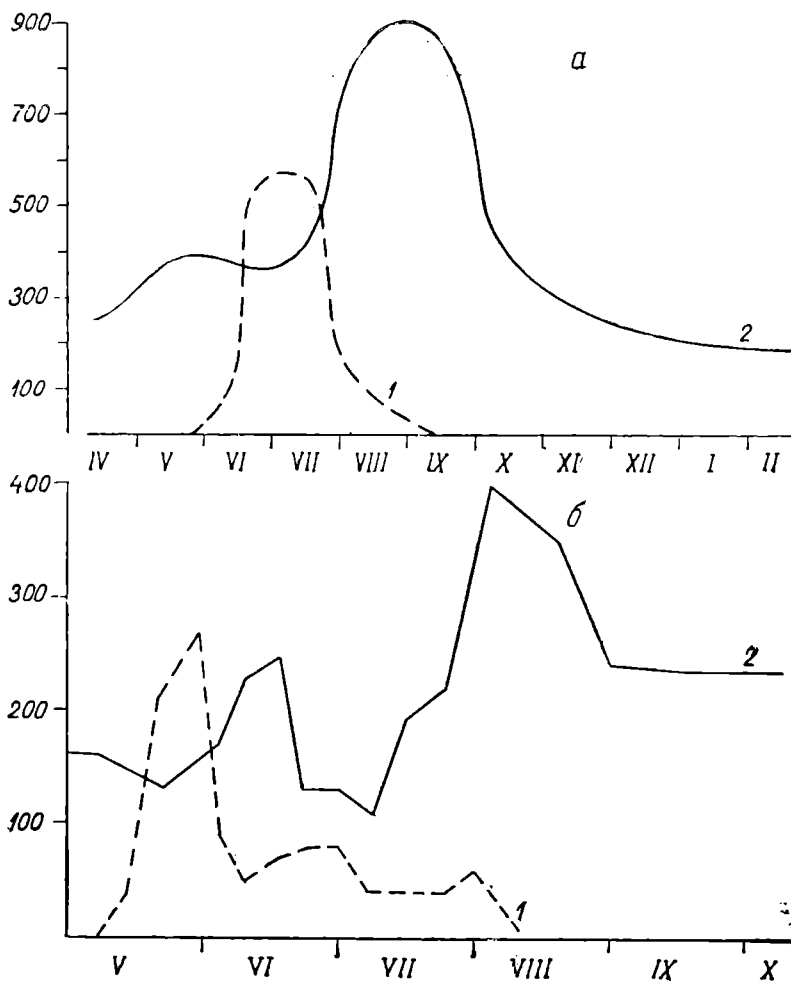


Рис. 8. Сезонная динамика численности остракод а — *Cyclocypris laevis*, б — виды рода *Candona*; остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

Средняя численность остракод весной 5—10 тыс. экз./м², биомасса 0.2—0.4 г/м².

По мере прогревания воды и повышения уровня 10—25 мая появляются *Limnocythere inopinata* (Baird), *Isocypris priomena* (G. W. Müller) и единичные особи *Potamocypris variegata* (Brady et Norm), *P. smaragdina* Vavra. Но численность их еще очень мала, а биомасса ничтожна.

Летом, в начале июня, во всех водохранилищах наблюдается массовое размножение *Cypridopsis vidua* (O. F. Müller) (рис. 3); его численность в Рыбинском водохранилище достигает в среднем 15 тыс. экз./м², а в Ивановском на большинстве станций более 50 тыс. экз./м². Продолжает доминировать и *Dolerocypris fasciata* (рис. 6, табл. 3).

Характерной чертой летнего комплекса остракод является их видовое разнообразие во всех водохранилищах. Самое большое число видов зарегистрировано в июне — более 45, но уже к середине июля большинство весенних видов отмирает.

В июне на песчаных отмелях начинается 2-й пик интенсивного размножения *Limnocythere inopinata* (рис. 4, 9) и *Isocypris priomema*, в слабозарастающих участках на глубине 0.5—2.0 м в массе развиваются виды *Cypridopsis* (*C. vidua*, *C. orientalis* и др.) и *Cyclocypris* (*C. laevis*, *C. ovum*), а на глубине 2—4 м появляется новорожденная молодь *Candona crispata* Klie, *C. rostrata* Brady et Norm, *C. caudata* Kaufm., *Cyclocypris laevis* (рис. 8). В июле—августе летний комплекс остракод сохраняется и особых изменений в видовом составе не происходит. У *Dolerocypris fasciata*, *Cyridopsis vidua* в это время наблюдается 2-й максимум численности, у *Limnocythere inopinata* — 3-й (рис. 3, 6, 9). Во второй половине августа интенсивность размножения остракод значительно снижается, а в сентябре и вовсе прекращается.

Массовые летние виды, в отличие от размножающихся в сжатые сроки весенних, имеют растянутый период размножения, асинхронное созревание, и благодаря полицикличности их новорожденная молодь встречается в водоеме в течение всего вегетационного периода (рис. 9).

Средняя численность остракод в летний период в водохранилищах различна, а доминируют те же виды, что и в Рыбинском (табл. 3).

Таблица 3

**Средняя численность и биомасса остракод в Волжском плесе
Рыбинского водохранилища в 1978 г.**

Вид	Месяцы					
	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Cypris pubera</i> O. F. Müller	10100 0.180	2700 0.810	275 0.385	—	—	—
<i>Dolerocypris fasciata</i> (O. F. Müller)	4200 0.076	7800 0.956	5000 0.600	1000 0.018	850 0.102	
<i>Cypridopsis vidua</i> (O. F. Müller)	600 0.003	15100 0.256	14200 0.120	7000 0.126	3500 0.063	1500 0.030
<i>Cyclocypris laevis</i> (O. F. Müller)	1000 0.018	4700 0.052	5400 0.059	6100 0.067	5200 0.057	2600 0.029
<i>Candona candida</i> (O. F. Müller)	3750 0.198	3950 0.209	2300 0.089	4350 0.196	4600 0.259	3400 0.170
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird)	1500 0.008	3500 0.063	4000 0.072	4700 0.052	2500 0.045	1000 0.018
<i>Isocypris priomema</i> (G. W. Müller)	620 0.006	2950 0.053	5200 0.374	5800 0.418	2370 0.171	550 0.066

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

Осенний период характеризуется постепенным выпадением летних форм и уменьшением общей численности при достаточно высокой биомассе, вследствие того, что острагоды представлены преимущественно половозрелыми рачками и личинками старших возрастных групп.

Существенно изменяется и качественный состав остракод. Если летом более 80% численности и биомассы приходится на *Cyprinae* и *Cytheridae*, то осенью доминирующую роль играют *Candoninae* (рис. 10, а, б). Такое соотношение групп характерно для прибрежной зоны с глубинами 0.2—2.5 м. На глубинах 3.0—5.0 м *Candoninae* пре-

обладают в течение всего года (рис. 10, в). Общее число видов в октябре не превышает 10—15.

Анализ сезонной динамики видового состава ракушковых показывает, что наибольшее число видов наблюдается в начале и середине лета (VI—VII), в конце весны (V) и конце лета (VIII) почти одинаково, осенью (IX—XI) постепенно уменьшается, а зимой и ранней весной (XII—IV) держится не только на одном уровне, но и представлено одинаковыми видами (табл. 2, 4).

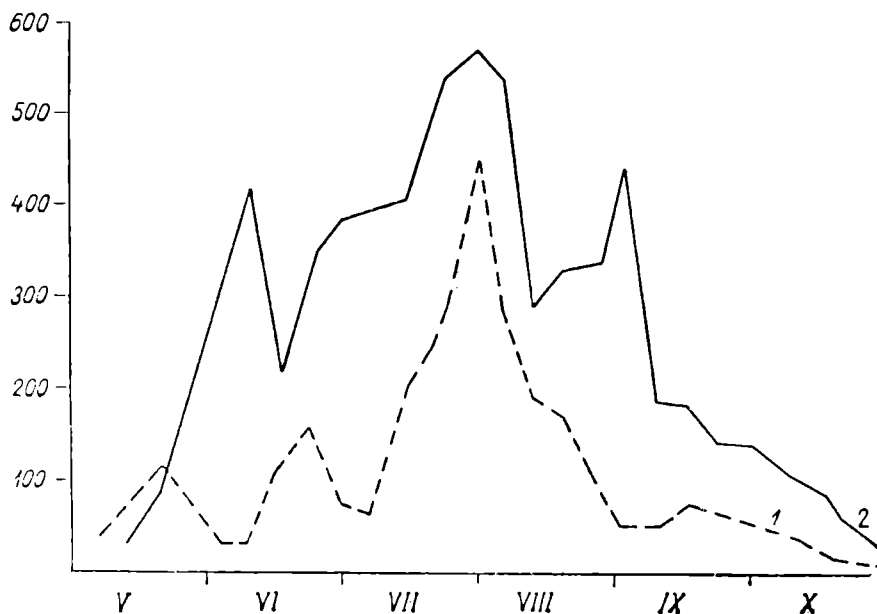


Рис. 9. Сезонная динамика *Limnocythere inopinata*. 1 — молодь, 2 — половозрелые особи; обозначения осей те же, что и на рис. 5.

Таблица 4

Сезонная динамика числа видов остракод

Месяцы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III
Число видов	10	24	45	36	23	18	15	13	10	10	10	10

Большинство видов встречается сезонно и имеет одну или несколько генераций. Каждое значительное повышение численности одного из доминирующих видов сопровождается появлением у него молоди. О состоянии популяции партеногенетически размножающихся видов можно судить по возрастному составу, который меняется: весной преобладают новорожденные рачки и молодь I—IV стадий, летом — все возрастные стадии и половозрелые особи, осенью — преимущественно половозрелые яйценосные особи. У видов, размножающихся путем амфигонии, ранней весной доминируют половозрелые самки, яйценосные или без

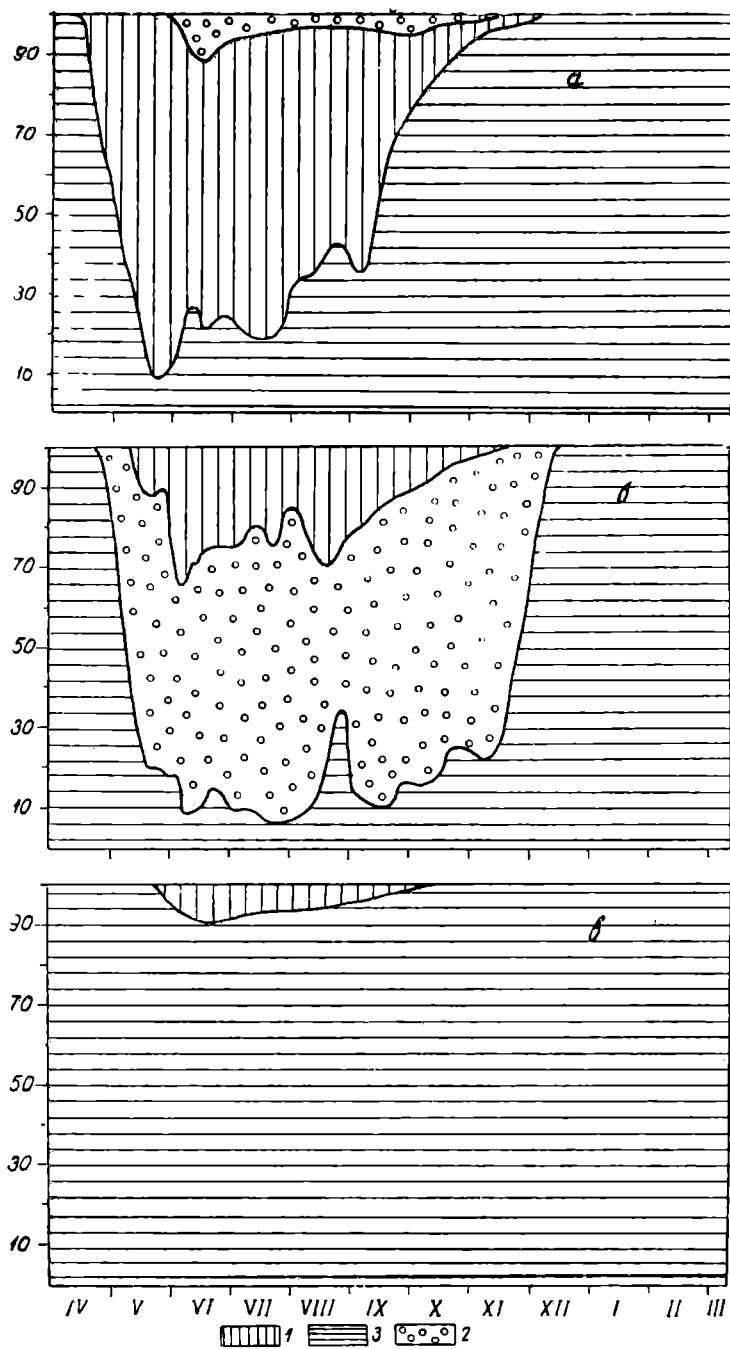


Рис. 10. Соотношение численности остракод различных групп, %, а — станция 1, б — ст. 3, в — ст. 2; 1 — Cyprinae, 2 — Cytheridae, 3 — Candoninae; по оси ординат — численность, %, по оси абсцисс — месяцы

яиц, самцы и личинки V—VIII стадий, летом — половозрелые особи и новорожденная молодежь, осенью — то же, что и весной.

Общий характер сезонной динамики численности в различные годы сходен за исключением 1974 г., но колебания последней из года в год значительны (рис. 11). Четкая одновершинная кривая в 1974 г., сдвинутая к осени, объясняется тем, что при затяжной весне этого года, прибрежная зона наполнилась водой лишь в июне. Это обстоятельство сдвинуло сроки развития остракод и их максимальная численность наблюдалась только осенью. В 1976—1977 гг. численность ракушковых низкая. Высокая (18—24°) весенняя и летняя температура воды 1977 г. способствовала быстрому обсыханию прибрежной (до 2.5 м) зоны уже в июне. Напротив, 1976 г. был очень холодным (средняя температура лета 14°). Эти данные свидетельствуют о влиянии уровня и температуры воды на плотность остракод и их сезонную динамику. Значительно колеблется численность ракушковых на сильно зарастающих участках с небольшими глубинами (0.1—1.0 м), где преобладают весенние виды. При низком уровне воды массового развития весенних видов не наблюдается вовсе.

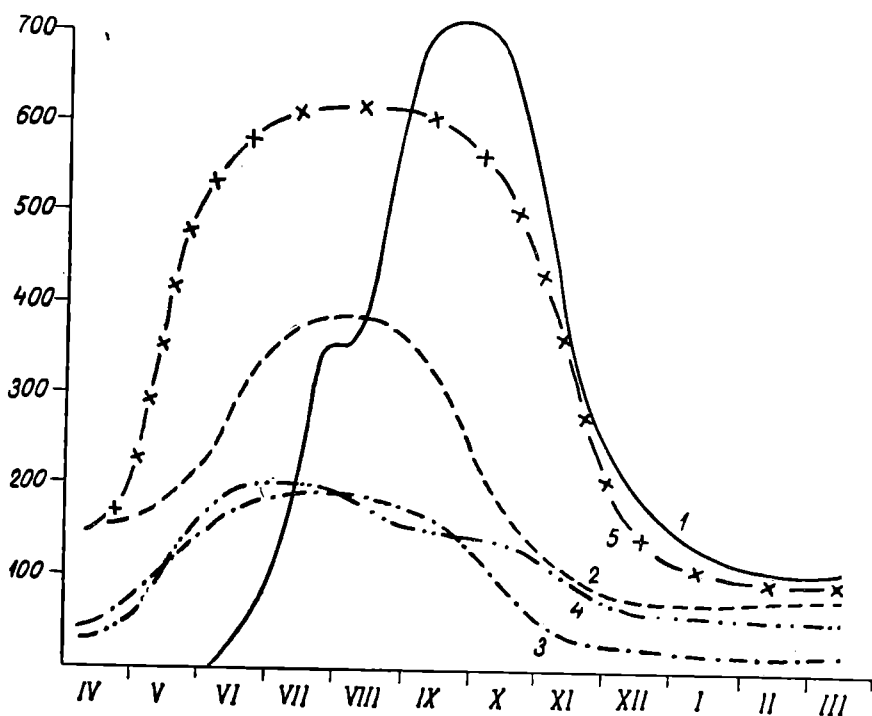


Рис. 11. Динамика численности остракод Рыбинского водохранилища в разные годы. 1 — 1974 г., 2 — 1975 г., 3 — 1976 г., 4 — 1977 г., 5 — 1978 г. Обозначения осей те же, что и на рис. 5.

Таким образом, многолетние наблюдения позволили выявить сезонную динамику 40 видов ракушковых. По срокам встречаемости, времени массового размножения и цикличности все виды можно разбить на 3 экологические группы.

Первая объединяет 8 типичных весенних видов: *Cypris pubera*, *Eucypris crassa*, *Eu. fuscata* — массовые и широко распространенные;

Eu. affinis, *Cypris marginata* *, *Heterocypris incongruens* — многочисленные, но локально встречающиеся; *Eucypris virens* — малочисленный вид. За редким исключением они моноциклические, их молодь появляется в водоемах из зимних яиц. 7 видов размножаются партеногенетически, 1 — путем амфигонии.

Во вторую группу входят встречающиеся в течение вегетационного сезона 17 видов. Из них *Dolerocypris fasciata*, *Cypridopsis vidua*, *Limnocythere inopinata* — массовые и широко распространенные; *Isocypris priomena*, *Ilyocypris biblicata* *, *Notodromas monacha* *, *Cytherissa lacustris* *, *Limnocythere sancti-patrizii* *, *Stenocypris fischeri* — многочисленные, но приуроченные к определенному биотопу; *Ilyocypris gibba* *, *Il. decipiens* *. *Cypridopsis newtoni*, *C. orientalis*, *C. hartwigi*, *Potamocypris smaragdina*, *P. variegata*, *Darwinula stvensoni* — малочисленные. Это полициклические формы, дающие 2 и более поколений. Они появляются в конце весны — начале лета; 11 видов размножаются партеногенетически, 6 — путем амфигонии.

Третья группа объединяет 15 круглогодично существующих видов: *Cyclocypris laevis*, *Candona candida*, *C. rostrata*, *C. crispata*, *Cypris ophthalmica* — массовые и широко распространенные; *Cypris exsculpta*, *Candona balatonica*, *C. hyalina*, *C. acuminata* — многочисленные, приуроченные к определенному биотопу; *Cyclocypris ovum*, *Candona holzkampfi*, *Physocypris fadeevi*, *Cypris lacustris* — малочисленные. Как правило они моноциклические, зимуют на разных стадиях развития. Размножаются с мая по июль путем амфигонии.

В заключение следует отметить, что характер сезонной динамики плотности остракод в водохранилищах средней полосы Союза и оз. Байкал идентичен (табл. 5). Наибольшая численность и биомасса обычно

Таблица 5

Сезонная динамика численности и биомассы остракод в различных водоемах

Водоем	Весна	Лето	Осень	Зима	Литературный источник
Рыбинское водохранилище (1975—1978)	$\frac{8792}{0.280}$	$\frac{17200}{0.977}$	$\frac{6502}{0.381}$	$\frac{3000}{0.105}$	собственные данные
Угличское водохранилище (1976)	$\frac{4802}{0.207}$	$\frac{11917}{1.020}$	$\frac{4052}{0.280}$	—	"
Иваньковское водохранилище (1977)	$\frac{10036}{0.423}$	$\frac{30125}{2.612}$	$\frac{10510}{0.840}$	—	"
Учинское водохранилище	$\frac{9600}{0.735}$	$\frac{21000}{1.936}$	$\frac{30000}{1.412}$	$\frac{17500}{1.442}$	[7]
Большие Коты, оз. Байкал	$\frac{6900}{0.510}$	$\frac{12260}{0.310}$	$\frac{7250}{0.510}$	$\frac{5300}{0.378}$	[6]
Днепровское водохранилище	—	40000	—	—	[2]
Каховское водохранилище	—	—	14000	—	[12]
Водоемы Днепра, Запорожья	—	—	79000	—	[12]
			1.0 - 6.0		
Пойменные водоемы нижнего Днепра	—	—	3000—19800	—	[12]

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

* Виды, размножающиеся путем амфигонии.

наблюдается в летний период, наименьшая — весной и зимой. Плотность остракод в Иваньковском, Днепровском и Каховском водохранилищах сходна и больше, чем в Угличском и Рыбинском. В бассейне Днепра и водоемах Запорожья численность ракушковых чрезвычайно велика. Показатели, приведенные в табл. 5, подтверждают значительную роль остракод в микробентосе упомянутых водоемов.

К сожалению, из-за отсутствия данных нельзя сравнить качественный состав остракод различных регионов. Имеющиеся сведения о видовом составе остракод бассейна Днепра [1] свидетельствуют о сходстве фауны ракушковых этого района с таковой бассейна Верхней Волги.

ЛИТЕРАТУРА

1. Голубничая Л. В. Ракушковые ракообразные (Ostracoda) бассейна Среднего Днепра. Автореф. канд. дисс., Киев, 1968. 12 с.
2. Лубянов И. П., Бузакова А. И. К вопросу об изучении микрозообентоса Днепровского водохранилища. — Тр. зональн. совещ. Южной зоны СССР, Кишинев, 1962, с. 150—154.
3. Луферова Л. А. К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с. 76—81.
4. Луферова Л. А. Весовая характеристика некоторых пресноводных Ostracoda. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1970, № 5, с. 35—39.
5. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. — Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН, 1954, вып. 2, с. 223—243.
6. Окунева Г. Л. Сезонные изменения мезобентоса на каменистой литорали (район пос. Большие Коты). — В кн.: Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. с. 137—152.
7. Сахарова М. И. Сезонная динамика микробентоса Учинского водохранилища. — Зоол. ж., 1970, т. 49, вып. 12, с. 1767—1774.
8. Семенова Л. М. К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1977, № 34, с. 35—36.
9. Семенова Л. М. Материалы по фауне остракод (Ostracoda) Иваньковского водохранилища. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1977, № 35, с. 41—44.
10. Семенова Л. М. Основные черты биологии *Candona candida* (Ostracoda, Crustacea). — Гидробиол. ж., 1979, т. 15, вып. 2, с. 26—31.
11. Семенова Л. М. К биологии *Isocypris priomera* (G. W. Müller) и *Limnocythere inopinata* (Baird.). — В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980, с. 36—55.
12. Цеев Я. Я. Состав и количественное развитие фауны микробентоса низовьев Днепра и водоемов Крыма. — Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 1, с. 3—12.

Б. А. ВАЙНШТЕЙН

НОВЫЕ НАХОДКИ ЛИЧИНОК ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ. СООБЩЕНИЕ I

Изучение и описание личинок водяных клещей, начатое нами в 1962 г. [1], завершилось выходом определителя [3], включающего 99 видов. Однако исследования личинок не прекратились с выходом этой работы. В связи с этим мы решили публиковать дальнейшие описания личинок в специальной серии статей, открываемой данным сообщением.

Номенклатура органов и щетинок по Б. А. Вайнштейну [3].

Piersigia intermedia Williamson, 1912. (рис. 1)

До настоящего времени была описана лишь одна личинка семейства — *Piersigia limophila* Protz [3, 5]. В фауне СССР первый представитель семейства найден в 1974 г. [2]. Это предоставило нам возможность привести следующее описание и уточнить некоторые детали строения личинок *Piersigia*.

Гнатема крупная, но в отличие от гнатемы *P. limophila*, короче переднего дорсального щита и не превышает половину длины идиосомы голодной личинки. Хелицеры раздельные, массивные, овальные. Хела серповидная с тремя субапикальными зубцами. Гнатококсы массивные, гладкие, пунктирные. Галеа плотные, охватывают хелицеры сзади и едва выдаются за их передний край. Вентральная поверхность гипостома мягкая, покрыта складчатыми морщинками. Между гипостомальной и галеальной щетками расположен ряд из 6—8 пузыревидных присосок, сходных с присосками *Eulais*. Передний край гипостома украшен мелкой бахромой. Педипальпы массивные. Их вертлуг не несет щетинок, на бедре — 1 крупная, опушенная; на колене — 2, из которых дорсальная крупная, грубо опушенная, наружная щетинковидная, гладкая или едва опушенная. На голени 3 обычные щетинки, едва опушенные или гладкие, и мощный, двураздельный искривленный коготь. Лапка педипальпы коническая, несет 3 тактильных щетинок и 1 соленидий.

Идиосома овальная. На ней 3 дорсальных щита: крупный протеросомальный, несущий 5 пар тактильных щетинок (по 2 пары теменных и затылочных и внутренние плечевые), и 2 мелких гистеросомальных, каждый из которых вооружен парой щетинок: передний — внутренними лопаточными, задний внутренними поясничными. Остальные туловищные щетинки, кроме анальных, сидят по одной на круглых кожных щит-

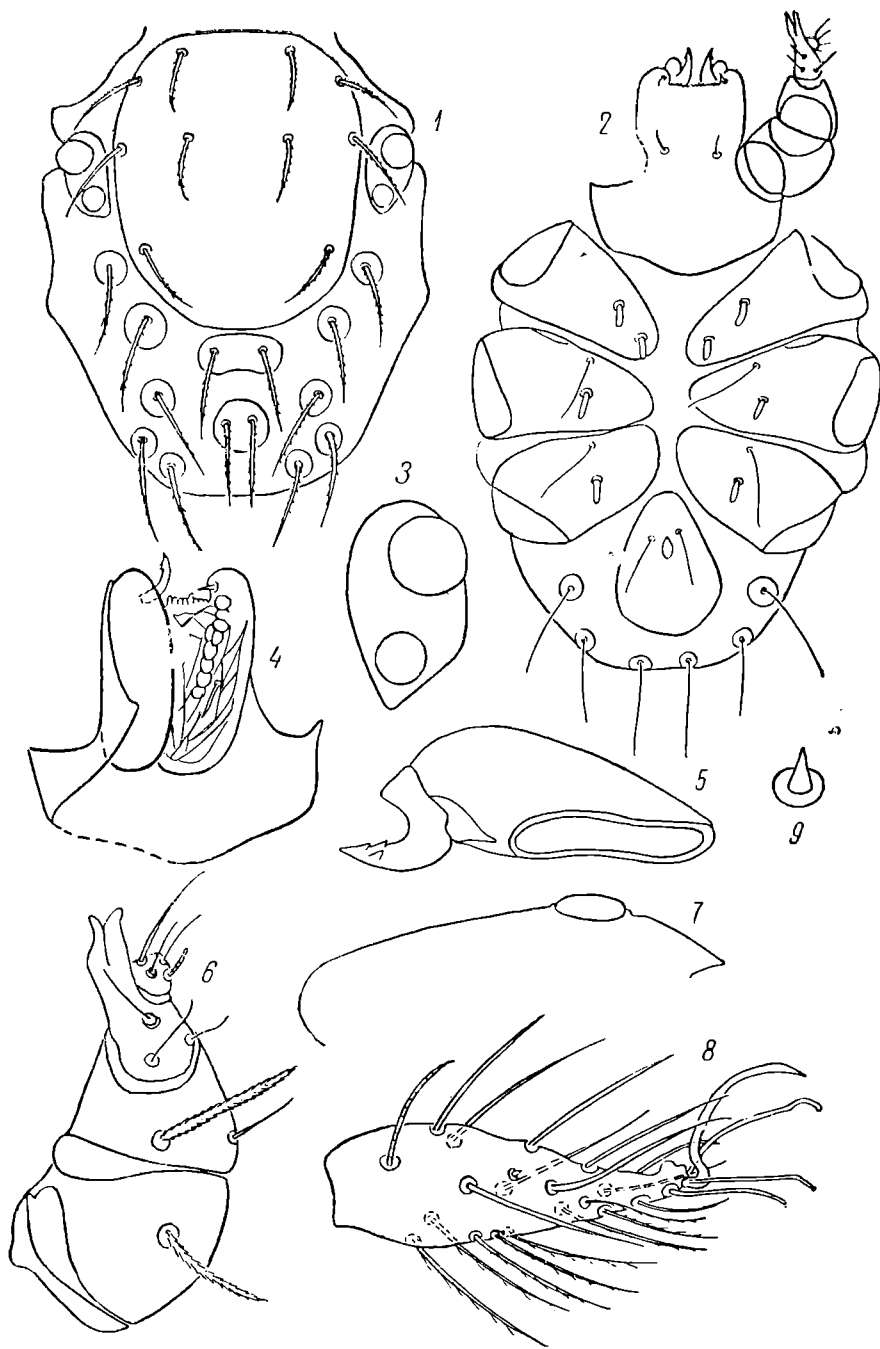


Рис. 1. Личинка *Piersigia intermedia*. 1 — туловище сверху, 2 — общий вид снизу, 3 — глазной щиток, 4 — ротовой аппарат: слева — сверху, справа — снизу, 5 — хелицера сбоку, 6 — педипальпа, 7 — передний край среднего тазика с уropором, 8 — передняя правая лапка, 9 — эпатид.

ках — бляшках. Их 8 пар: наружные пары плечевых, лопаточных и поясничных, единственная пара хвостовых и по 2 пары крестцовых и постанальных. Анальные щетинки сидят в передней части крупного яйцевидного анального щита близ переднего края анального отверстия. Все туловищные щетинки, кроме анальных, опушены. Дорсальные — сильнее, вентральные (постанальные) — слабее.

Глаз 2 пары, они сидят на хорошо развитых глазных щитках.

Тазики треугольные, не сросшиеся между собой. На всех тазиках по 2 щетинки. На переднем обе пары, на среднем и заднем лишь задняя — массивные короткие, тупые, цилиндрические, иногда слабо утолщенные к вершине. На тазиках II и III передняя щетинка обычной формы. На переднем крае тазика II расположен урупор. Он далеко отстоит от наружного края тазика и формой напоминает урупор *Eulais* и *Limnochares* — плоский, овальный, без крышечки. Однако в отличие от урупора названных родов он, как правило, не разделен на 2 и очень плохо заметен.

Ходильная конечность состоит из 6 члеников (не считая тазиков). Число щетинок на ногах личинки *Piersigia intermegia* следующее:

Членик	Тактильные			Солесидни		
	I ¹	II	III	I	II	III
Вертлуг	1	1	1	0	0	0
Предбедро	1	1	1	0	0	0
Бедро	5	5	5	0	0	0
Колено	4	4	4	1	1	0
Голень	9	9	9	2	1	0
Лапка	18	18	16	1	1	0

На всех бедрах базальная дорсальная щетинка — ботридиальная. Эпатиды (по 1) и акантоиды имеются только на лапках I и II.

Эмподиальный коготь узкий серповидный. Амбулакральные — тонкие изогнутые.

Размеры в мкм: длина протеросомального щита — 110, ширина — 90; длина и максимальная ширина гнатемы — 70; длина хелицеры — 50, ширина — 17; длина анального щита — 40, ширина — 35; длина ног без тазиков и когтей: I — 160, II — 170, III — 200.

Самки собраны в прибрежном болоте близ пос. Борок Некоузского р-на Ярославской обл. в конце мая 1979 г. Яйцекладки получены в начале, а личинки в конце июля. Средняя продолжительность развития яйца — 18 суток.

***Sperchon (Mixosperchon) setiger* S. Thor, 1898. (рис. 2)**

Жизненный цикл *S. setiger* впервые изучил Бесселинг [4]. Он установил, что личинка паразитирует на мошках (*Simuliidae*) и дал первое описание личинки, которое, однако, столь далеко от современного уровня науки, что с трудом позволяет распознать род. Других описаний представителей подрода *Mixosperchon* в литературе нет. Между тем, как показывают наши наблюдения, эта личинка очень сильно отличается от достаточно изученных личинок типового подрода *S. clupeifer*, описанной нами [3], и *S. mitchelli*, описанной Прасадом и Куком [6]. Различия эти не меньше, чем различия между личинками подрода *Sperchon* и рода *Sperchonopsis*.

¹ Здесь и далее римские цифры — порядковый номер конечности

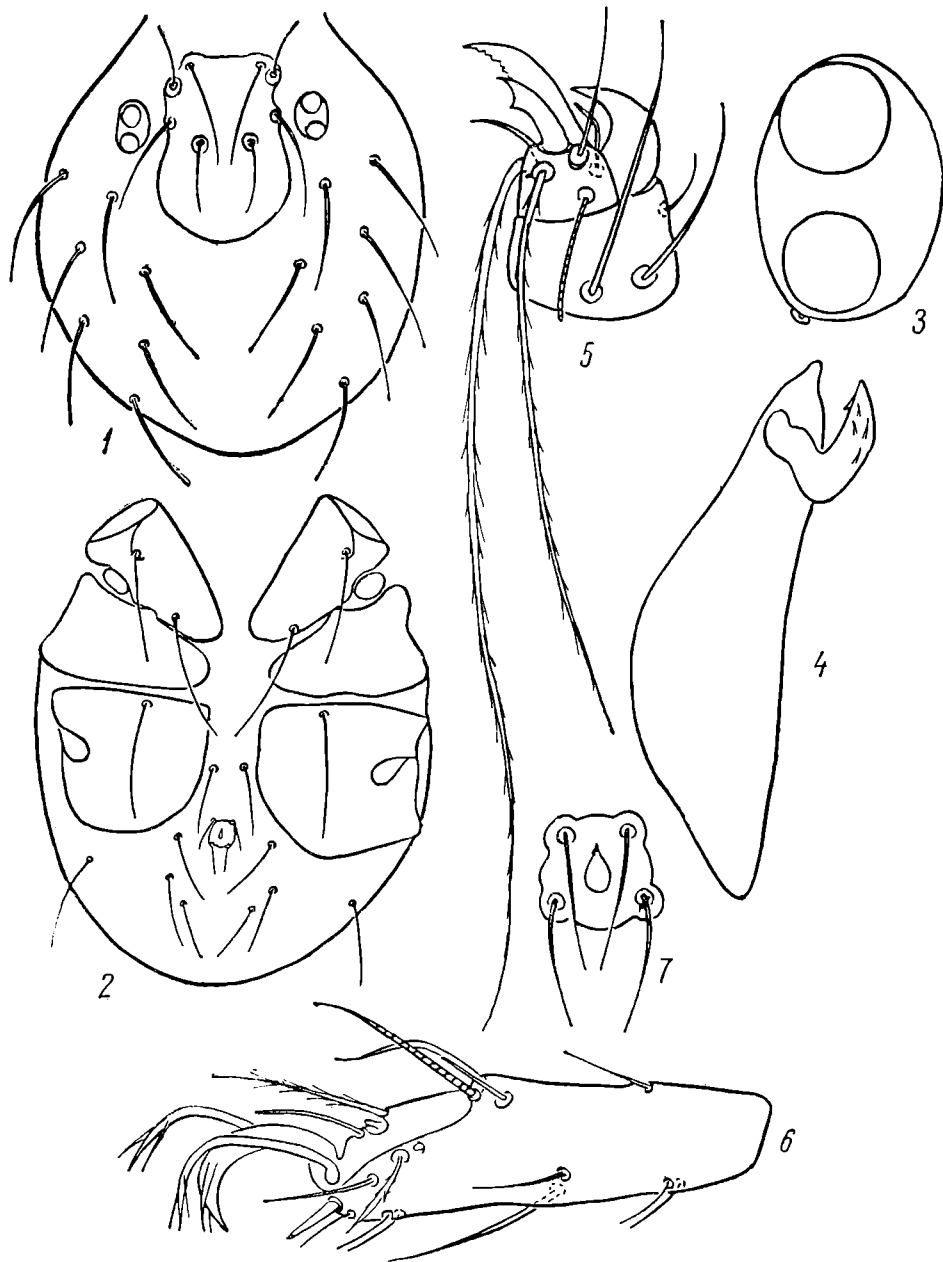


Рис. 2. Личинка *Sperchon* (*Mixosperchon*) *setiger*. 1 — туловище сверху, 2 — то же снизу, 3 — глазной щиток, 4 — хелицера сбоку, 5 — голень и лапка педипальпы, 6 — передняя левая лапка, 7 — анальный щит.

Хелицеры полностью раздельные, толстые, слабо изогнуты дуговидно, в средней части горбатые. Хела серповидная, массивная, несет крепкий субапикальный зубец на латеральной поверхности и 2 коротких ряда тонких зубцов на внутренней. Козырек хелы крупный, лопастевидный, на вершине сужен. Педипальпа обычная: ее вертлуг без щетинок, бедро с одной, колено с двумя щетинками. На голени педипальпы крупный серповидный коготь и 3 тактильные щетинки. Лапка полушаровидная, несет 8 различных щетинок: 1 игловидный соленидий и 1 такую же тактильную щетинку, 2 коротких дуговидных щетинки, 2 очень длинных, грубо опушенных бичевидных и 2 крепких когтевидных, 1 из которых с вентральным зубцом, другая пиловидная. Гипостом короткий, плотный. Щелевидный разрез между лациниями бахромчатый. Галеальные щетинки крупнее гипостомальных.

Глазной щиток овальный. Его наружный край с большей выпуклостью чем внутренний, у заднего края расположен поровидный орган. Глазные линзы хорошо развиты, полушаровидные, примерно равных размеров.

Дорсальный щит не достигает середины туловища голодной личинки. Поверхность его с продольными бороздками, которые переходят на мягкую кутикулу. Форма щита неправильная, изменчивая. Обычно он спереди прямой, иногда дуговидно вогнут, сзади закруглен или сужен. Боковые края с выемками и выпуклостями в местах прикрепления щетинок. Наибольшая ширина щита в его задней половине.

Туловищных щетинок 18 пар: на дорсальном щите по 2 пары темных и затылочных щетинок, из которых внутренние пары ботридиальные; на анальном щите 2 пары анальных; на дорсальной поверхности по 1 паре височных, поясничных (внутренние) и крестцовых и по 2 пары плечевых и лопаточных; на вентральной поверхности 1 пара поясничных (наружные) и по 2 пары хвостовых и постанальных. Все щетинки голые.

Тазики раздельные, их размер увеличивается от переднего к заднему. Первые 2 пары треугольные, задние тазики спереди прямые, сзади полукруглые.

Тазиковых щетинок всего 3 пары: 2 на переднем и 1 на заднем. Средний тазик лишен щетинок.

Анальный щит мелкий, трапецевидный, спереди несколько уже чем сзади. На его углах небольшие выросты, окружающие теки анальных щетинок.

Конечности, включая тазики, с тонкой продольной штриховкой. Предбедро и бедро сросшиеся, но граница между ними разделена тонкой бороздой. Тактильные щетинки на них обычные или редко оперенные (преимущественно вентральные). Число щетинок на конечностях:

Членик	Тактильные			Соленидии			Эпатиды		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Вертлуг	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Предбедро	2	2	1	0	0	0	0	0	0
Бедро	5	5	5	0	0	0	0	0	0
Колено	4	4	4	1	1	1	1	1	0
Голень	9	9	9	2	2	1	1	1	0
Лапка	14	14	14	1	1	0	2	2	1

Акаптоид тонкий, конический с просвечивающим стержнем и мелким штифтиком на вершине. Имеется только на лапках I и II.

Амбулакральные и эмподиальные когти крупные, серповидные. В дистальной части несут по паре игловидных придатков.

Размеры в мкм: длина туловища в препарате — 270, ширина — 180; длина дорсального щита — 90, ширина — 55; длина глазного щитка — 30, ширина — 20; длина хелицер — 80, ширина — 23, высота — 25; длина ног без тазиков и когтей: I—250, II—275, III—350; длина и ширина анального щита — 13.

Описываемая личинка хорошо отличается от личинки *S. clupeifer* по отсутствию щетинки на тазике II, по числу и форме щетинок на лапке педипальпы (у *S. clupeifer* их 7) и по ряду более мелких признаков. В то же время эти признаки сближают подрод *Mixosperchon* с родом *Sperchonopsis*, что заставляет нас задуматься о самостоятельности этого рода.

Личинки собраны в водоемах, на взрослых мошках и их куколках, и выведены из яйцекладок Р. Д. Семушиным, которому автор выражает благодарность за предоставление материала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вайнштейн Б. А. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (Hydrachnellae). I. Личинка *Eulais infundibulifera* Koenike, 1897. — Бюлл. Ин-та биол. водохр., 1962, № 13, с. 14—18.
2. Вайнштейн Б. А. Новое для фауны СССР семейство водяных клещей Piersigiidae Oudemans, 1902 (Acariformes). — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1978, № 39, с. 57.
3. Вайнштейн Б. А. Определитель личинок водяных клещей. — Л., 1980, 238 с.
4. Besseling A. J. De levenswijze van *Sperchon setiger* S. Thor. — Entomol. Bericht., 1939, N 227, Deel 10, p. 143—144.
5. Imamura T., Mitchell R. The ecology and life cycle of the water mite, *Piersigia limophila* Protz. — Annot. zool. jap., 1967, vol. 40, N 1, p. 37—44.
6. Prasad V., Cook D. R. The taxonomy of water mite larvae. — Mem. Amer. Entomol. Inst., 1972, N 18, 326 p.

А. И. ШИЛОВА, Т. Н. КУРАЖСКОВАЯ

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ И АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КИШЕЧНИКА ЛИЧИНОК ХИРОНОМИД

Строение органов пищеварения личинок хирономид впервые было описано для 2 видов рода *Chironomus* [7, 8, 10]. Гуэн [5], используя гистологические методы, изучил строение кишечника 7 видов: *Eucricotopus silvestris* Fabr., *Psectrocladius* sp. (*Orthoclaudiinae*), *Prodiamesa olivacea* Mg. (*Diamesinae*); *Macropelopia nebulosa* Mg., *Psectrotanypus* ex gr. *trifascipennis* (*Tanypodinae*); *Chironomus cin-gulatus* Mg., *Eutanytarsus* sp. (*Chironominae*). Сравнительное изучение пищеварительной системы перечисленных хирономид позволило ему сделать вывод об использовании строения кардиального отдела кишечника личинок для таксономической характеристики подсемейств. Им же [6] по 2 фиксированным личинкам приведены данные о строении пищеварительной системы *Podonominae*.

Для некоторых видов *Chironomus*, *Glyptotendipes*, *Endochironomus* и *Cryptochironomus* изучена гистология переднего отдела средней кишки: зоны, продуцирующей перитрофическую мембрану, и особенности ее секретиции [9]. Они сходны у указанных форм, кроме *Cryptochironomus*, и скорее связаны с таксономическим положением вида, чем способом питания.

В общеизвестной монографии Н. П. Кривошеиной [1], посвященной онтогенезу и эволюции двукрылых насекомых, в главе о строении органов пищеварения и выделения личинок двукрылых почти не приводятся данных, относящихся к хирономидам.

Одним из авторов предлагаемой работы ранее описана методика изучения кишечника личинок хирономид и приведены схемы его строения для разных подсемейств [2, 3], при этом более подробно описан кишечник 2 триб *Chironominae*.

Ныне нами получены новые данные по строению пищеварительной системы различных таксонов и экологических групп хирономид. Всего изучено более 30 видов:

Tanypodinae

Clinotanypus nervosus (Mg.)
Anatopynia plumipes Fries.
Procladius choreus Mg.

P. ferrugineus K.
Ablabesmyia monilis L.

Podonominae

Podonomus sp.

Diamesinae

Protanypus morio Zett.

Odontomesa fulva (K.)

Prodiamesa olivacea Mg.

Orthoclaadiinae

Acricotopus lucidus Staeg.

Psectrocladius sp.

Brillia modesta Mg.

Thienemanniella sp.

Cricotopus silvestris (Fabr.)

Chironominae

Chironomini

Chironomus plumosus L.

Parachironomus vitiosus G.

Cryptochironomus redekæi Krus.

Polypedilum nubeculosum (Mg.)

Lipiniella arenicola Shil.

Stenochironomus gibbus Fabr.

Parachironomus arcuatus G.

Tanytarsini

Corynocera ambigua Zett.

Stempellina almi Br.

Cladotanytarsus sp.

St. subglabripennis Br.

Micropsectra contracta Reiss.

Stempellinella minor Edw.

M. praecox Mg.

Tanytarsus excavatus Edw.

M. viridiscutellata G.

T. holochlorus Edw.

Paratanytarsus sp.

T. lestagei G.

В настоящем сообщении сводятся воедино результаты собственных исследований, дается общее описание кишечника, приводятся сведения о его строении у ранее неописанных видов, о его таксономических и адаптивных особенностях.

Кишечник личинок хирономид имеет вид прямой трубки, немного превышающей длину тела. Он состоит из 3 частей: передней и задней кишки эктодермального и средней кишки энтодермального происхождения. На стыке передней и средней кишки находится кардиальный клапан—орган сложного строения и недостаточно изученной функции. На границе средней и задней кишки расположены 2 пары мальпигиевых сосудов.

Передняя кишка состоит из глотки и пищевода. Их стенки образованы кольцевыми и продольными мышцами, плоским эпителием и интимой. Эпителий и интима образуют продольные складки. Их величина изменяется от глотки к кардиальному отделу. Наибольшего развития они достигают в кардиальном отделе, поэтому для сравнения мы используем поперечные срезы на уровне кардия. Эти складки и обуславливают различную конфигурацию просвета пищевода (рис. 1).

Количество складок у разных видов изменяется от 4 до 8. Их конфигурация также различна. Они могут быть простыми валиками или языковидной формы. Так, у *Podonominae* складки представлены 4 валиками с ровными краями; у *Tanypodinae* их 8 и очертания валиков неясные; у *Stenochironomus* их тоже 8, но их конфигурация четко выражена; у *Prodiamesa olivacea* и *Chironomus plumosus* складки языкообразные, у первой—6 складок с неровными краями, у *Ch. plumosus*—7 складок с ровными краями, но разной величины. У остальных рассмотренных нами видов продольные складки представлены валиками разного размера.

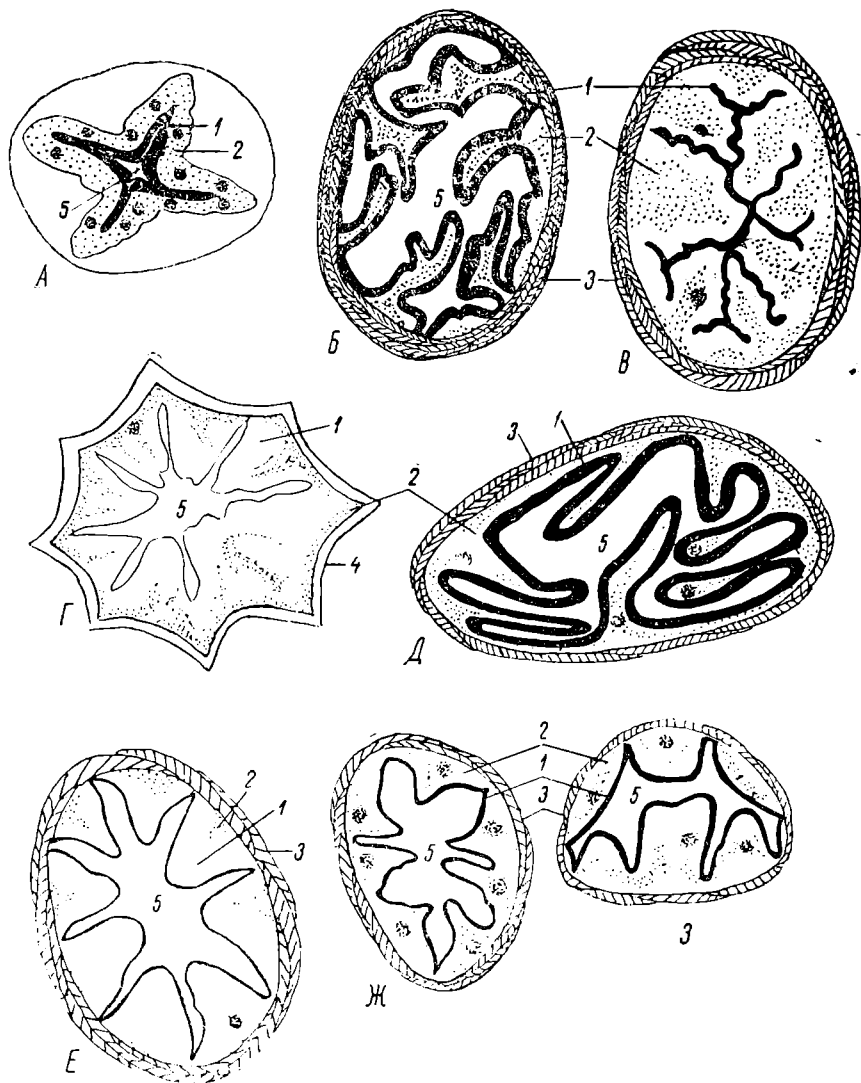


Рис. 1. Поперечный разрез пищевода на уровне кардинального отдела. А — Podonominae, Б — *Prodiamesa olivacea*, В — *Brillia modesta*, Г — *Anatopynia plumipes*, Д — *Chironomus plumosus*, Е — *Stenochironomus gibbus*, Ж — *Polypedilum nubeculosum*, З — *Micropsectra* sp.; 1 — нинтима, 2 — эпителий пищевода, 3 — кольцевые мышцы, 4 — хитиновое кольцо, 5 — просвет пищевода.

Диаметр пищевода увеличивается от переднего конца к заднему. Длина пищевода различна (рис. 2, 3). Самый короткий пищевод у *Stenochironomus* (до II торокального сегмента включительно), у *Tanytarsini* он частично занимает и III грудной сегмент, у *Chironomus plumosus*, *Endochironomus*, *Limnochironomus* — до I брюшного сегмента, у *Cryptochironomus* — до середины IV брюшного, у всех *Tanypodinae* и *Orthocladiinae* он не длиннее грудных сегментов и только у *Protanypus morio* тянется до IV брюшного сегмента. У всех *Tanypodinae* пищевод к заднему концу расширен в виде обширного зоба (рис. 2). Среди

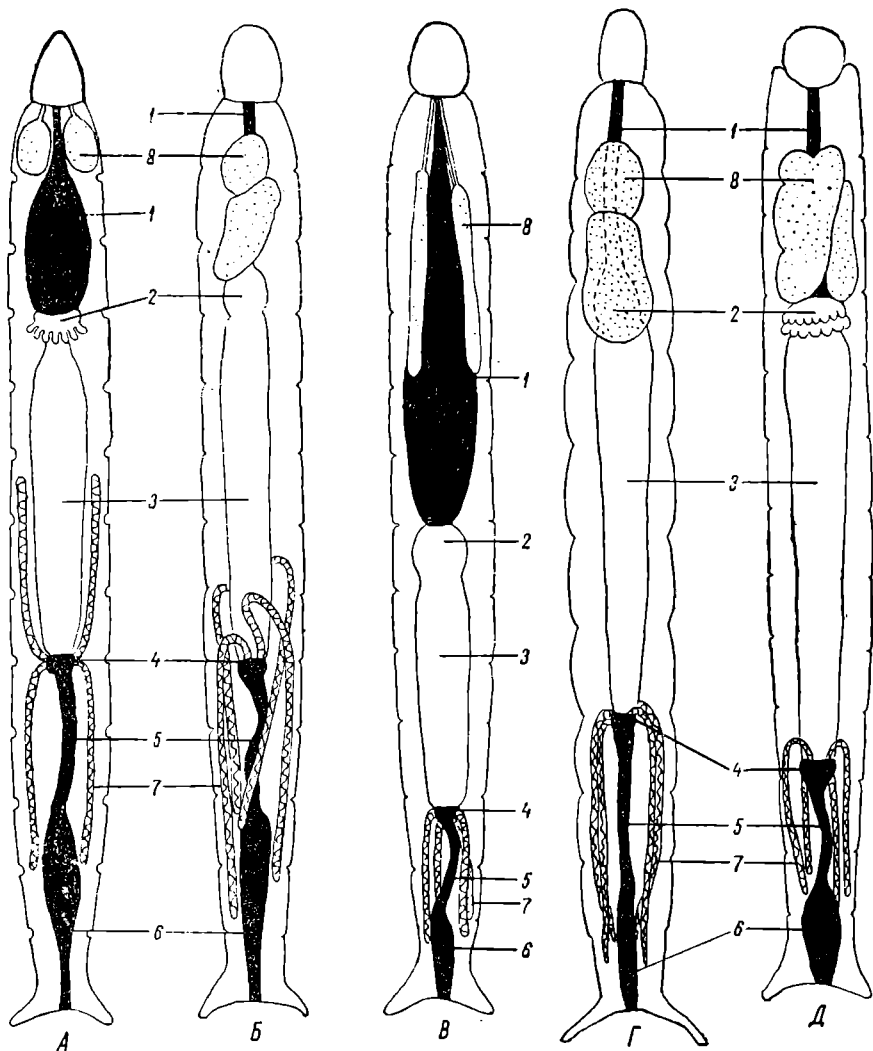


Рис. 2. Схемы строения кишечника личинок хирономид. А — Tanypodinae, Б — *Procladius olivacea*, В — *Protanypus morio*, Г — Orthocladiinae, Д — Tanytarsini; 1 — передняя кишка (пищевод, зоб), 2 — кардиальный отдел, 3 — средняя кишка, 4 — пилорический отдел, 5 — тонкая кишка, 6 — задняя кишка, 7 — мальпигиевы сосуды, 8 — слюнные железы.

Diamesinae зоб обнаружен у *Protanypus morio*. В подсем. Chironominae он имеется лишь у некоторых представителей трибы Chironomini: небольших размеров у *Lipiniella arenicola* и *Parachironomus*, а самый обширный у личинок *Cryptochironomus* (рис. 3). У Tanytarsini и Orthocladiinae зоб не обнаружен.

Кардиальный отдел устроен очень сложно. Он состоит из листов или стенок. Впяченная часть пищевода называется прямой стенкой (рис. 4). В ее состав входят указанные для пищевода слои; на конце питания сильно утолщается, образуя пресс Виньона. У Tanytarsini хитиновое кольцо пресса более сложного строения. От его внутренней поверхности в полость средней кишки вдаются спинной и брюшной выр-

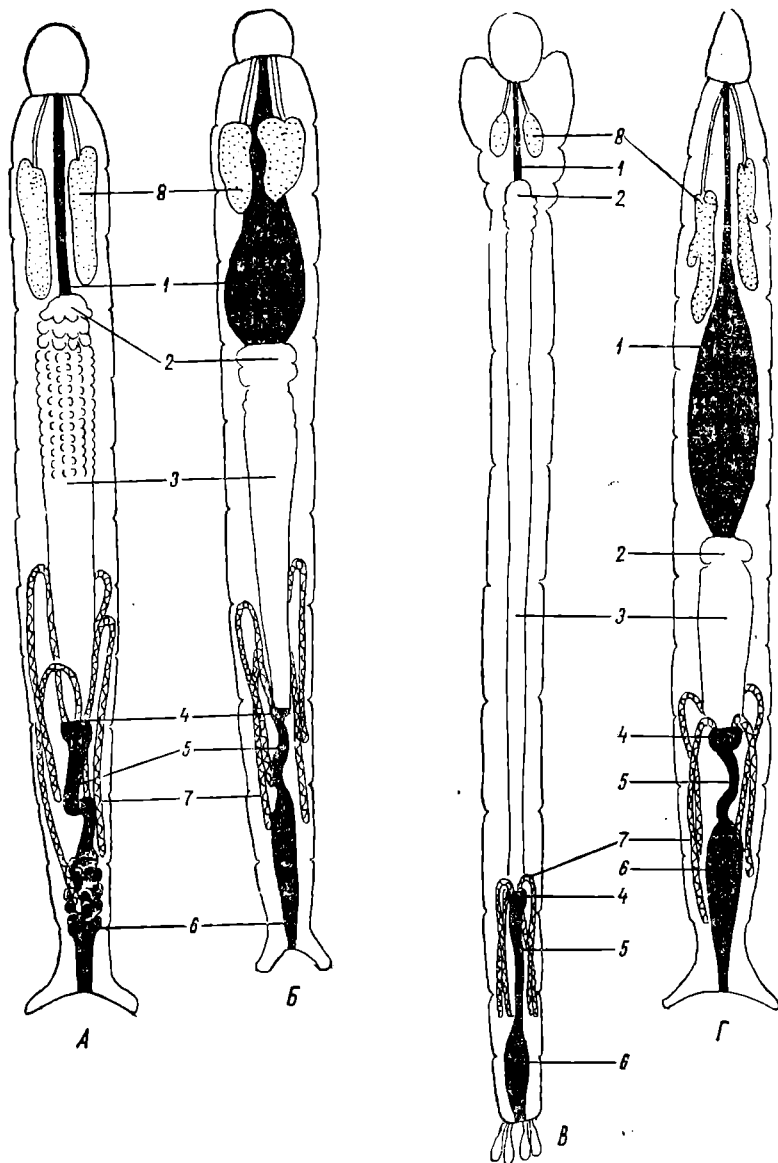


Рис. 3. Схемы строения кишечника личинок хирономид. А — *Chironomus plumosus*, Б — *Parachironomus arcuatus*, В — *Stenochironomus gibbus*, Г — *Cryptochironomus redekei*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

сты, часто несущие на вершине отростки. Степень развития их и форма специфичны для таксонов разного ранга [3, 4]. У остальных хирономид пресс Виньона обычный. У *Stenochironomus* интима впяченной части пищевода вооружена шипами (рис. 5).

Конец прямой стенки соединяется с вершиной средней кишки возвратной стенкой, образованной плоскими эпителиальными клетками. Обычно между прямой и возвратной стенками расположен кровяной синус (рис. 4).

Вершина средней кишки, охватывая в виде муфты впяченную часть пищевода, представлена специфическими клетками Кено, продуцирующими перитрофическую мембрану. За клетками Кено у *Chironominae*, кроме *Cryptochironomus*, расположена зона слепых выростов в 3—

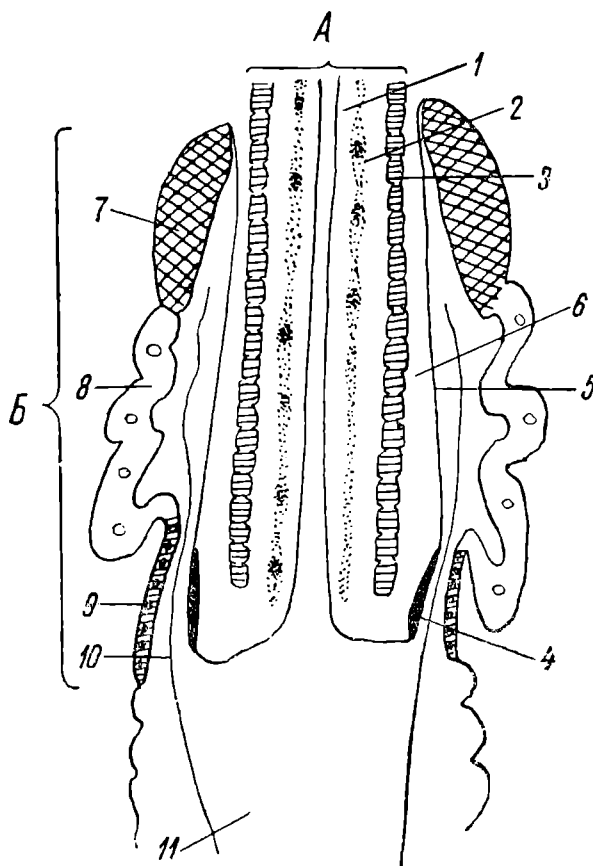


Рис. 4. Схема продольного разреза кардиального отдела. А — впяченная часть пищевода, Б — эпителий средней кишки в кардиальном отделе; 1 — интима, 2 — эпителий пищевода, 3 — кольцевые мышцы, 4 — пресс Виньона, 5 — возвратная стенка, 6 — кровяной синус, 7 — клетки Кено, 8 — клетки слепых выростов, 9 — шейка, 10 — перитрофическая мембрана, 11 — средняя кишка.

4 яруса, по 12—13 выростов в каждом. Далее располагается зона мелких молодых клеток, так называемая шейка — зона роста кишечника.

У *Podonominae* и *Tanypodinae* нет кровяного синуса, мезентериальная часть образована клетками Кено и шейкой, но у *Podonominae* пищевод сравнительно глубоко впячивается в среднюю кишку и между прямым и возвратным листками находится паренхиматозная ткань. У *Tanypodinae* впячивание незначительно.

У *Orthoclaadiinae* и *Chironominae* имеется кровяной синус.

Мезентериальная часть кардиального отдела у *Orthoclaadiinae* и *Cryptochironomus* образована клетками Кено и шейкой. Но у *Cryptochironomus* зона клеток Кено длиннее и нависает над шейкой в виде складки, впяченная же часть пищевода служит сфинктером.

Для средней кишки всех хирономид характерны отсутствие базальной мембраны, слабое развитие мускулатуры и изменчивость по длине кишки эпителия. Длина средней кишки относительно других отделов пищеварительного тракта у разных видов варьирует: она

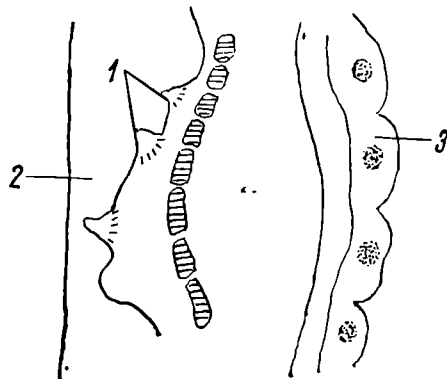


Рис. 5. Продольный срез (правая половина) кардиального отдела *Stenochironomus gibbus*.

1 — шипы на интима, 2 — просвет пищевода, 3 — клетки слепых выростов.

очень длинная у *Tanytarsini* и *Stenochironomus*, у *Tanypodinae*, *Protanypus morio* средняя кишка короткая. У *Chironominae*, кроме *Cryptochironomus*, передний отдел кишки образован крупными железистыми клетками, впячивающимися в полость тела и создающими бугристую поверхность.

У *Tanypodinae* передний отдел средней кишки присоединен к кардиальному отделу, укорочен, а выпячивание клеток в полость тела сильно увеличивается и образует так называемые клетки с пальцевидными выростами, характерными для *Tanypodinae* (рис. 6). Они гомологичны железистым клеткам передней части средней кишки *Chironominae*. Этот укороченный отдел средней кишки отделен сфинктером от последующих отделов. Сфинктер образован 3 валиками, состоящими из высоких эпителиальных клеток, окруженных мощным слоем кольцевых мышц. При их сжатии валики плотно закрывают просвет кишечника.

На границе средней и задней кишки расположены мальпигиевы сосуды, их длина и направление неодинаковы у разных видов. Они короткие и направлены назад у *Protanypus*, *Stenochironomus* и *Tanytarsini*. У *Tanypodinae* также короткие, но 2 сосуда направлены вперед и 2 назад. У *Orthocladiinae* и *Chironomini*, кроме *Cryptochironomus*, мальпигиевы сосуды наиболее длинные, сначала направлены вперед, затем изгибаются и идут назад (рис. 2, 3). У личинок *Cryptochironomus* они расположены так же, но значительно короче.

Задняя кишка состоит из тонкой и толстой. Тонкая сходна по строению с пищеводом, в толстой различаются 2 отдела: колон или ободочная кишка и ректум. Колон (расширенная трубка) напоминает начало средней кишки, образован сходными клетками и слабо развитой мускулатурой. Ректум — короткая трубка с сильно развитой мускулатурой. Задняя кишка у всех хирономид довольно однообразна, без существенных отличий у представителей разных таксонов.

Анализ изученного материала свидетельствует о том, что особенности строения кишечника могут быть использованы при построении системы семейства. Четкие отличия имеются в кардиальном отделе и строении мальпигиевых сосудов.

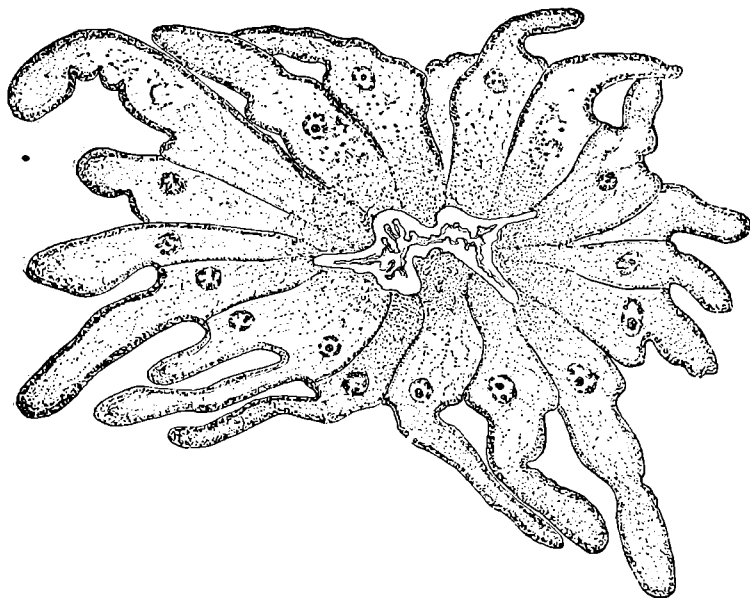


Рис. 6. Клетки с пальцевидными выростами Tanypodinae.

Строение кардиального отдела характерно для каждого подсемейства. При этом у примитивных таксонов указанного ранга он устроен наиболее просто и однообразно, у более специализированных наиболее сложно, с особенностями, характерными для триб и даже родов. Самое простое строение отдела наблюдается у Podonominae, несколько сложнее он устроен у Tanypodinae, Diamesinae, Orthoclaadiinae, и самое сложное и наиболее разнообразное строение характерно для ныне процветающего подсем. Chironominae. Трибы Chironomini и Tanyparsini этого подсемейства четко отличаются по строению кардиального отдела, относительной длине отделов кишечника, по размеру и расположению мальпигиевых сосудов. В трибе Chironomini *Cryptochironomus* явно обособлен по соотношению отделов кишечника, наличию огромного зоба, строению кардиального отдела и более коротким мальпигиевым сосудам. Следует подчеркнуть, что строение органов пищеварения *Cryptochironomus* весьма специфично и не имеет аналогов среди родственных ему групп.

Таксономическое значение размера и расположения мальпигиевых сосудов неоднозначно. Малый размер и разное направление характерно для подсем. Tanypodinae, у всех Orthoclaadiinae они длинные и все направлены одинаково, у Diamesinae они короткие и расположены идентично. У Chironominae направление и размер сосудов могут быть различными у представителей разных триб и родов.

Соотношение длины разных отделов кишечника личинок связано со способом питания и составом пищи.

Так, у всех, изученных нами видов, питающихся живой растительной или животной пищей, имеется зоб и сравнительно короткая сред-

ная кишка: Tanypodinae, Cryptochironomus, Parachironomus (Chironominae), Protanypus morio (Diamesinae). Переваривание пищи происходит в зобу и часто хитиновые остатки (головы) съеденных личинок выбрасываются через рот. В зобу пища задерживается иногда до 10 дней (водоросли в зобу Tanypodinae).

Личинки, пища которых состоит из гниющих остатков растений — древесины (Stenochironomus) или грунта, бедного органикой (Tanytarsini), имеют короткий передний отдел и сильно удлинненную среднюю кишку. Пища у них проходит через кишечник «потоком», непрерывно, ее питательные качества более низкие, чем животной, а переваривание уже разложившихся остатков растений происходит быстрее.

Таким образом эволюция пищеварительной системы личинок хирономид осуществлялась в 2 направлениях: изменялось строение кардиального отдела, длина и расположение мальпигиевых сосудов и относительные размеры отделов кишечника. Первое связано с положением вида в системе, второе с адаптацией к способу питания и характеру пищи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кривошеина Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. — М., 1969. 291 с.
2. Куражсковская Т. Н. Строение кишечника и слюнных желез личинок Chironomidae (Diptera). — В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966. с. 287—296.
3. Куражсковская Т. Н. Строение кишечника и слюнных желез личинок Tanytarsini (Diptera). Chironomidae). — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с. 195—202.
4. Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища — Л., 1976. 252 с.
5. Gouin F. Recherches morphologiques sur le mésentéron et le proctodéum des larves de Chironomides. — Arch. Zool. exp. gén., 1946, t. 84, p. 335—374. ...
6. Gouin F. La cardia de l'intestin larvaire de quelques Chironomides, son importance pour la systématique. (Diptera, Nématocères). — Rev. franc. Ent., 1946, t. 13, p. 28—33.
7. Miall L., Hammond A. The structure and life-history of the Harlequin Fly (Chironomus). Oxford, 1900. 196 p.
8. Pierson M. Contribution à l'histologie de l'appareil digestif de Chironomus plumosus L. — Ann. Sci. nat., (Zool.), 1956, vol. (11) 18, p. 107—122.
9. Platzer-Shultz I., Reiss F. Zur Histologie der Bildungszone der peritrophischen Membran einiger Chironomidenlarven (Diptera). — Arch. Hydrobiol., Stuttgart, 1970, Bd 67, N 3, S. 396—411.
10. Vignon P. Sur l'histologie du tube digestif de la larve de Chironomus plumosus L. — C. R. hebdom. Séans. Acad. Sci., Paris, 1899, vol. 28, p. 1596—1598.

Н. И. ЗЕЛЕНЦОВ

**РЕВИЗИЯ ПАМИРСКИХ ОРТОКЛАДИИ РОДА
PSECTROCLADIUS KIEFF. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)**

Из района Памира известно 12 видов ортокладии рода *Psectrocladius*. Из них 10 описаны как новые [1], один вид определен до рода, другой обозначен как близкий к *Ps. oligosetus* Wülk. [10].

Из 10 новых видов 7 описаны по всем стадиям развития, 3 — по куколке и имаго. Диагнозы даны по 1—2, редко 3 экз.

Ознакомление с голотипами, хранящимися в Зоологическом институте АН СССР, позволило сделать вывод о некорректности первоописания, снабженного неточными схематичными рисунками, а также о том, что часть из описанных новых видов, по-видимому, идентичны.

Обработка паратипов, находящихся в Институте зоологии и паразитологии АН Таджикской ССР, и сравнение их с голотипами убедило нас в том, что все виды [1] следует отнести к 4 вместо 10, из них 3 (*Psectrocladius* (Ps.) *pancratovae* Achrorov, *Ps.* (Ps.) *litofilus* Achrorov, *Ps.* (Ps.) *nevalis* Achrorov) действительно новые, один (*Ps.* (Ps.) *barbimanus* Edw.) ранее был известен. Этот вывод подтвердился и после обработки собственных сборов, сделанных в районе Памира в составе экспедиции Института зоологии и паразитологии Таджикской Академии наук.

Имея в своем распоряжении большой собственный материал по метаморфозу и фаунистические сборы всех стадий развития 3 видов и используя коллекции Зоологического института АН СССР и Института зоологии и паразитологии АН Таджикской ССР, мы провели ревизию памирских видов рода *Psectrocladius* Kieff.

Следует отметить также, что вид, близкий к *Ps. oligosetus* Wülk. сводится нами в синонимы, а определенный до рода [10] на самом деле относится к *Acricotopus* и его описание будет опубликовано особо.

В статье дается переописание 4 видов, впервые описывается личинка *Ps. nevalis* Achrorov, приводится определительная таблица видов для личинок IV возраста, куколок и самцов. Диагноз *Ps. pancratovae* Achrorov подробный, для других видов указываются только характерные признаки.

Материал собран в 1979 г. на озерах Яшилькуль, Булункуль и близ оз. Сассыкуль, расположенных между Северо-Аличурским и Южно-Аличурским хребтами на высоте 3734—3800 м над ур. м. (Таджикская

ССР, Горно-Бадахшанская автономная область, восточный Памир). В индивидуальных садках из личинок IV возраста воспитано до имаго: *Ps. litofilus* — 8 самцов и 17 самок, *Ps. nevalis* — 18 самцов и 14 самок, *Ps. barbimanus* — 13 самцов и 21 самка. Кроме того из личинок этих видов получено около 70 куколок; в природе собрано около 700 личинок, куколок и имаго. Использован также материал по метаморфозу и фаунистические сборы личинок, куколок и имаго всех видов, собранных Ф. А. Ахроровым [1] в 1971—1978 гг. на озерах Зоркуль, Большой Кукджигит, Рангкуль, Булункуль, Яшилкуль и р. Мукур—Чилаб.

Автор выражает свою глубокую благодарность Ф. А. Ахророву за возможность участия в экспедиции на восточный Памир и использование ранее собранного им материала по метаморфозу и фауне рода *Psectrocladius*.

***Psectrocladius (Ps.) pancratovae* Achrorov**

Syn.: *Ps. cf. oligosetus* Wülk., Kownacki, 1976:299; *Ps. tadshikistanicus* Achrorov, 1977:544.

Личинка IV возраста. Длина тела 5—9.5 мм. Ширина головной капсулы 450—516 мкм. Тело грязно-зеленоватое; головная капсула коричневая с мелкой точечной и зернистой скульптурой (рис. 1, А), клипеус желтый, затылочный склерит узкий темно-коричневый, почти черный.

Эпистомальный шов развит. Наибольшая ширина фронтального склерита 165—178 мкм, длина его щетинок 90—105 мкм. Длина коронарного шва 80—100 мкм. Расположение щетинок головы обычное (рис. 1, А). Поверхность клипеуса близ переднего края с мелкой зернистой скульптурой, боковые участки и задняя половина его с более крупной зернистой скульптурой, срединная передняя часть гладкая.

Антенны (рис. 1, Б) составляют 1/4 длины головы и значительно короче мандибул (длина антенны 138—150 мкм, мандибулы 220—240 мкм). Базальный членик с крупным кольцевым органом и 2 мелкими порами близ основания. Длинная ветвь сенсиллы базального членика, как 2—4-й или 2—5-й членики, взятые вместе; добавочная ветвь сенсиллы равна или едва превышает длину 2-го членика; лаутерборновы органы едва развиты, между ними имеется палочковидная сенсилла. Длина члеников антенны, мкм: 90—102, 16—18, 10—12, 9, 6. $AR=2-2.2$.

Лабрум (рис. 1, В, Г). S_I расщеплены по переднему краю на 10—15 коротких разноразмерных лопастей. По обе стороны от основных (S_I-S_{IV}) щетинок близ задних боковых краев имеются 2 группы хетоидов: 6—7 длинных узких серповидно изогнутых и 4 более коротких широких, уменьшающихся по длине.

Эпифарингеальный гребень (рис. 1, В) состоит из 3 крупных одноразмерных притупленных на вершине зубцов. По обе стороны от него расположены 2 группы хетоидов: 6 плоских разноразмерных с гладкими краями и кпереди от них 2 палочковидных с зазубренной вершиной.

Премандибула (рис. 1, Д) с узким круто загнутым вершинным зубцом.

Мандибула (рис. 1, К) желто-коричневая с 4 истинными зубцами и одним хорошо выраженным ложным. Вершинный зубец короткий, его длина равна общей ширине основания 2-го и 3-го зубцов, взятых вместе или редко ширине основания лишь одного 2-го зубца. Щетинка под зубцами плоская, на вершине двулопастная, достигает 4-го зубца. Внутренняя щетинка близ основания мандибулы расщеплена на 7 простых ветвей, отходящих от общего основания, из них обычно 5 зазубрены близ вершины по внутреннему краю.

Максилла (рис. 1, Е, Ж, 3) с коротким едва превышающим свою ширину щупиком, несущим на вершине 6 разноразмерных сенсилл и 1 длинную светлую щетинку, близ его основания имеются 4 разноразмерные палочковидные сенсиллы, 1 щетинка и крупный кольцевой орган. Близ основания щупика 5—7 прозрачных зубцевидных хетоидов. Внутренний передний угол с 6 длинными разноразмерными хетоидами, большинство из них зазубрены по внутреннему краю, и 2—3 более короткими, видны сбоку или с дорсальной стороны; здесь же имеется

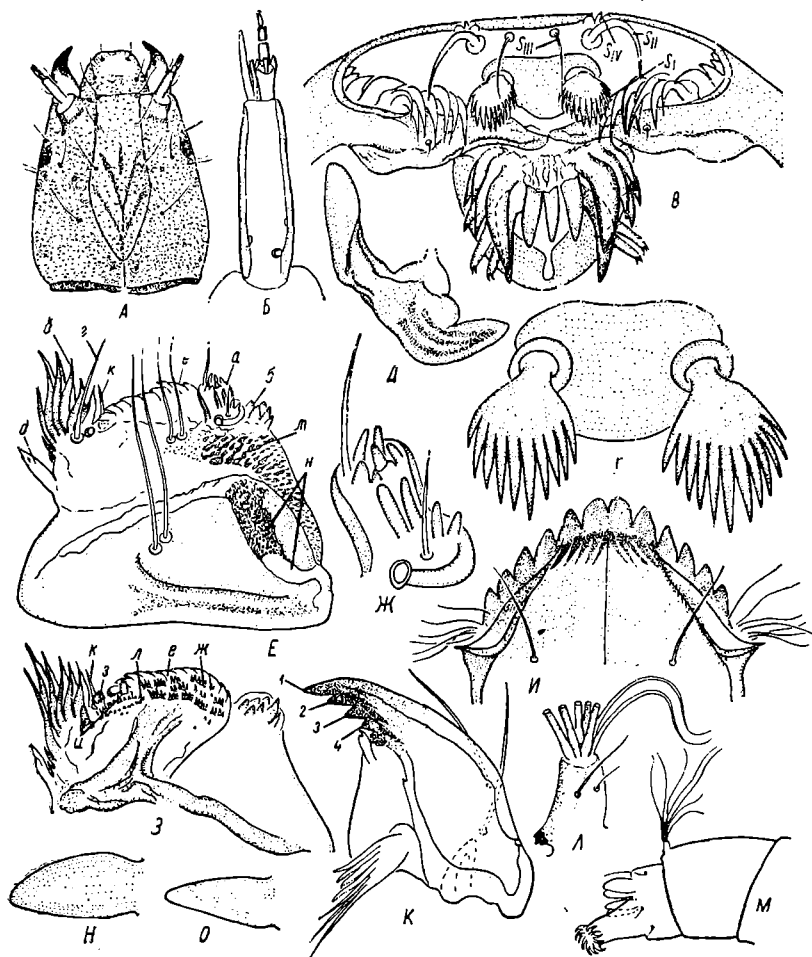


Рис. 1. Личинка IV возраста *Psectrocladius pancratovae*. А — голова сверху, Б — антенна, В — лабрум и эпифаринкс, Г — передние щетинки (S_I) лабрума, Д — премандибула, Е — максилла снизу, Ж — щупик максиллы, З — максилла сверху, И — лабиум, К — мандибула, Л — подставка кисточки, М — задний конец тела, И — дорсальная папилла, О — ventральная папилла; S_I — передние, S_{II} — средние, S_{III} — волосовидные, S_{IV} — задние щетинки лабрума, а — щупик, б — зубцевидные хетоиды, в — хетоиды внутреннего переднего угла максиллы, г — длинная щетинка, д — светлая сенсилла, е — зубцевидные плоские лопасти, ж — группы коротких шиповидных хетоидов, з — чашкообразный округлый хетоид с зазубренным краем, и — штифтообразные сенсиллы, к — щетинковидная сенсилла, л — поле мелких бугорков с полосой шиповидных хетоидов, м — зернистая скульптура паружного края максиллы, н — светлый склерит заднего паружного угла максиллы, 1—4—зубцы мандибулы.

длинная мощная щетинка и крупная тека; близ основания этих хетоидов имеется крупная светлая сенсилла с зазубренной вершиной. Наружная боковая поверхность максиллы с крупной зернистой скульптурой; светлый склерит заднего паружного угла широкий, большая его часть покрыта мелкой зернистой скульптурой. Передний край максиллы в средней части окаймлен в виде всея зубчатыми светлыми лопастями, вершинами направленными внутрь; близ их основания на внутренней поверхности в 2—3 ряда расположены группы коротких шиповидных хетоидов, по 3—5 в каждой или одиночно; к внутреннему углу от них имеется состоящее из маленьких бугорков (5—15) поле, окаймленное спереди однорядной полосой шиповидных хетоидов; чашкообразный округлый хетоид с зазубренной вершиной, 2 крупные штифтообразные сенсиллы на приподнятом основании и 1 длинная светлая щетинковидная расположены кпереди от этого поля.

Лабиум (рис. 1, И) с 2 срединными и 5 боковыми зубцами, из них срединные и первые боковые желто-коричневые, остальные темно-коричневые. Срединные зубцы узкие с округлой или скошенной вершиной, немного выше первых боковых. Ширина одного срединного зубца равна или едва превышает ширину основания 1-го бокового. Бородки пластинок лабиума из 4—8 волосков (45—60 мкм). Расстояние («Z») от вершины срединного зубца до затылочного склерита 225—325 мкм.

Анальные папиллы (рис. 1, М, Н, О) удлинено яйцевидной формы, едва превышают половину длины подталкивателей. Длина подставок кисточек 60—75 мкм, почти в 2 раза больше их ширины (рис. 1, Л); сзади близ основания подставки 2—4 темных крупных шипа и 1—4 более мелких желто-коричневых шипиков; задняя боковая щетинка подставки равна ее длине, передняя почти в 2 раза короче; в кисточке 5 длинных мощных желто-коричневых и 2 более коротких, тонких светлых щетинки (рис. 1, Л).

Куколка. Длина 4.4—6 мм. Экзувий с желто-коричневатой головогрудью и светлым или светло-коричневым брюшком. Передняя дорсальная часть груди вдоль линочного шва с хорошо выраженной зернистой, тонкой морщинистой и сетчатой скульптурой. Передние края II—VIII тергитов и стернитов с коричневым кантом, хитин близ боковых краев с желтой или светло-коричневатой полосой; шипы, покрывающие тергиты коричневые. Лобное поле головной части экзувия с 2 вентральными щетинками (125—225 мкм), сидящими на едва приподнятых выпуклостях (рис. 2, А), боковые части близ чехлов антенн с низкими округлыми бугорками. Орган дыхания (рис. 2, Б, В) обычный, постепенно расширяющийся от основания к вершине, почти вся его поверхность за исключением вершины покрыта светлыми шипиками, длина 360—490 мкм. На передней части груди с каждой стороны 6 разно-размерных Oth (рис. 2, Б), из них 3 расположены близ органа дыхания, 2 близ переднего края у линочного шва и 1 значительно ниже. В средней части головогруды с каждой стороны близ линочного шва 4 Mth, из них 2-я тонкая светлая, немного смещена вниз, остальные мощные коричневые расположены по одной линии.

На IV—VI тергитах в середине имеются парные группы «щетки» крупных разноразмерных шипов (рис. 3, А). Число шипов в группе варьирует: на IV тергите 1—9, на V — 1—13, на VI — 3—18, на IV и V иногда отсутствуют.

На II тергите близ заднего края имеется крупная высокая выпуклость, сверху обычно покрытая одиночными короткими коричневыми прямыми шипами, сзади — в несколько рядов длинными светлыми шипами, их вершины заострены или зазубрены и загнуты вверх; на III—

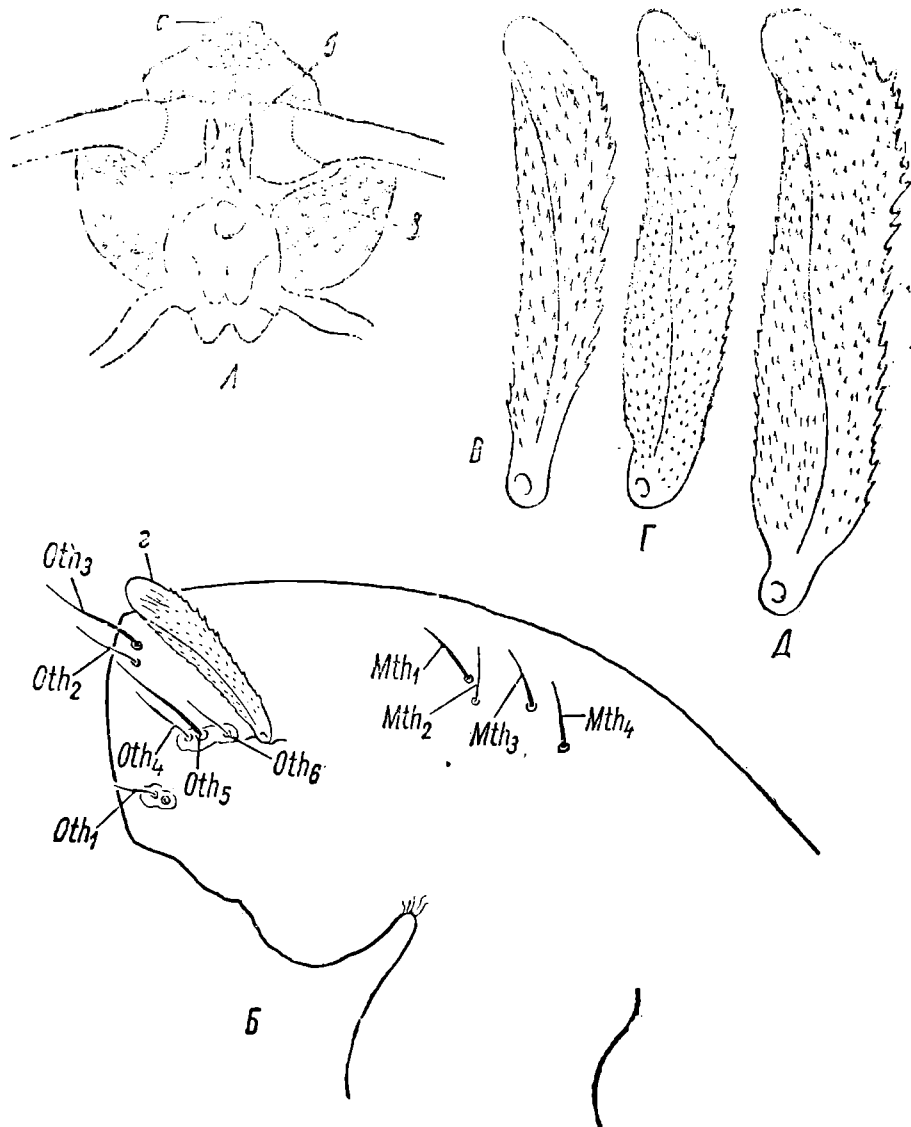


Рис. 2. Куколка. А—В — *Psectrocladius pancratovae*, Г — *Ps. nevalis*, Д — *Ps. barbimanus*; А — головная часть экзuvia, Б — грудная часть экзuvia сбоку, В—Д — орган дыхания; а — бугорки лобного поля, б — вентральные лобные щетинки, а — округлые бугорки, 2 — орган дыхания, Oth_1-6 — передние щетинки головогруды, Mth_1-4 — срединные спинные щетинки головогруды.

VI тергитах близ заднего края полоса из крупных разноразмерных шипов, расположенных в 1 ряд, с вершинами, направленными назад; кроме того, на III—IV тергитах позади этих шипов имеется невысокая валикообразная светлая выпуклость, покрытая в 3—5 рядов светлыми узкими шипиками с вершинами, направленными вперед. Срединная часть II—VIII тергитов и передний край анального плавника с полями различной конфигурации из очень мелких шипиков (рис. 3, А; 4, А).

На I—III тергитах (рис. 3, А; 4, А) с каждой стороны по 4 тонких разноразмерных щетинки, на IV—VII их по 5, на VIII по 1 близ задне-

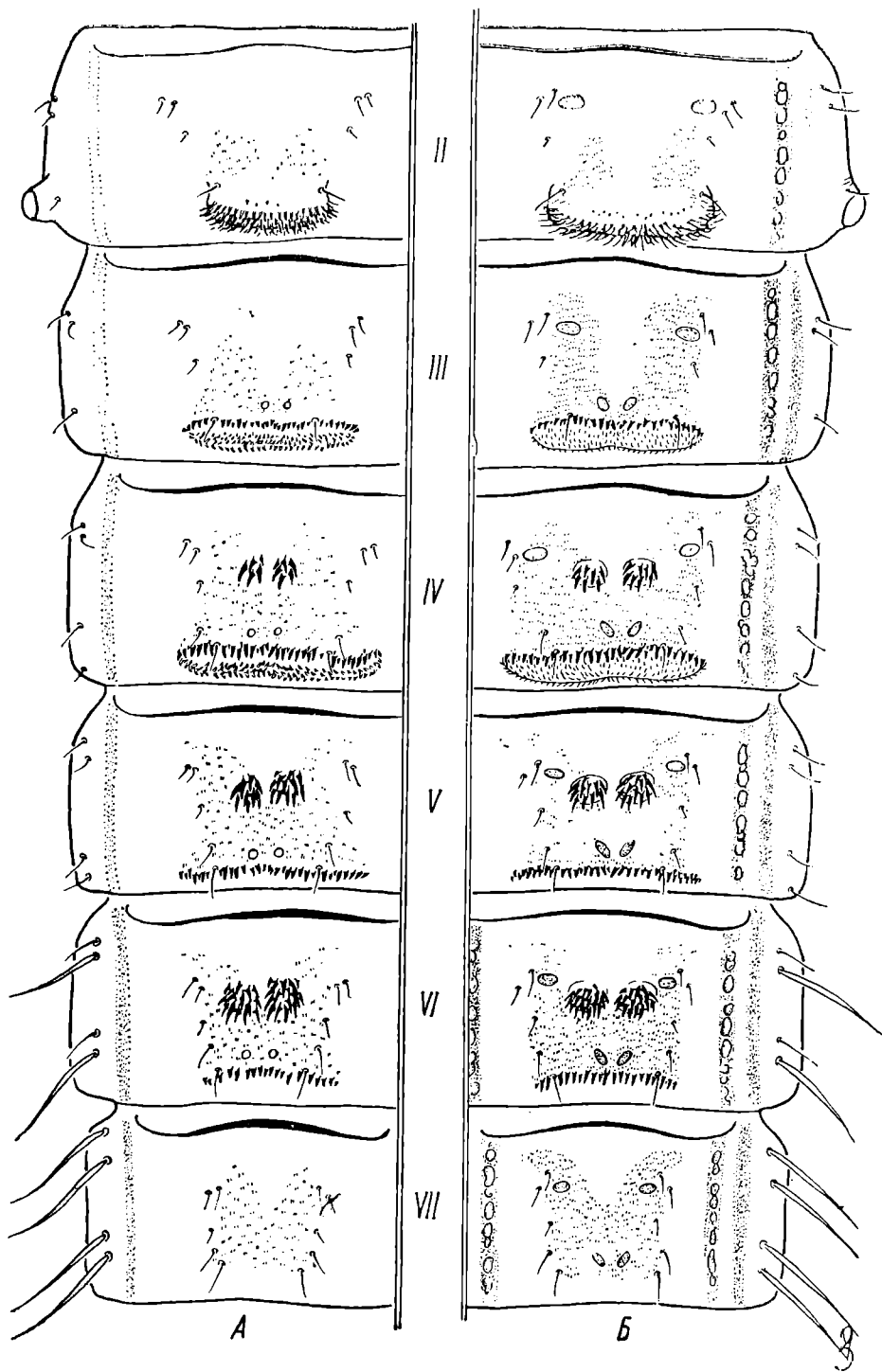


Рис. 3. II—VII тергиты куколки. А — *Psectrocladius pancratovae*, Б — *Ps. litophilus*.

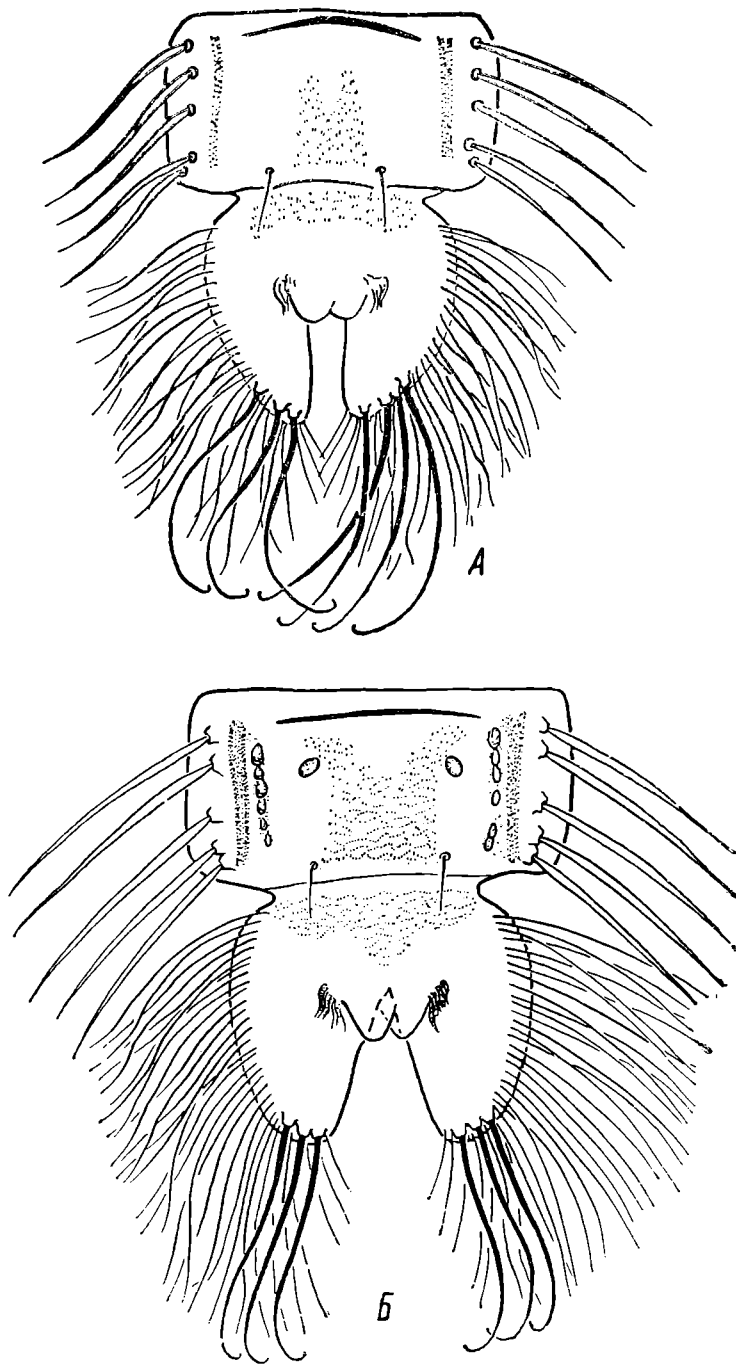


Рис. 4. VIII тергит и анальный плавник куколки. А — *Psectrocladius pancratovae*, Б — *Ps. litofilus*.

го края. Боковые края II—V тергитов с короткими волосковидными щетинками, на II—III их по 3, на IV—V по 4; на VI тергите по 4 разноразмерные щетинки, из них 1-я и 3-я всегда короткие волосковидные, 2-я и 4-я полые длинные; на VII—VIII по 4,5 LS.

Ложные куколочные ножки имеются близ заднего края IV—VI стернитов. Они состоят из 2 групп шипов: 1 короткого ряда длинных светлых игловидных с притупленными вершинами, направленными назад, и 2-й из них в межсегментальных складках 4—5 рядов более коротких светлых, вершинами, направленными вперед. Поля из очень мелких шипиков имеются на II—VIII стернитах, на II—VI шипы редко разбросаны близ боковых краев вдоль всего сегмента, на VII — от переднего края до середины сегмента, на VIII — лишь у переднего края.

На II стерните по 3 тонкие светлые щетинки с каждой стороны, на III—VII по 4, расположенные по 1 близ переднего и по 3 близ заднего края.

Длина анального плавника едва короче его ширины (рис. 4, А), лопасти развиты нормально, немного вытянуты. На каждой лопасти обычно 3, редко 2—4 длинных желто-коричневых вершинных и 20—45 светлых краевых щетинок. Длина вершинных щетинок немного больше длины плавника.

Самец. Длина тела 4—5,5 мм, крыла 2—2,8 мм. Комар темный. Основная окраска головы и груди желто-коричневая. Максиллярные щупики и жгут антенн черноватые. Переднеспинка, среднеспинка сверху и щиток затемнены. Скапус антенн, мезонотальные полосы, пятно на плечах, низ груди и заднеспинка коричневые или черно-коричневые. Ноги коричневые или желто-коричневые, бедра всех ног с внутренней стороны желтые. Крылья светлые, передние жилки, рукоятка радиальной жилки и промежуточный склерит светло-коричневые.

Голова. Теменных щетинок 6—12 с каждой стороны; клипеальных 10—13. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 57 (45—62), 132 (96—148), 130 (120—145), 186 (162—210). AR=1.7—2.

Грудь. Переднеспинка латерально близ коксы с 5—8 щетинками, dl—6—12, pral—4—6, sc—4—9.

Ноги. Лапки передних ног с короткими волосками. BRP_I=1.8—2.5 LR=0.75—0.78. Голени всех ног с 1 длинной (50—80 мкм) шпорой, кроме этой шпоры на голени средней и задней ноги может быть развита очень короткая (6—8 мкм) наружная шпора. В гребешке t₃ 13—14 игловидных зубцов. Та₁₋₂ P_I без шипов близ вершины, Та₁₋₂ P_{II} и P_{III} с 2 шипами. Эмподий и пульвиллы обычные.

Длина члеников ног (n=5), мкм:

	f	t	Ta ₁	Ta ₂	Ta ₃	Ta ₄	Ta ₅
	675	775	579	382	302	180	115
P _I	(610—705)(752—812)	(576—590)	(370—396)	(298—307)	(168—200)	(120—135)	
	687	724	360	226	158	116	105
P _{II}	(655—725)(663—734)	(355—367)	(210—234)	(150—163)	(110—125)	(95—120)	
	792	880	508	326	240	151	114
P _{III}	(784—810)(870—900)	(495—520)	(309—352)	(238—243)	(142—165)	(105—135)	

Крыло. Поверхность крыла с густо расположенной мелкой точечной скульптурой. На крыловой чешуйке 22—35 щетинок. Базальная половина R₁ покрыта темными щетинками. R₂₊₃ впадает в край крыла в передней половине между вершинами R₁ и R₄₊₅. Рукоятка радиальной жилки с 1 щетинкой.

Гениталии (рис. 5, А—В; 6, А) с хорошо развитым (32—36 мкм)

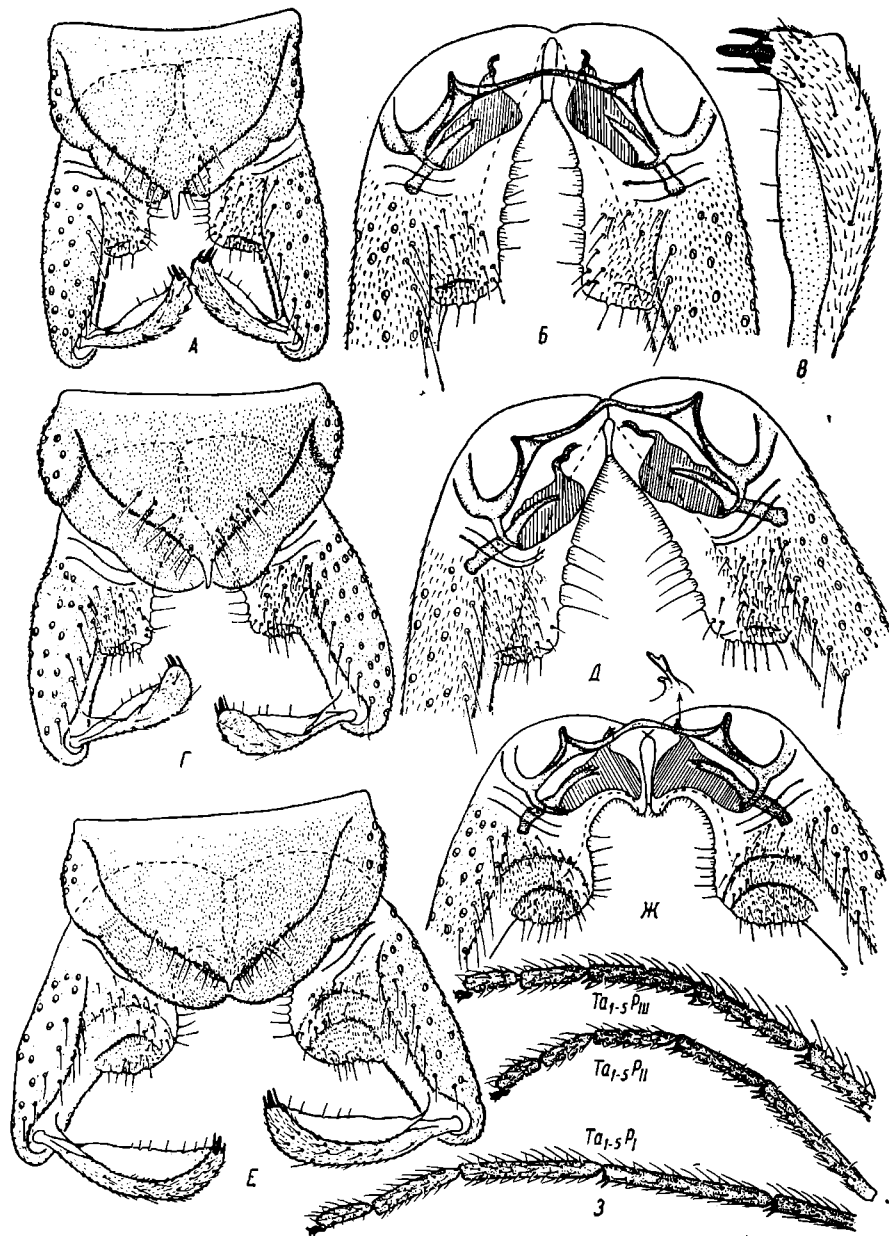


Рис. 5. Гениталии самца. А—В — *Psectrocladius pancratovae*, Г, Д — *Ps. litofilus*, Е—З — *Ps. nevalis*; А, Г, Е — общий вид гениталий, Б, Д, Ж — гонококситы с внутренней лопастью и аподемы гениталий, В — гоностиль, З — лапки ног с шипами; $Ta_{1-5} P_{I-III}$ — членики лапки передней, средней, задней ноги.

голым X тергитом шириной 7—9 мкм, его вершина значительно не достигает уровня заднего края внутренней лопасти гонококсита. IX тергит широкий, постепенно сужается к заднему краю, близ основания X тергита с каждой стороны 5—8 щетинок (28—39 мкм). Внутренняя лопасть гонококсита неширокая (49—52 мкм), почти прямоугольная,

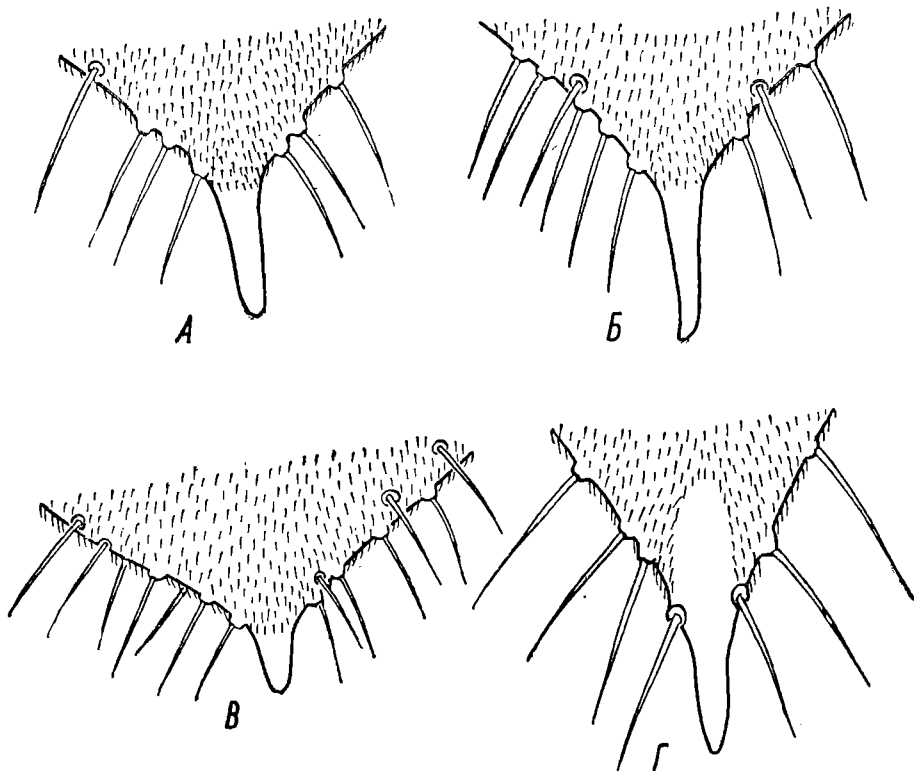


Рис. 6. Задний край IX и X тергитов самца. А — *Psectrocladius pancratovae*, Б — *Ps. litofilus*, В — *Ps. nevalis*, Г — *Ps. barbimanus*.

ее внутренний край слабо изогнут и глубоко вдается внутрь гонококситы, образуя узкую вырезку. Гоностиль равномерно покрыт микротрихиями и редко разбросанными макротрихиями, нижний наружный край близ его вершины с небольшим голым тупоугольным выступом, вентральный внутренний край с 3—4 прямыми светлыми щетинками. На вершине гоностили крупный желтокоричневый штифт, по обе стороны от него по 1 шипу разного размера и формы. Гоностиль в 2—2.2 раза короче гонококситы.

Вид хорошо опознается по личинке и самцу. Для личинки характерна окраска головной капсулы (коричневая), число лопастей S_I (10—15) и строение срединных зубцов лабиума (узкие). Самец отличается строением гениталий.

З а м е ч а н и е. Наше переописание личинки, куколки и самца в основном согласуется с первописанием [1], но оно значительно дополнено, и снабжено детальными рисунками. *Ps. tadshikistanicus* Achrogov сводится нами в синонимы.

При описании *Ps. pancratovae* Ф. А. Ахроровым [1] допущены следующие неточности. Личинка: длина коронарного шва 80—100 мкм, а не 11 мкм; на клипеусе имеются только 2 пары щетинок, а не 3; близ переднего края лабрума расположены очень короткие штифтообразной формы задние щетинки (S_{IV}), а не дистальная часть клипеуса несет пару одночленистых штифтов; передние щетинки (S_I) лабрума расщеплены на 10—15 лопастей, а не на 5—6; по обе стороны от S_I — S_{IV} имеется по 10—11 разноразмерных хетондов, а не 4—5; премандибула с

1 вершинным зубцом, а не с 2 закругленными боковыми зубцами около вершинного; на вершине щупика максиллы 6 разноразмерных светлых сенсилл, а не 4; срединных зубцов лабиума 2, а не 1; в кисточке на подставке 5 длинных желто-коричневых и 2 более коротких тонких светлых щетинки, а не 5, как указано для *Ps. tadshikistanicus*.

Куколка: длина экзuvia 4.4—6 мм, а не 3.5 мм или 8 мм; 2 лобные вентральные щетинки имеются, а не отсутствуют, как указано для *Ps. tadshikistanicus*; на II тергите крупная выпуклость близ заднего края покрыта сзади светлыми шипами, а не прозрачными щетинками; дорсальных щетинок на II—III тергитах по 4 пары, на VIII — 1 пара, а не по 5 пар.

Самец: максиллярные щупики 4, а не 5-члениковые; гоностиль в 2 раза короче гонококситы, а не в 3 раза; X тергит значительно не достигает уровня заднего края внутренней лопасти гонококситы, а не опускается ниже внутреннего угла придатка гонококситы, как указано для *Ps. tadshikistanicus*.

Вид близок к *Ps. fabricus* Zelentsov [3], однако по самцу, куколке и особенно личинке хорошо отличается от него:

признак	<i>Ps. pancratovae</i> Achrorov самец	<i>Ps. fabricus</i> Zelentsov
антенна	AR=1.7—2	AR=1.2—1.7
количество дорсальных щетинок срединки с одной стороны	dl=6—12	dl=12—18
средняя нога	Ta ₃ P _{II} без шипов	Ta ₃ P _{II} с 2 шипами
длина X тергита, мкм	32—36	45—65
гоностиль	к вершине с голым выступом	без выступа
куколка		
краевые щетинки VI тергита	2 волосковидные и 2 полые чередуются	4 полые
головная часть экзuvia	с округлыми бугорками	без бугорков
личинка		
окраска головной капсулы	коричневая, с зернистой и мелкой точечной скульптурой	желтая без зернистой скульптуры
sl лабрума	10—15 лопастей	5—7 лопастей
срединные зубцы лабиума	узкие, ширина одного срединного равна или едва шире 1-го бокового	широкие, ширина одного срединного в 2.1—2.5 раза шире 1-го бокового
бородки пластинок лабиума, мкм	из 4—8 волосков длиной 45—60	из 9—15 волосков длиной 66—90
анальные папиллы	короткие, едва превышают 1/2 длины подталкивателей	длинные, равны или едва короче длины подталкивателей

Описанный Ковнацким [10] из Афганистана (центр Гинду-Куш, провинция Бадахшан) по самцу и куколке *Psectrocladius* (*Ps.*) cf. *oligosetus* Wülk. сходен с *Ps. pancratovae* Achrorov, найденным Ф. А. Ахроровым [1] в пограничных озерах близ Афганистана. В описании самца *Ps. cf. oligosetus* Wülk. индекс AR=1.32, по нашим данным AR=1.7—2. Судя по приведенным размерам члеников в мкм, Ковнац-

кий рассчитал индекс антенн неправильно. Им взято отношение длины 14-го членика к общей длине 1—13-го, т. е. вместе со скапусом, тогда как общепринято при вычислении индекса скапус (1 членик) не учитывать. Если по данным Ковнацкого рассчитывать AR обычным способом, получатся идентичные цифры.

Распространение. Восточный Памир, оз. Зоркуль, оз. Большой Кукджигит, оз. Ранкуль, и р. Мукур-Чилаб, впадающая в оз. Зоркуль. Афганистан (центральная часть Гинду-Куша, провинция Бадахшан, близ с. Зебак), рукав р. Вардуя.

Личинки обитают в мелких стоячих или слабо проточных водоемах, встречаются и в прибрежье озер с глубинами от уреза воды до 3 м. Живут в домиках на камнях, покрытых илом, на слабо заиленном песке и илах с растительностью. В прибрежье озер возможно моноциклический, вылет сильно растянут, с 18—20 июля до конца августа. В мелких остаточных водоемах дициклический, вылет 1-й генерации с 13—16 июня по 15 июля, 2-й — с августа по 15 сентября. Найден на высоте 2000—4126 м над ур. м.

***Psectrocladius (Ps.) litofilus* Achrorov**

Syn.: *Ps. acatovae* Achrorov, 1977:548—549.

Личинка IV возраста. Длина тела 5—7.5 мм. Ширина головной капсулы 390—435 мкм. Очень сходна с *Ps. pancratovae* Achrorov.

Отличия: тело зеленое, головная капсула желтая или коричневатожелтая; наибольшая ширина фронтального склерита 180—210 мкм, длина его щетинок 105—200 мкм. Длинная ветвь сенсиллы 1-го членика антенны короткая, равна 2-му и 3-му членикам, взятым вместе, или достигает середины 4-го членика (рис. 7, Б, В). $AR=2-2.5$. Длина члеников антенны, ($n=15$) мкм: 90—108, 18—21, 9—10, 7—8, 6—7. S_1 расщеплены по переднему краю на 5—9 длинных разноразмерных лопастей (рис. 7, Г). Вершинный зубец премандибулы более широкий и слабо загнут (рис. 7, Д). Длина вершинного зубца мандибулы (рис. 7, Е) почти равна общей ширине основания 3 зубцов, взятых вместе (длина вершинного 30 мкм, остальных 35 мкм). Светлый склерит заднего наружного угла максиллы более узкий (рис. 7, Ж); поле внутреннего переднего угла максиллы, состоит из многочисленных бугорков (рис. 7, З). Срединные зубцы лабиума широкие, иной формы (рис. 7, И); ширина одного срединного зубца в 1.8—2 раза больше ширины основания 1-го бокового; бородки пластинок из 7—10 коротких (30—45 мкм) волосков. Расстояние «Z» 325—375 мкм.

Куколка. Длина экзувия 4.5—5.5 мм. Орган дыхания длиной 365—470 мкм, лобные вентральные щетинки 155—195 мкм. Сходна с *Ps. pancratovae* Achrorov. Отличия: окраска головогруды и брюшка экзувия коричневатая или черноватая; шипы, покрывающие брюшные тергиты, черноватые или черные; поля из очень мелких шипиков на II—VIII тергитах занимают большую площадь близ передних краев и плотность этих шипиков выше (рис. 3, Б). Число шипов в парных группах — «щетках» варьирует: на IV тергите 1—12, на V — 4—18, на VI — 5—35. На каждой лопасти анального плавника 3 или редко 4 вершинных и 33—52 краевых щетинки (рис. 4, Б).

Самец. Длина тела 3.5—4.3 мм, крыла 2.2—2.8 мм. Основная окраска комара желтая. Скапус антенн коричневый, жгут черноватый. Максиллярные щупики черноватые. Мезонотальные полосы и низ груди желто-коричневатые. Щиток желтый. Заднеспинка коричневаточерная. Тергиты брюшка черноватые, стерниты светлые с черноватым пят-

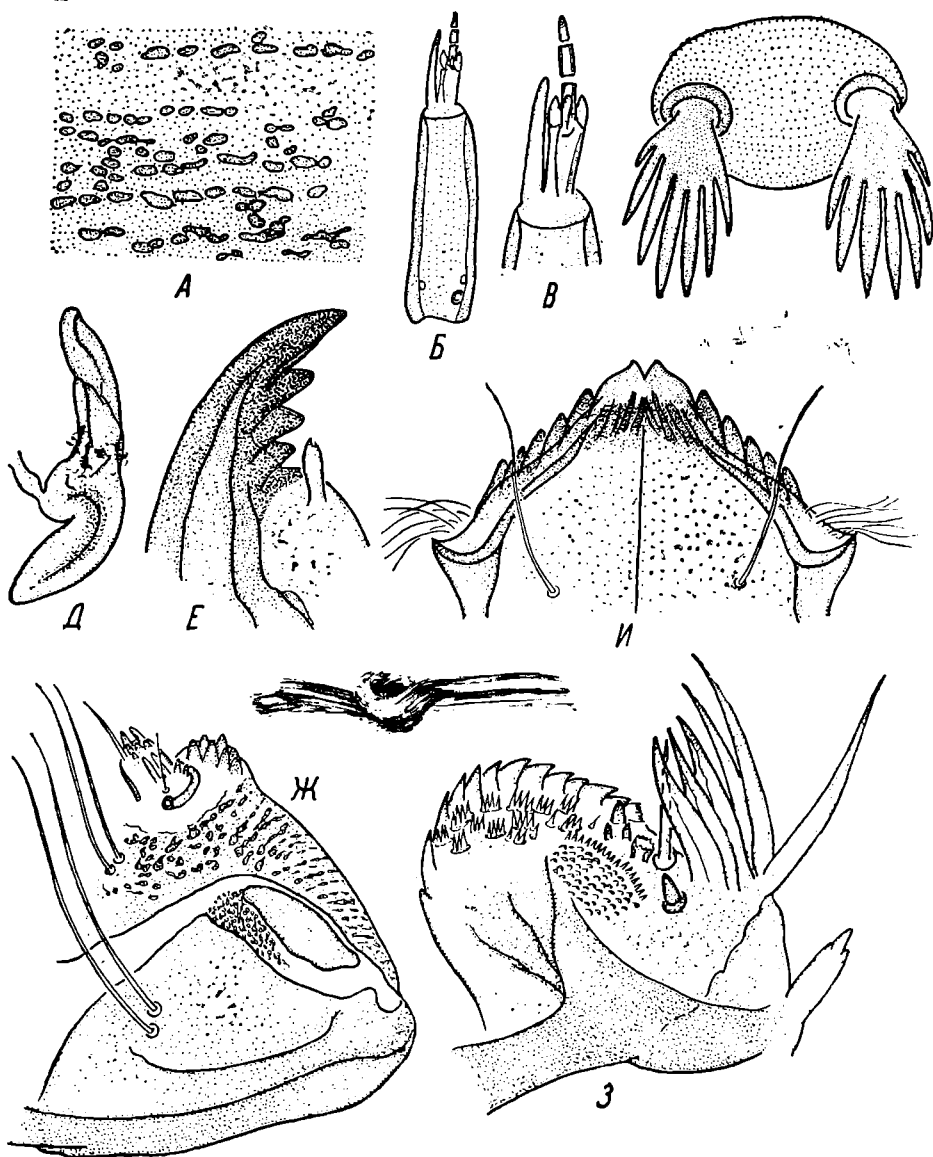


Рис. 7. Личинка IV возраста *Psectrocladius litofilus*. А — скульптура поверхности головной капсулы, Б, В — антенна, Г — передние щетинки лабрума, Д — премандибула, Е — вершина мандибулы, Ж — наружный край максиллы снизу, З — передний внутренний край максиллы сверху, И — лабиум.

ном в середине сегмента и вдоль боковых краев. Передние ноги коричневые, бедра с внутренней стороны желтые. Средние и задние ноги желтые, 4—5-й членики лапок коричневато-черноватые. Крыло светлое, передние жилки едва темнее остальных.

Голова. Теменных щетинок 10—17 с каждой стороны; клипеальных 9—18, расположены ближе к основанию клипеуса. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 68 (60—78), 153 (144—160), 154 (144—165), 194 (186—216). $AR=1.62-1.8$.

Грудь. Переднеспинка близ коксы с 7—17 латеральными щетинками; $dl-7-10$; $pral-5-6$; $sc-5-8$.

Ноги. $BRP_I=1.8-3$. $LR=0.73-0.8$ t_1 , t_2 и t_3 с 1 длинной (60—98 мкм) шпорой, на t_2 у некоторых особей имеется еще одна очень короткая наружная шпора (9 мкм). В гребешке t_3 15—19 зубцов. Ta_{1-2} R_{II} и R_{III} с 2 шипами близ вершины. Ta_3 R_{II} с 1 таким же шипом.

Длина члеников ног ($n=7$), мкм:

	f	t	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5
	921	1050	802	530	400	243	144
P_I	(852—972)	(984—1080)	(744—864)	(516—565)	(384—420)	(216—252)	(132—156)
	937	990	455	290	223	145	130
P_{II}	(875—996)	(924—1056)	(408—492)	(264—300)	(204—228)	(132—156)	(110—132)
	1047	1209	687	414	331	176	140
P_{III}	(960—1080)	(1140—1260)	(632—720)	(385—432)	(300—336)	(165—180)	(132—144)

Крыло. На крыловой чешуйке 25—36 щетинок. R_{2+3} впадает в край крыла почти в середину расстояния между R_1 и R_{4+5} . Базальная половина R_1 с 4—9 щетинками. Рукоятка радиальной жилки с 1—2 щетинками.

Гениталии (рис. 5, Г, Д; 6, Б) с хорошо развитым (32—45 мкм) го-лым узким (3—5 мкм) X тергитом. Близ его основания и по заднему краю IX тергита с каждой стороны 6—14 щетинок (27—45 мкм). IX тергит широкий, плавно сужается к X тергиту. Внутренняя лопасть гонококсит узкая (32—45 мкм), почти прямоугольная, ее внутренний край глубоко вдается в базальную часть гонококсит, образуя узкую длинную вырезку. Гоностиль на вершине с желто-коричневым штифтом, по обе стороны от него по 1 шипу разного размера и формы.

З а м е ч а н и е. Наше переописание личинки, куколки и самца в основном согласуется с первоописанием [1], но значительно дополнено и снабжено детальными рисунками. *Ps. acatovae*, описанный Ф. А. Ахоровым как новый, идентичен *Ps. litofilus* Achrogov и сводится в синонимы.

Вид по самцу, куколке и личинке близок к *Psectrocladius* (*Ps.*) *delatoris* Zelentsov [3], отличается от него рядом признаков:

признак	<i>Ps. litofilus</i> Achrogov	<i>Ps. delatoris</i> Zelentsov
	с а м е ц	
длина члеников максиллярного щупика, мкм	68, 153, 154, 194	52, 119, 134, 173
AR	1.62—1.8	1.5—1.65
sc	5—8	2—4
длина члеников ног P_I , P_{II} и P_{III} , мкм, (см. табл. наст. кн. и статью [3])	длинные	значительно короче

рукоятка радиальной жилки крыла	с 1--2 щетинками	с 1 щетинкой
длина X тергита, мкм	32—45	21—33
внутренняя лопасть гоноаксита	узкая	широкая
куколка		
длина экзuvia, мм	4.5—5.5	3.8—4.2
длина органа дыхания, мкм	365—470	318—408
щетинки на анальной лопасти плавника	3—4 вершинных и 52 краевых	3 вершинных и 25—36 краевых
личинка		
ширина головной капсулы, мкм	390—435	360—385
окраска головной капсулы и скульптура	желто-коричневая, с зернистой и мелкоточечной скульптурой (рис. 7, А)	светло-желтая, с мелко-точечной скульптурой
наибольшая ширина фронтального склерита, мкм	180—210	132—168
отношение ширины одного срединного зубца лабиума к ширине основания 1-го бокового	1.8—2	2—2.2

Распространение. Восточный Памир, оз. Зоркуль и сазовые водоемы близ оз. Сассыккуль, на высоте 3800—4126 м над ур. м.

Личинки обитают в литорали озер, остаточных и сазовых водоемах близ озер на глубине до 0.5—0.7 м, в обрастаниях на камнях, скоплениях нитчатых водорослей, илах с растительностью и слабо заиленном песке. Моноциклический. Вылет с 15 июля по 5 августа.

***Psectrocladius (Ps.) nevalis* Achrorov**

Личинка IV возраста. Длина тела 5—9.5 мм. Ширина головной капсулы 420—550 мкм. Тело зеленоватое, головная капсула темно-желтая или светло-коричневая с мелкой точечной и зернистой скульптурой (рис. 8, В). Близка к *Ps. pancratovae* Achrorov.

Отличие: наибольшая ширина фронтального склерита 180—225 мкм, длина его щетинок 115—195 мкм. Антенны составляют $\frac{1}{3}$ длины головы. $AR=2.5-3$ (рис. 8, А). Длина члеников антенны, мкм: 102—132, 18—21, 9—12, 8—10, 5—6. S_I расщеплены по переднему краю на 6—10 разноразмерных длинных лопастей (рис. 8, Б). Премандибула, как у *Ps. litofilus* Achrorov (рис. 7, Д). Длина вершинного зубца мандибулы равна общей ширине основания 2—3 зубцов или ширине основания 2-го и половине 3-го зубца (рис. 8, Г). Поле бугорков близ внутреннего угла максиллы, как у *Ps. litofilus* Achrorov (рис. 7, З). Срединные зубцы лабиума короткие, равны первым боковым или значительно короче их, иногда могут быть стерты до основания (рис. 8, Д, Е); бородачки пластинок лабиума из 10—15 волосков (30—63 мкм). Высота подставки кисточки 80—90 мкм, в кисточке 7 длинных одноразмерных щетинок (рис. 8, Ж). Расстояние «Z» 305—375 мкм.

Куколка. Длина экзuvia 4.7—6.2 мм. Орган дыхания длиной 400—550 мкм, вся его поверхность густо покрыта мелкими светлыми шипиками (рис. 2, Г). Близка к *Ps. pancratovae* Achrorov.

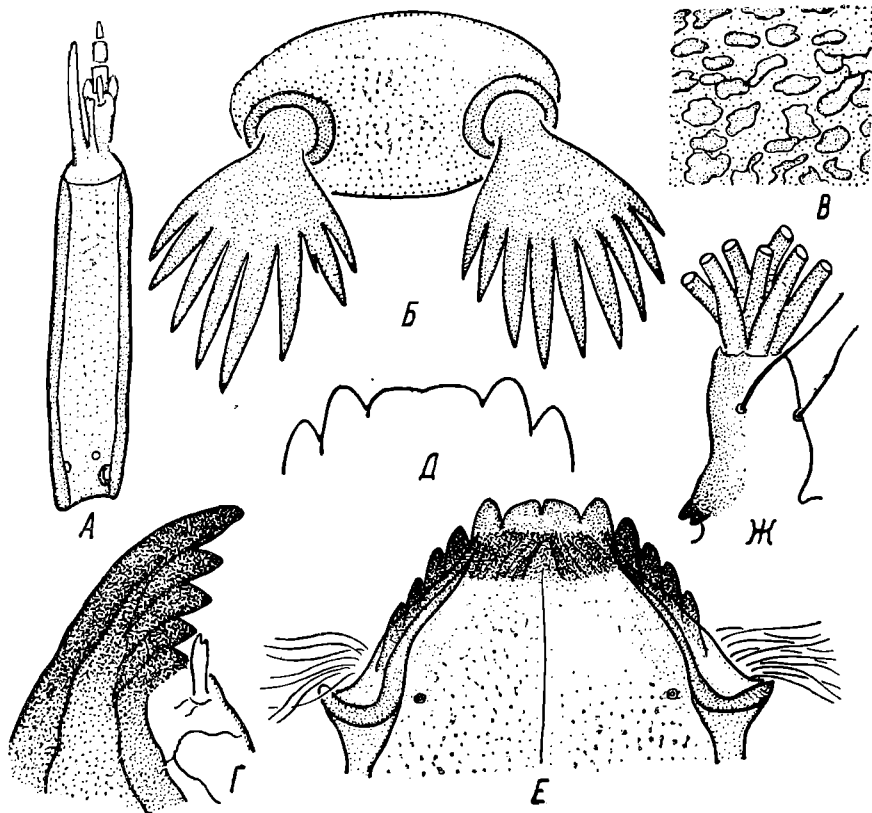


Рис. 8. Личинка IV возраста *Psectrocladius nevalis*. А — антенна, Б — передние щетины лабрума, В — скульптура поверхности головной капсулы, Г — вершина мандибулы, Д — срединные и боковые зубцы лабиума перед окукливанием личинки, Е — лабиум, Ж — подставка кисточки.

Отличие: орган дыхания широкий, одинаковой ширины по всей длине. Головогрудь и брюшко экзувия светлые, вдоль боковых краев II—VIII тергитов без желтой или светло-коричневой полосы; длина вентральных лобных щетинок 150—270 мкм; поля очень мелких шипиков на VII и VIII тергитах занимают большую площадь и иной конфигурации (рис. 9, А; 10, А). Число шипов в парных группах — «щетках» варьирует: на IV тергите 1—6, у некоторых особей редуцированы, на V — 2—10, на VI — 4—18. Боковые края VIII тергита с каждой стороны обычно с 7, редко 6—8 полыми длинными щетинками (рис. 10, А). Ширина анального плавника значительно больше его длины, на каждой лопасти 5—6 вершинных и 55—80 краевых щетинок; длина вершинных щетинок немного короче длины плавника (540:600 мкм).

Самец. Длина тела 3.2—5.8 мм, крыла 2.1—3.1 мм. Голова и грудь желтые. Максиллярные щупики и жгут антенн черноватые. Мезонотальные полосы, низ груди, пятно на плеврах, заднеспинка и скапус антенн темно-коричневые, почти черные. Щиток желтый или едва затемнен. Передние ноги коричневые или черно-коричневые, средние и задние — светло-коричневые. Тергиты брюшка черноватые, стерниты близ боковых краев и в середине с черноватым пятном. Передние жилки крыла, рукоятка радиальной жилки и промежуточный склерит светло-коричневые.

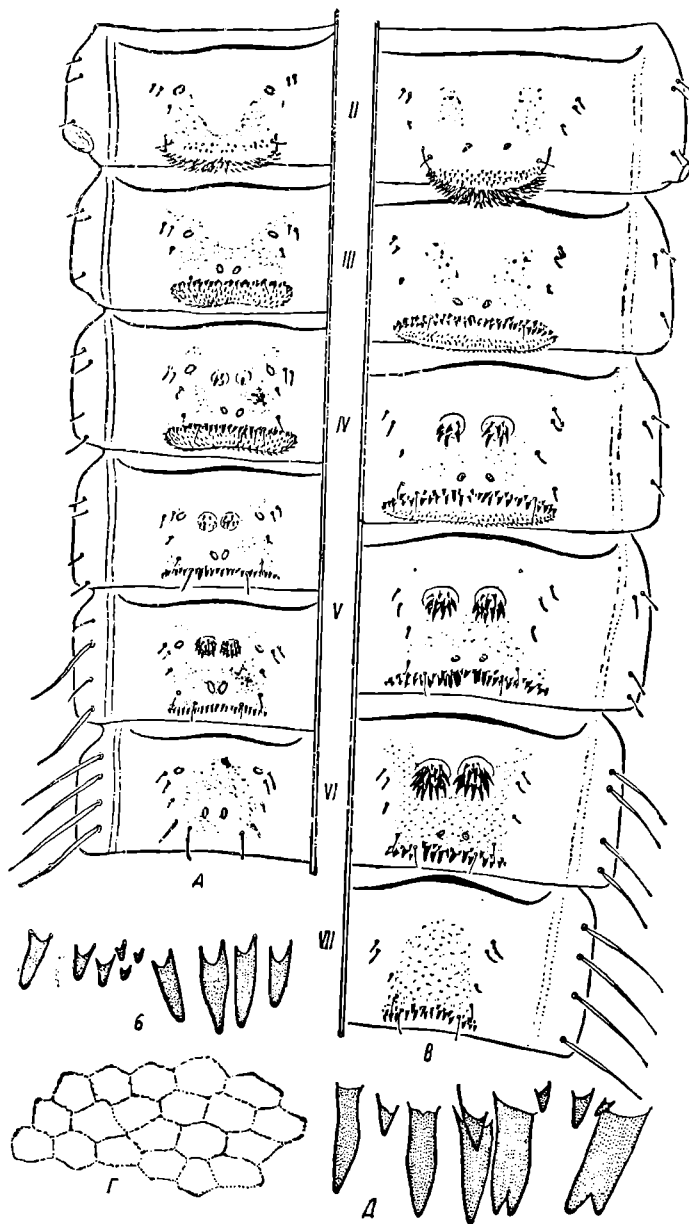


Рис. 9. Куколка. А, Б — *Psectrocladius nevalis*, В — Д — *Ps. barbimanus*; А, В, — II—VII — тергиты, Б, Д — шны в полосе близ заднего края III—VI, III—VII тергитов, Г — сетчатая скульптура поверхности брюшка.

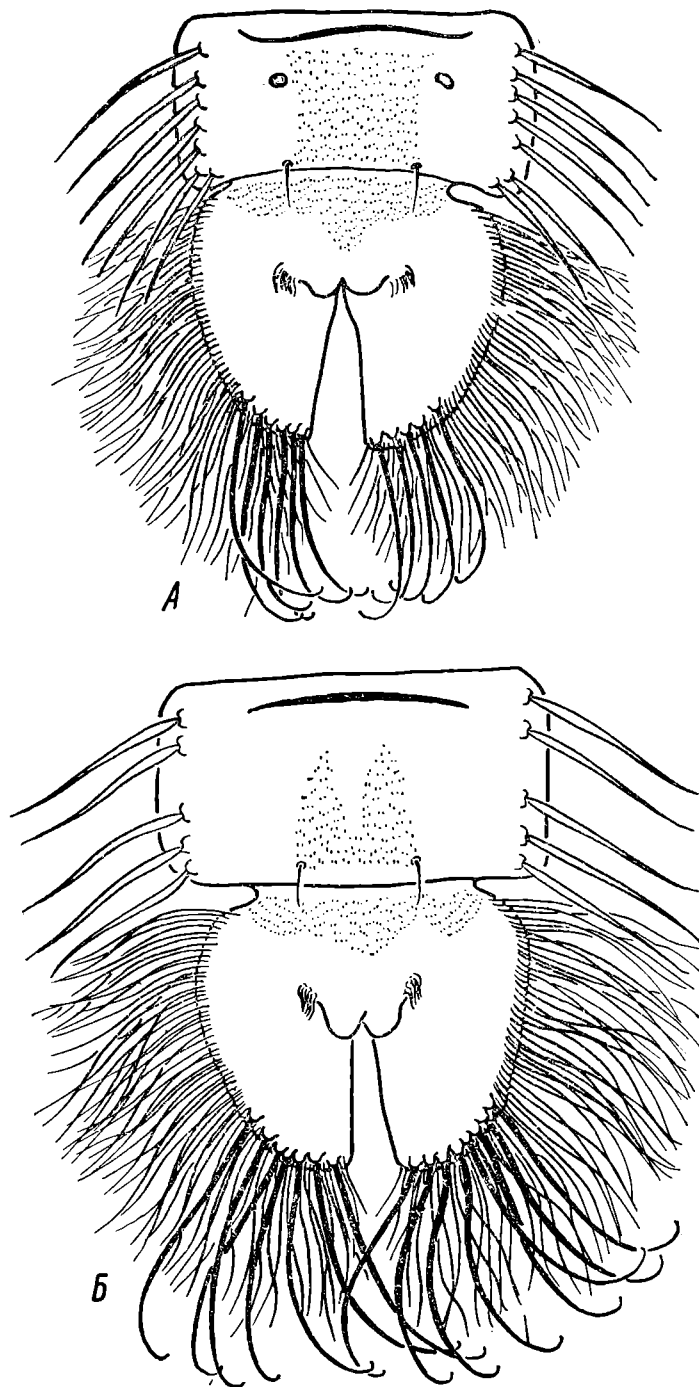


Рис. 10. VIII тергит и анальный плавник куколки. А — *Psectrocladius nevalis*, Б — *Ps. barbimanus*.

Голова. Теменных щетинок 7—15 с каждой стороны; клипеальных 12—25, расположены полукругом к основанию клипеуса. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 58 (50—65), 115 (90—132), 143 (126—156), 195 (174—220). $AR=1.4-1.72$.

Грудь. Переднеспинка близ коксы с 4—10 щетинками; $dl-7-12$; $pral-4-8$, $sc-1-7$.

Крыло. На крыловой чешуйке 30—52 щетинки. Базальная половина R_1 покрыта темными щетинками. R_{2+3} впадает в край крыла почти в середине расстояния между вершиной R_1 и R_{4+5} . Рукоятка радиальной жилки с 1—2 темными щетинками.

Ноги. $BRP_I=1.2-1.8$. $LR=0.7-0.75$. t_1 , t_2 и t_3 с 1 длинной шпорой (50—90 мкм), редко на t_2 и t_3 может быть едва развита короткая (12—18 мкм) наружная шпора. Ta_1 P_I с 2 шипами близ вершины (45—48 мкм), такие же шипы 1 или 2 могут быть развиты на Ta_2 P_I (рис. 5, 3). Ta_{1-2} P_{II} с 2 шипами (45—50) близ вершины Ta_{1-3} P_{III} с 2 такими же шипами (рис. 5, 3). В гребешке t_3 14—17 зубцов.

Длина члеников ног ($n=15$), мкм:

	f	t	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5
	900	1038	755	420	372	255	168
P_I	(720—1105)	(840—1260)	(600—890)	(372—530)	(312—420)	(205—290)	(144—190)
	916	997	452	278	234	160	150
P_{II}	(732—1056)	(795—1200)	(360—540)	(240—325)	(175—276)	(134—195)	(132—168)
	998	1187	640	396	300	185	162
P_{III}	(780—1140)	(960—1440)	(515—768)	(300—445)	(252—350)	(145—320)	(132—190)

Гениталии (рис 5, Е. Ж; 6, В) с очень коротким (15—24 мкм) голым X тергитом, близ его основания и по заднему краю IX тергита с каждой стороны 6—14 щетинок (18—45 мкм). IX тергит широкий, плавно сужается к заднему краю. Внутренние лопасти гонококситов крупные, полукруглой формы, в базальной части гонококсита внутренняя лопасть плавно полукругом изгибается внутрь и заканчивается клювовидным тупым выступом, от которого далее глубоко врезается в основание гонококсита и образует узкую длинную вырезку. Гоностиль почти в 2 раза короче конококсита, на вершине с желто-коричневым штифтом, по обе стороны от него по 1 шипу разного размера и формы.

Замечание. Личинка описывается впервые. Наше переописание куколки и самца значительно расширено, снабжено детальными рисунками.

В первоописании куколки и самца [1] имеются следующие неточности: куколка на передней части груди с 6 Oth , а не 8; число шипов в парных группах — «щетках» на IV тергите до 6, на V до 10, на VI до 18, а не до 10 на IV, до 17 на V и до 40 на VI тергите. Самец: вершины t_1 и t_2 с 1 длинной шпорой, а не с 2; задний край IX тергита с каждой стороны с 6—14 щетинками, а не с 2—3; гоностиль почти в 2 раза короче гонококсита, а не в 2.5 раза.

Распространение. Восточный Памир, остаточные водоемы у оз. Зоркуль и Яшилкуль, сазовые водоемы у оз. Сассыкуль, на высоте 3734—4126 м над ур. м.

Личинки в стоячих и слабо проточных мелких водоемах, на илах и слабо заиленных песках с водной растительностью, в скоплениях нитчатых водорослей. Домики боченкообразной формы, как у *Psectrocladius obivius* (Walk.) [2]. Дицикличен. Вылет 1-й генерации с 28—30 июня по 16 июля, 2-й с 5 по 30 августа.

Syn.: *Ps. armatus* Andersen, 1937: 55—60 (no: Wülker [13]); *Ps. dispar* Achrorov, 1977: 545, *pamirica* Achrorov, 1977: 546—547; *zernovi* Achrorov, 1977: 547; *goetghebueri* Achrorov, 1977: 547—548; *symbiotica* Achrorov, 1977: 548.

Имаро: Edwards, 1929:333; Goetghebuer, 1932:64; 1950: 151—152; Andersen, 1937: 58—60 (*armatus*); Wülker, 1956: 18—19, Ахоров, 1977: 545—548 (*dispar*, *pamirica*, *zernovi*, *goetghebueri*, *symbiotica*).

Куколка. Andersen, 1937: 58 (*armatus*); Thienemann, 1937: 4—6; 1944: 584; Wülker, 1956: 19; Панкратова, 1970: 225; Ахоров, 1977: 545—547 (*dispar*, *pamirica*, *zernovi*, *goetghebueri*, *symbiotica*).

Личинка. Andersen, 1937: 56—58 (*armatus*); Thienemann, 1937: 4—6; 1944: 629; Черновский, 1949: 113; Wülker, 1956: 19; Панкратова, 1970: 224—225, Ахоров, 1977: 546—547 (*pamirica*, *zernovi*, *goetghebueri*).

Личинка IV возраста. Длина 6—12 мм. Ширина головной капсулы 360—500 мкм. Тело серовато-зеленое. Головная капсула светло-желтая с мелкой точечной и зернистой скульптурой (рис. 11, А). Близка к *Ps. nevalis* Achrorov.

Отличие: головная капсула светло-желтая, длина коронарного шва 90—120 мкм. Длинная ветвь сенсиллы базального членика антенны равна 2—4 или 2—5 членикам, взятым вместе (рис. 11, Б). Длина члеников антенны, мкм: 108—126, 18—21, 9—12, 8—9, 6. $AR=2.2-2.8$. S_1 лабрума расщеплены по переднему краю на 5—9 лопастей (рис. 11, В, Г). Длина вершинного зубца мандибулы почти равна общей ширине основания 2—4 или 2—3 зубцов (рис. 11, Д). Передний внутренний угол максиллы, кроме 6 длинных разноразмерных хетоидов имеет 5—7 более коротких (рис. 11, Е). Вершины срединных зубцов лабиума едва выше или на одном уровне с первыми боковыми (рис. 11, Ж), бородки пластинок из 5—9 волосков (35—65 мкм). Анальные папиллы пальцевидные (рис. 11, З, И, Л), значительно превышают половину длины подталкивателей. Высота подставок 90—115 мкм (рис. 11, К). Расстояние «Z» 340—375 мкм.

Куколка. Длина экзuvia 4.5—8 мм. Длина органа дыхания 450—660 мкм. Головогрудь светло-коричневая, брюшко светлое или коричневатое с желто-коричневыми полосами близ боковых краев. Сходна с *Ps. nevalis* Achrorov. Отличие: орган дыхания за исключением вершины покрыт мелкими шипиками (рис. 2, Д) поверхность головогруды и брюшка с тонкой сетчатой скульптурой (рис. 9, Г), длина лобных вентральных щетинок 170—240 мкм. Число шипов в парных группах — «щетках» варьирует: на IV тергите 1—8, на V — 4—18, на VI — 6—25. Близ заднего края III—VII тергитов имеется полоса из крупных шипов, расположенных в 1—2 ряда (рис. 9, В, Д). Боковые края VI—VII тергитов с 4 полыми длинными краевыми щетинками, на VIII их 5, редко 6—7 (рис. 9, В; 10, Б). На каждой лопасти анального плавника 50—103 светлых краевых и 5—8, редко 9—10, желто-коричневых вершинных щетинок.

Самец. Длина 4—6 мм, крыла 3—3.7 мм. Основная окраска головы и груди желтая или желто-коричневая. Жгут антенн и максиллярные щупики черноватые. Переднеспинка и среднеспинка сверху затемнены. Скапус антенн, мезонотальные полосы, пятно на плеврах, низ груди и заднеспинка темно-коричневые, почти черные. Щиток едва или сильно затемнен. Жужжальца желтые или черноватые. Ноги темно-коричневые, почти черные, бедра с внутренней стороны желтые. Крыло светлое, передние жилки, рукоятка радиальной жилки и промежуточ-

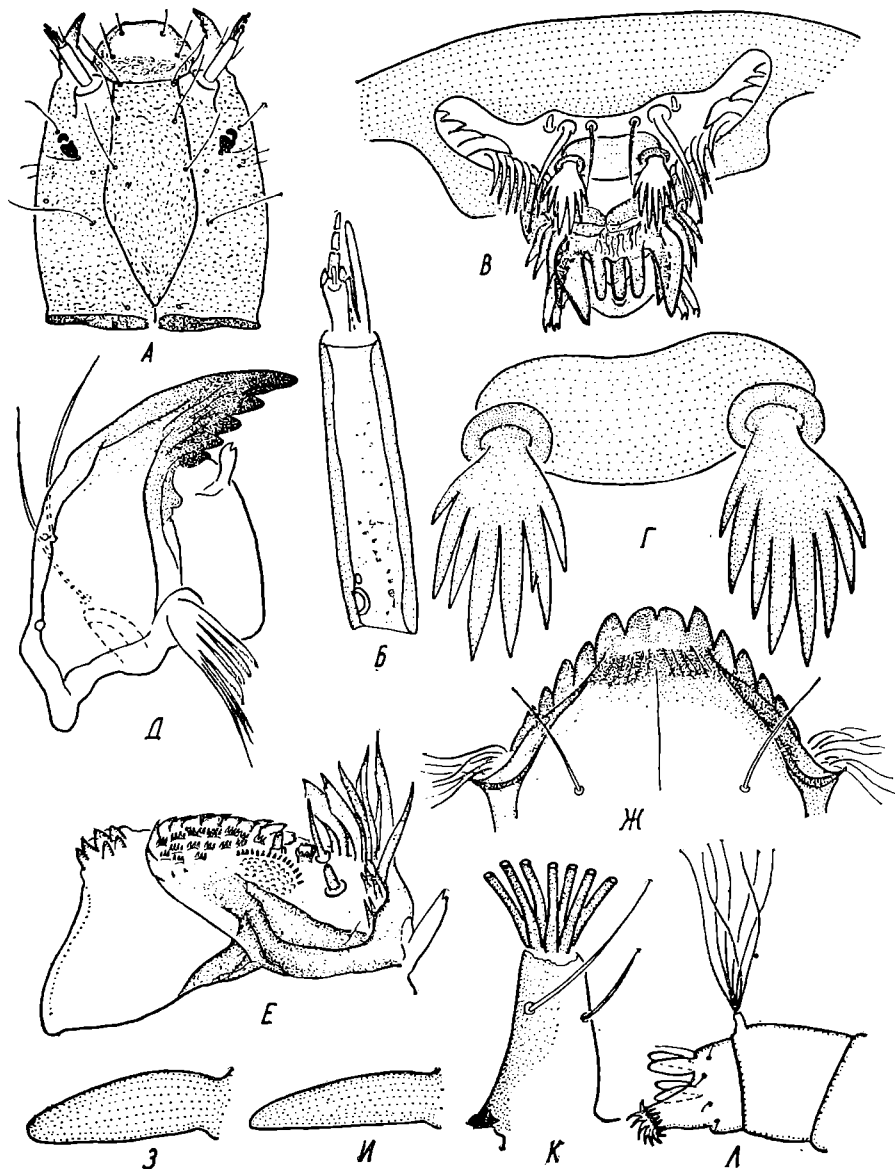


Рис. 11. Личинка IV возраста *Psectrocladius barbimanus*. А — голова сверху, Б — антенна, В — лабрум и эпифаринкс, Г — передние щетинки лабрума, Д — мандибула, Е — максилла сверху, Ж — лабиум, З — дорсальная папилла, И — вентральная папилла, К — подставка кисточки, Л — задний конец тела.

ный склерит светло-коричневые. Тергиты брюшка черные, стерниты с темным крупным пятном разной конфигурации и узкой полосой близ боковых краев.

Голова. Теменных щетинок 10—19 с каждой стороны, клипеальных 11—21. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 75 (54—90), 147 (126—180), 179 (135—200), 220 (190—246). $AR=2.4-2.77$. Вершина антенны на рис. 12, В.

Грудь. Переднеспинка близ коксы с 10—17 щетинками. $dl=8-11$; $pral=4-7$, $sc=1-5$.

Ноги (рис. 12, Г, Д). Лапка передних ног с длинными волосками. $BRP_I=5-7$. $LR=0.7-0.75$. Голени всех ног с 1 длинной шпорой (75—120 мкм), редко на t_2 и t_3 может быть еще вторая наружная очень короткая (18—24 мкм) шпора. В гребешке t_3 20—25 зубцов. Ta_{1-3} P_{II} и Ta_{1-2} P_{III} с 2 шипами близ вершины (48—65 мкм), редко на Ta_3 P_{III} может быть 1—2 таких же шипа.

Длина члеников ног ($n=10$), мкм:

	f	t	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5
	1134	1272	931	517	487	327	190
P_I (1008—1284)	(1128—1380)	(792—1008)	(432—576)	(360—516)	(300—360)	(180—204)	
	1166	1250	543	337	290	190	160
P_{II} (1080—1236)	(1165—1320)	(504—564)	(312—360)	(264—312)	(168—216)	(156—168)	
	1322	1488	773	467	400	223	180
P_{III} (1200—1480)	(1300—1560)	(720—924)	(420—504)	(348—456)	(192—250)	(156—192)	

Крыло (рис. 12, А, Б). На крыловой чешуйке 30—46 щетинок. R_{2+3} впадает в край крыла по середине расстояния между вершинами R_1 и R_{4+5} . Рукоятка радиальной жилки с 2—3 темными щетинками.

Гениталии (рис. 12, Е, Ж; 6, Г) с хорошо развитым узким голым Х тергитом, длиной 30—50 мкм, его вершина почти достигает уровня заднего края внутренней лопасти гоноксита. Передняя половина IX тергита широкая, задняя — треугольной формы, его задний край прямо переходит в Х тергит. Задне-боковые края IX тергита с 5—11 щетинками (30—60 мкм) с каждой стороны, срединная часть близ Х тергита без микротрихий. Внутренняя лопасть гоноксита широкая (65—78 мкм), ее угол в виде тупого выступа. Гоностиль в 2 раза короче гоноксита, нижний наружный край к вершинной части с голым узким килевидным выступом. На вершине гоностилья желто-коричневый штифт, по обе стороны от него по 1 шипу разного размера и формы.

Вид хорошо опознается по куколке и имаго. Для куколки характерно наличие полосы крупных шипов близ заднего края VII тергита, 4 краевых полых щетинок на VI сегменте и большого числа вершинных щетинок (5—10) на лопасти анального плавника. Для самца характерны индекс антенны ($AR=2.4-2.77$) опушение лапки передней ноги ($BRP_I=5-7$) и строение гениталий.

З а м е ч а н и е. Наше описание личинки, куколки и самца вполне согласуется с первоописанием [7] и диагнозами других авторов [1, 4—9, 11—13], но значительно расширено и снабжено детальными рисунками. По Андерсену [6] $LR=0.8$, по нашим данным $LR=0.7-0.75$. В диагнозе преимагинальных стадий, приведенных В. Я. Панкратовой [4], для куколки указаны довольно короткие плавательные щетинки анальных лопастей, по нашим данным они длинные и равны или едва короче вершинных. У личинки внутренняя щетинка мандибулы состоит не из 4 ветвей, а из 7. *Ps. pamirica*, *Ps. dispar*, *Ps. zernovi*, *Ps. goetghe-*

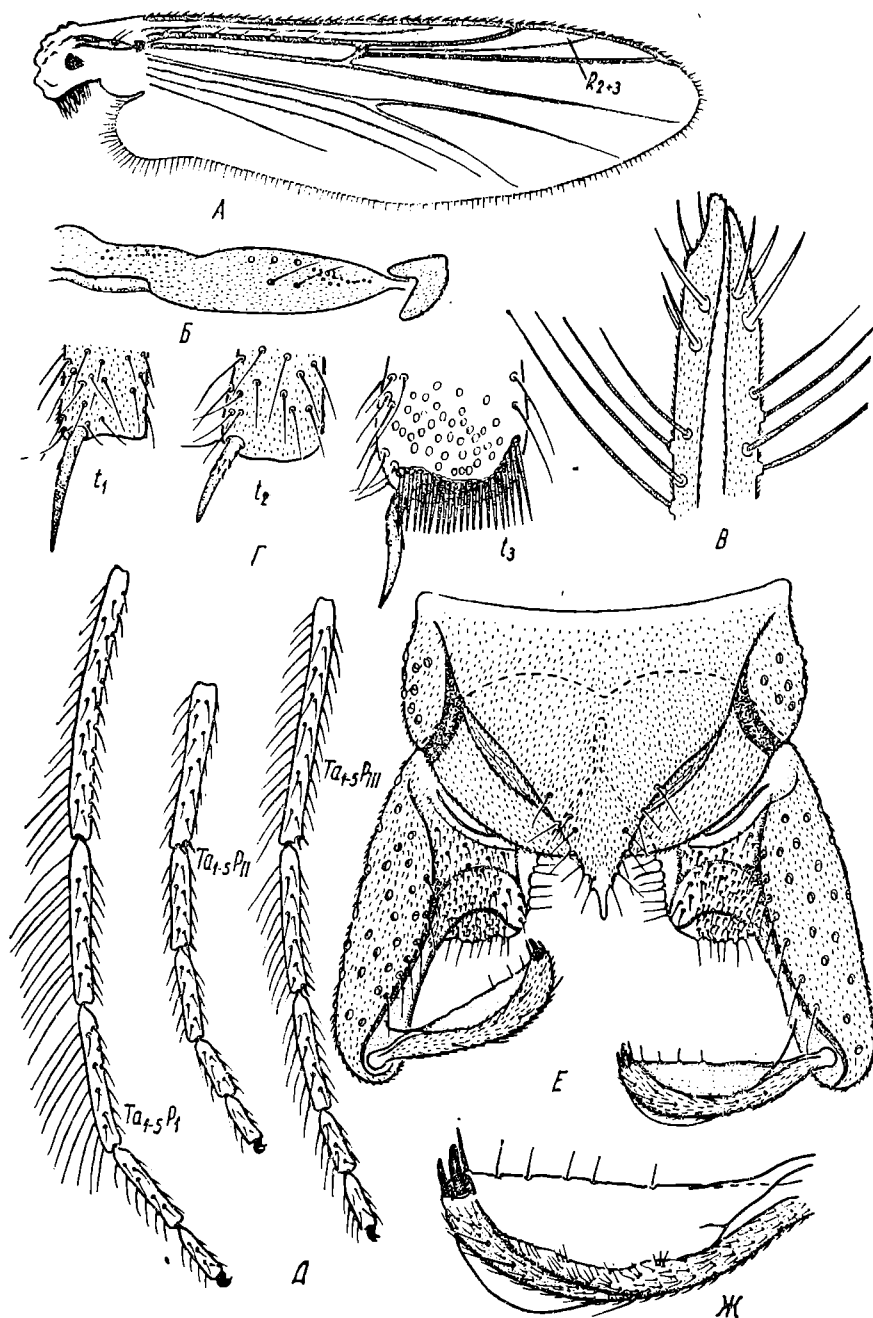


Рис. 12. Самец *Psectrocladius barbimanus*. А — крыло (общий вид), В — рукоятка радиальной жилки, В — вершина антенны, Г — вершина передней, средней и задней голени, Д — лапки ног, Е — гениталии, Ж — гоностиль; t_1 — передняя голень, t_2 — средняя, t_3 — задняя, $Ta_{1-5} P_{1-111}$ — членики лапки передней, средней, задней ноги.

bueri, *Ps. symbiotica*, описанные как новые Ф. А. Ахроровым, идентичны *Ps. barbimanus* Edw. При описании указанных видов Ф. А. Ахроров уделял основное внимание следующим признакам. Личинка: индекс антенн, число лопастей передних щетинок (St_1) лабрума, форма и окраска срединных зубцов лабиума, число шипов на выступе близ основания подставки кисточек и отношение длины подставки к ее ширине. Куколка: размеры органа дыхания, длина щетинок головогруды, количество шипов в срединных группах — «щетках», число полых краевых щетинок на VIII тергите и число краевых и вершинных щетинок на лопастях анального плавника. Самец: длина тела и окраска, наличие шпор на голених ног и передних члениках лапки, число щетинок близ заднего края IX тергита и отношение длины гоностиля к длине гоноксита.

Изучение голотипов и паратипов [1] показало, что все признаки у *Ps. barbimanus* Edw. варьируют в указанных для перечисленных видов пределах. Кроме того в описании куколки и самца имеются неточности. Куколка: на передней части груди близ органа дыхания имеется обычный (6 Oth) набор щетинок, характерный для подрода *Psectrocladius* s. str. Wülk. [3], а не 7, как указано для *Ps. dispar* и *Ps. pamirica*; лобные парные вентральные щетинки головогруды имеются, а не отсутствуют, как указано для *Ps. dispar*; максимальное число крупных шипов в парных группах — «щетках» на IV тергите 8, на V — 18, на VI — 25, а не 10—12 на IV, 21—28 на V, 30—37 на VI, как указано для *Ps. dispar*, *Ps. pamirica* и *Ps. goetghebueri*. Самец: задний край IX тергита с каждой стороны с 5—11 щетинками, а не с 2—3, как указано для *Ps. dispar* и *Ps. pamirica*; внутренняя лопасть обычно опускается ниже средней части гоноксита, а не выше, как указано для *Ps. pamirica*, *Ps. zernovi* и *Ps. symbiotica*; гоностил почти в 2 раза короче гоноксита, а не в 2—3 раза или едва короче гоноксита, как указано для *Ps. pamirica*, *Ps. zernovi*, *Ps. goetghebueri* и *Ps. symbiotica*; вершина гоностиля с желто-коричневым штифтом и по обе стороны от него по 1 шипу разной длины и формы, а не с 1—2 дополнительными бугорками или щетинками, как указано для *Ps. dispar*, *Ps. zernovi* и *Ps. symbiotica*.

Распространение. Англия, Гренландия, Исландия, Шведская Лапландия, Гольштиния, Альпы, Пиренеи [13]. В СССР известен из Закавказья (оз. Севан), для восточного Памира (оз. Зоркуль, оз. Булункүль и оз. Яшилкүль) указывается впервые.

Личинки обитают в литорали озер, сазовых и остаточных водоемах от уреза воды до 3 м. Живут в скоплениях нитчатых водорослей, на заиленных камнях, илах и илисто-песчаном грунте с остатками макрофитов. Моно — или дициклический. В литорали на глубине 1—3 м имеет 1 генерацию. Вылет очень растянут, с 15—20 июля по 20—25 августа. В мелких остаточных и сазовых водоемах, в прибрежье озер на глубине 0.2—0.8 м дициклический. Вылет 1-й генерации в июле, второй с 10—15 августа по 10 сентября. Второй раз завершает развитие лишь часть популяции.

На восточном Памире найден на высоте 3734—4126 м над ур. м. Просмотренный Вюлькером [13] материал выведения *Ps. barbimanus* Edw. из коллекций Бертранда свидетельствует о нахождении этого вида в Пиренеях на высоте до 2410 м над ур. м. А. А. Черновским [5] найден в Закавказье на высоте 1503 м над ур. м.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

Личинки IV возраста

- 1 (4). В кисточке подставки 5 длинных толстых и 2 более коротких тонких щетинки.
- 2 (3). Головная капсула коричневая, S_I расщеплены на 10—15 лопастей, ширина одного срединного зубца лабиума равна или едва превышает ширину основания 1-го бокового Ps. (Ps.) *pancratovae* Achrorov.
- 3 (2). Головная капсула желтая или желто-коричневая, S_I расщеплены на 5—9 лопастей, ширина одного срединного зубца лабиума в 1.8—2 раза больше ширины основания 1-го бокового Ps. (Ps.) *litofilus* Achrorov.
- 4 (1). В кисточке подставки 7 длинных толстых одноразмерных щетинок
- 5 (6). Головная капсула темно-желтая или желто-коричневая, срединные зубцы лабиума ниже 1-х боковых, в бородке пластинок лабиума 10—15 волосков Ps. (Ps.) *nevalis* Achrorov.
- 6 (5). Головная капсула светло-желтая, срединные зубцы лабиума равны или едва выше первых боковых, в бородке пластинок 5—9 волосков Ps. (Ps.) *barbimanus* Edw.

Куколки

- 1 (4). На каждой лопасти анального плавника 3 вершинных и 20—52 краевых щетинок, орган дыхания узкий (рис. 2, В).
- 2 (3). Брюшко экзувия светлое, поля из мелких шипиков на II—VIII тергитах маленькие (рис. 3, А) Ps. (Ps.) *pancratovae* Achrorov.
- 3 (2). Брюшко экзувия черноватое, поля из мелких шипиков на II—VIII тергитах большие (рис. 3, Б) Ps. (Ps.) *litofilus* Achrorov.
- 4 (1). На каждой лопасти анального плавника 5—8 вершинных и 50—103 краевых щетинок, орган дыхания широкий (рис. 2, Г, Д).
- 5 (6). Полоса крупных шипов близ заднего края VII тергита имеется, боковые края VI тергита с 4 полыми длинными щетинками, брюшко с тонкой сетчатой скульптурой (рис. 9, В, Г) Ps. (Ps.) *barbimanus* Edw.
- 6 (5). Полоса крупных шипов близ заднего края VII тергита отсутствует, боковые края VI тергита с чередующимися 2 короткими волосковидными и 2 длинными полыми щетинками, брюшко без сетчатой скульптуры Ps. (Ps.) *nevalis* Achrorov.

Самцы

- 1 (6). $Ta_{1-5} P_I$ с короткими волосками ($BRP_I=1.2-3$). AR не более 2.
- 2 (3). X тергит короткий (15—24 мкм), внутренняя лопасть гонококситы полукруглой формы (рис. 5, Е, Ж), $Ta_1 P_I$ с 2 шипами Ps. (Ps.) *nevalis* Achrorov.
- 3 (4). X тергит средней длины (32—45 мкм), внутренняя лопасть гонококситы почти прямоугольная (рис. 5, А, Б, Г, Д), $Ta_1 P_I$ без шипов.
- 4 (5). Комар темный, X тергит штифтообразной формы, шириной 7—9 мкм, гоностиль по нижнему краю близ вершины с тупоугольным выступом (рис. 5, А, В; 6, А) Ps. (Ps.) *pancratovae* Achrorov.

- 5 (6). Комар желтый, X тергит к вершине заострен, шириной 3—5 мкм, гоностиль близ вершины плавно округлен, без тупоугольного выступа (рис. 5, Г; 6, Б) Ps. (Ps.) *litofilus* Achrorov.
- 6 (1). Та₁₋₅ Р₁ с длинными волосками (BRP₁=5—7). AR>2 Ps. (Ps.) *barbimanus* Edw.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ахроров Ф. А. Новые виды рода *Psectrocladius* (Diptera, Chironomidae) с Памира и их метаморфоз. — Зоол. ж., 1977, т. 56, № 4, с. 538—549.
2. Зеленцов Н. И. Метаморфоз и биология *Psectrocladius obivius* (Walk.) и *Ps. simulans* (Joh.) (Diptera, Chironomidae) — В кн.: Биология и систематика пресноводных беспозвоночных. Ярославль, 1976, с. 103—128.
3. Зеленцов Н. И. К систематике рода *Psectrocladius* Kieff. — подрод *Psectrocladius* s. str. Wülk. (Diptera, Chironomidae). — В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980, с. 192—231.
4. Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomiade-Tendipedidae). Л., 1970, № 102, 344 с.
5. Черновский А. А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae (Chironomidae). М.; Л., 1949, № 31, 186 с.
6. Andersen F. Über die Metamorphose der Ceratopogoniden und Chironomiden Nordost-Grönlands. — Meddelfelser Grönland, 1937 Bd 116, N 1, S. 1—95.
7. Edwards F. W. British non-biting midges (Chironomidae). — Trans. Ent. Soc. London, 1929, vol. 77, N 2, p. 279—430.
8. Goetghebuer M. Dipteres (Nematocères). Chironomidae. IV, (Orthoclaadiinae, Corynoneurinae, Clunioninae, Diamesinae). — Faune de France, 1932, vol. 23, p. 1—204.
9. Goetghebuer M. Tendipedidae (Chironomidae). f) Subfamilie Orthoclaadiinae. — In: Lindner, Die Fliegen der Palaearktischen Region. Stuttgart, 1940—1950, Lief. 137, 144, 148, 152, 162 (13g), S. 1—208.
10. Kownacki A., Wojtusiak J., Zurek R. New and rare species of Rotatoria, Cladocera, and Chironomidae (Diptera) for the aquatic fauna of Afghanistan. — Acta Hyrobiol., 1976, vol. 18, N 3, p. 291—304.
11. Thienemann A. Arktische Chironomidenlarven und — puppen aus dem Zoologischen Museum Oslo. — Norsk Ent., 1937, t. 5, S. 1—7.
12. Thienemann A. Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthoclaadiinen (Diptera, Chironomidae). — Arch. Hydrobiol., 1944, Bd. 39; S. 551—664.
13. Wülker W. Zur Kenntnis der Gattung *Psectrocladius* Kieff. (Diptera, Chironomidae). — Arch. Hydrobiol., 1956, Suppl., 24, H. 1, S. 1—66.

САМКИ ХИРОНОМИД (DIPTERA, CHIRONOMIDAE). XXI

Настоящая работа продолжает наши исследования самок подсемейства Tanypodinae [1, 2] и содержит описание 3 видов.

Psilotanypus rufovittatus (v. d. Wulp.) (рис. 1)

Длина 2.0—2.8 мм, крыло — 2.0 мм. Светло-коричневая. Голова светлая, швы затылочного склерита слегка затемнены. Теменные щетинки разбросанные. Верхние края глаз вытянуты друг к другу. Антеннальное кольцо светлое со слабо затемненными 1—3 щетинками. Антенна 12—13 — члениковая (2—3 членики могут быть неполностью разделены), коричневая, 1-й членик иногда светлее остальных, с одной щетинкой или без щетинок. Последний членик не расширен в основании, на вершине вытянут в грифель, оканчивающийся щетинкой. Щетинки на члениках относительно короткие, ненамного превышают длину членика. В остальном хетом обычный для таниподин. Клипеус округлый со светлыми разбросанными щетинками. Тормы не затемнены. Максиллярные щупики 4 — члениковые, 1—3-й темно-коричневые, 4-й — светлее окрашен, 2-й — на 1/3 длиннее 1-го, 3-й — на 1/3 длиннее 2-го. На вершине 1-го членика с его медиальной стороны крупная пора.

Переднеспинка светлая, латерально с 12 светлыми щетинками. Среднеспинка с коричневыми полосами. Дорсомедиальные щетинки расположены в 1 неправильный ряд, дорсолатеральные — разбросано. Преалярных 10 щетинок, разного размера, супраалярная одна. Все щетинки обычные, кроме нескольких последних дорсомедиальных — они короткие, утолщенные, перистые. Щиток светлый, с 1 рядом щетинок. Предскутеллярное поле с несколькими щетинками. Постнотум и мезостернум коричневые, без щетинок.

Ноги светло-коричневые, со слабым затемнением на вершине голени и с коричневыми 1—4 члениками лапок. Передние голени с 1 шпорой, средние и задние с 2. Шпоры с 5—6 мелкими боковыми зубцами и массивным концевым зубцом. На средних голенях шпоры примерно равного размера, на задних — внутренняя на 1/3 больше наружной. Гребешок задней голени с 11 зубцами. 1—3 членики лапок средних и задних ног с шипами на дистальном конце. На передних ногах шип только на 1-м членике. Коготки лапок острые. Пульвиллы не развиты.

Крылья без пятен. Поверхность крыла голая. Щетинки только на жилках *Costa*, *R*, *R*₁, *R*₄₊₅. Эти же жилки более четкие. *Costa* заходит

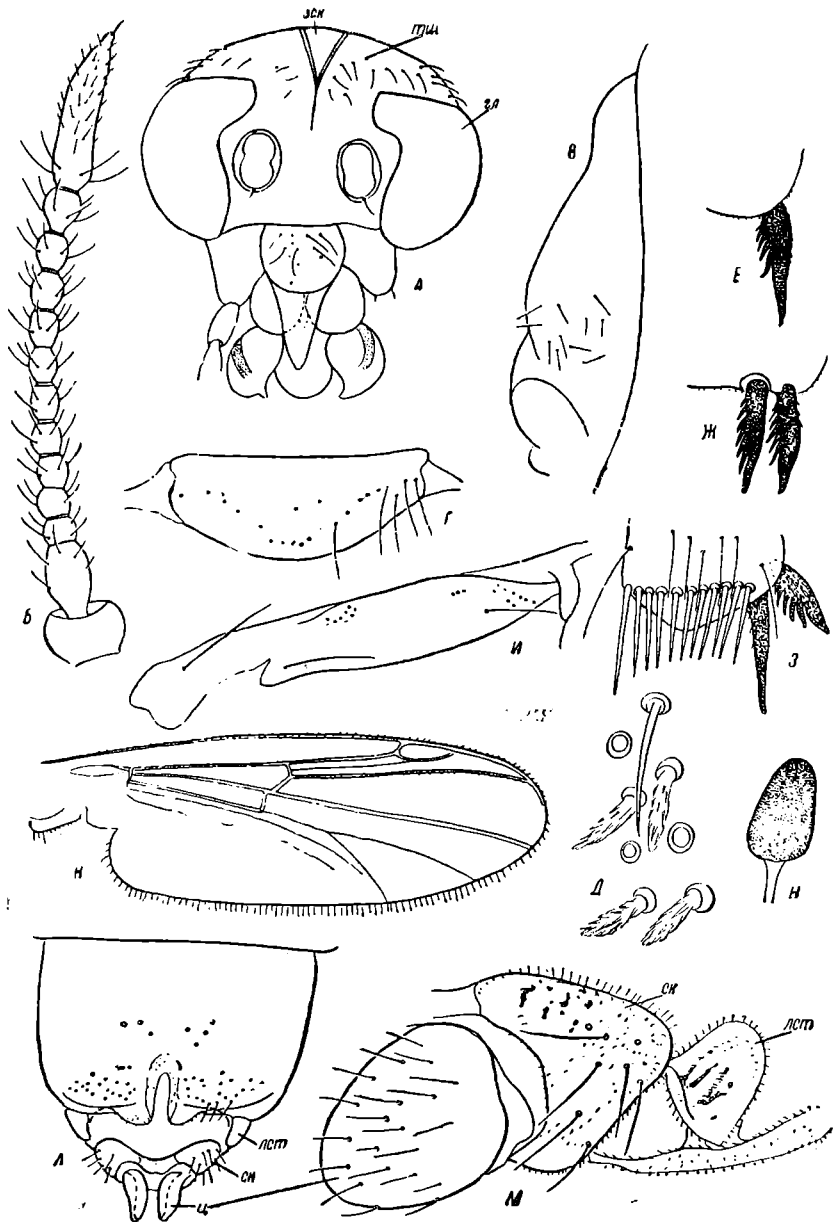


Рис. 1. *Psilotanypus rufovittatus*. А — голова спереди, Б — антенна, В — латеральная часть переднеспинки, Г — щиток, Д — дорсомедиальные щетинки, Е — шпора передней голени, Ж — шпоры средней голени, З — шпоры и гребешок задней голени, И — рукоятка радиальной жилки, К — крыло, Л — конец брюшка снизу, М — конец брюшка сбоку, Н — сперматека; г.л. — глаза, з.ск. — затылочный склерит, л.ст. — латеростернит, ск. — склериты 10-го тергита, т.щ. — теменные щетинки, ц. — церки.

за R_{4+5} более, чем на длину $g-m$. Стобелек $f-si$ равен примерно половине Cu_1 . Рукоятка R не затемнена, с обычными группами сспсилл в базальной, дистальной частях и посредине и с 3 щетинками, расположенными по одной в 3 местах рукоятки. Промежуточный склерит светлый. Крыловая чешуйка по краю со щетинками. Крыловая и грудная щетки светлые. Жужжальце светлое, с коричневатой ножкой, с рядом щетинок.

Брюшко коричневатое. 2—8-й тергиты по переднему краю с коричневой, более широкой посредине, полосой. На 1-м тергите коричневые пятна по бокам. Стерниты также с коричневой полосой по переднему краю, но посредине эта полоса прерывается. 1-й и 2-й стерниты без коричневых полос. Тергиты покрыты разбросанными щетинками, посредине щетинки расположены гуще. На стернитах щетинок меньше. На 1-м стерните щетинки отсутствуют, на 2—7-м по 1 ряду вдоль бокового края и разбросанной группой посредине. 8-й стернит светло-коричневый. Щетинки расположены редко посредине и густо вдоль заднего края. Сперматек 3, темно-коричневые, с бесцветными каналами, расширяющимися у основания сперматеки. Расположены в 7-й сегменте. Анодема (9-й стернит) светлая, ветви слегка затемнены, на концах расширены. Латеростерниты без щетинок, срослись с 9-м тергитом, не отличаются от него по окраске. 9-й тергит в виде светлой склеротизованной полосы. Склериты 10-го тергита с 8—12 светлыми щетинками. Постгенитальная пластинка широкая, светлая, посредине как бы раздвоена, покрыта шипиками. Церки светлые в виде продольно согнутой лопасти.

***Tanypus punctipennis* (Mg.) (рис. 2)**

Длина 4.5 мм, крыло — 3.5 мм. Коричневая. Голова коричневая, швы затылочного склерита слегка затемнены. Теменные щетинки расположены между глазами группой, за глазами — в 1 ряд. Верхние края глаз вытянуты друг к другу. Антенна 15-члениковая, коричневая. 1-й членик коричнево-черный, с несколькими щетинками. Антеннальное кольцо окрашено так же, как 1-й членик, с 4—5 щетинками. Клипеус темнокоричневый, постклипеус круглый, с разбросанными щетинками. Максиллярные щупики 4-члениковые, коричневые, последний членик слегка светлее предыдущих.

Грудь коричневая, окрашена довольно равномерно. Мезонотальные полосы немного темнее остальной поверхности. Щетинок на мезонотуме мало; дорсомедиальные отсутствуют, 12 дорсолатеральных щетинок расположены в 1 ряд, а перед ним разбросано 12—15 щетинок. Преалярных 10 щетинок, 3 передние с крупными теками, вокруг которых светлые пятна, вокруг остальных тек пятен нет. I супраалярная щетинка. Задние края медиальных полос раздвинуты и между ними находится светлый четко очерченный овальный участок (мезонотальная пластинка), густо покрытый мелкими щетинками. Предскутеллярное поле округлое, немного светлее окрашено. На его переднем крае несколько мелких щетинок. От светлого участка к щитку посредине проходит узкая слегка затемненная полоса, на которой расположены небольшие светлые пятна разнообразной формы, с витражеподобной перегородкой. Щиток с одним рядом щетинок с крупными теками, перед которым разбросанно расположены многочисленные щетинки с мелкими теками. Вокруг крупных тек светлые пятна. Постнотум коричневый, темнее щитка, щетинки отсутствуют. Мезостерум коричневый, без боковых полос.

Ноги коричневые, тазики и вертлуги всех ног темно-коричневые, бедра перед дистальным концом с коричневой персвязью. Такая же персвязь на базальном и дистальном концах голеней. На лапках затемнены дистальные концы 1—3-го члеников, 4—5-й членики полностью коричневые. Вершины голеней со шпорами. Шпоры со срединным массивным зубцом и 3 боковыми. Передние голени с 1 шпорой, средние и задние — с 2. На средних ногах наружная шпора на $1/3$ короче внутренней, на задних — разность в размерах шпор небольшая. Гребешок задних голеней однорядный, из 8 зубцов. Зубцы примерно равного размера, кроме наружного, который длиннее остальных на $1/3$. Коготки на лапках острые, с расширенным основанием. Пульвиллы отсутствуют.

Крыло коричневатое с коричневыми пятнами разной интенсивности. Окраска гораздо ярче, чем у самца. Поверхность крыла, кроме жилок, покрыта редкими макротрихиями. Их немного больше на вершине крыла. Ячейка R как бы разделена вдоль пополам. Более круп-

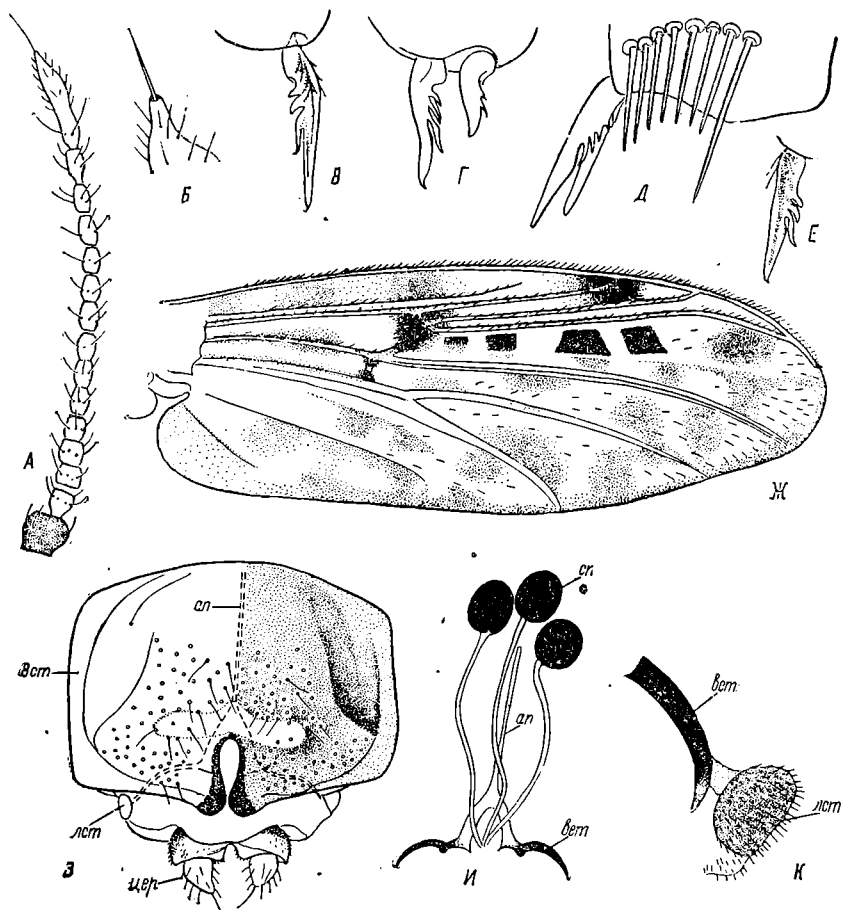


Рис. 2. *Tanypus punctipennis*. А — антенна, В — вершина 15-го членика, В — шпора передней голени, Г — шпоры средней голени, Д — шпоры и гребешок задней голени, Е — шпора голени, Ж — крыло, З — конец брюшка снизу, И — аподема и сперматека, К — латеростернит и ветвь аподемы; ап — аподема, вет — ветвь аподемы, лст — латеростернит, сп — сперматеки, 8 ст — 8-й стернит, цер — церки.

ные темные пятна на вершине R_1+R_2 , вокруг $r-m$, в базальной и дистальной частях $m-cu$ (посредине она светлее) и 4 пятна в передней части ячейки R . Пятое пятно у вершины ячейки окрашено светлее, так же, как остальные пятна крыла. Макротрихии многочисленны на $Costa$, Sc , R , R_1 , R_2 , R_3 , R_{4+5} , $r-m$, в базальной части M . Стеблек $f-cu$ примерно равен $1/5 Cu_1$.

Рукоятка R темно-коричневая с 2 группами сенсилл в базальной и дистальной частях и 2 группами щетинок: в дистальной части 4—5, в базальной—1. Крыловая и грудная щетки темно-коричневые. Жужжальце коричневатое, с одним рядом щетинок вдоль ножки и головки.

Брюшко коричневое, тергиты и стерниты одноцветные, покрыты щетинками. На тергитах щетинки расположены разбросанно, на стернитах следующим образом: на 1-м щетинки отсутствуют, на 2-м—ряд вдоль бокового края и 6 щетинок у заднего края, на 3-м—1 ряд щетинок вдоль бокового края и многочисленные щетинки посредине в задней половине, на 4-м—2 ряда вдоль бокового края стернита и более многочисленные в середине задней половины, на 5—7-м стернитах количество щетинок увеличивается и расположены они беспорядочно. 8-й стернит немного темнее предыдущих, в середине заднего края с вырезом. Перед вырезом широкая более светлая поперечная полоса. Бугры стернита не выражены. Щетинки расположены в задней половине, кроме лопастей, и перед светлой полосой. Лопасты выреза довольно вытянутые, покрыты мелкими шипиками. Аподема (9-й стернит) слабо окрашена, с черными ветвями. Сперматек 3, коричнево-черные, шаровидные, расположены на границе 7—8-го сегментов. Протоки сперматек бесцветные, узкие, длинные. 9-й тергит в виде узкой темно-коричневой дуги. Латеростернит сросшийся с 9-м тергитом, темно-коричневый, густо покрыт короткими шипиками, соединен с ветвью аподемы. Церки небольшие, покрыты щетинками и короткими шипиками, сидят на цоколях. (Возможно это редуцированный 10-й сегмент).

Clinotanypus nervosus (Mg.) (рис. 3)

Длина 4.5 мм, крыло—4.5 мм. Коричневая, массивная. Голова темно-коричневая с более темными швами затылочного склерита. Темные щетинки многочисленные, разбросаны. Щетинки расположены также на лобном поле перед вершиной затылочного шва. Верхние края глаз с небольшими выступами. Антенна 14-члениковая, темно-коричневая, 1-й членик черно-коричневый. Антеннальное кольцо окрашено так же. Последний членик у основания расширен. На 1-м членике несколько щетинок, на остальных—хетом, обычный для таниподин. Клипеус покрыт многочисленными щетинками. Максиллярные щупики 4-члениковые, темно-коричневые, последний членик окрашен светлее.

Переднеспинка коричневая со щетинками впереди и по бокам. Среднеспинка коричневая с черно-коричневыми мезонотальными полосами. Щетинки расположены неравномерно по всей поверхности. На полосах щетинки отсутствуют. За медиальными полосами вдоль средней линии затемненная узкая полоса, на которой бессистемно расположены светлые пятна разного размера. Вокруг полосы мелкие шипики, щетинок нет. Такие же шипики, и крупнее, более редко расположены между щетинками. Щиток темно-коричневый, относительно узкий, покрыт многочисленными разбросанными щетинками. Постногум

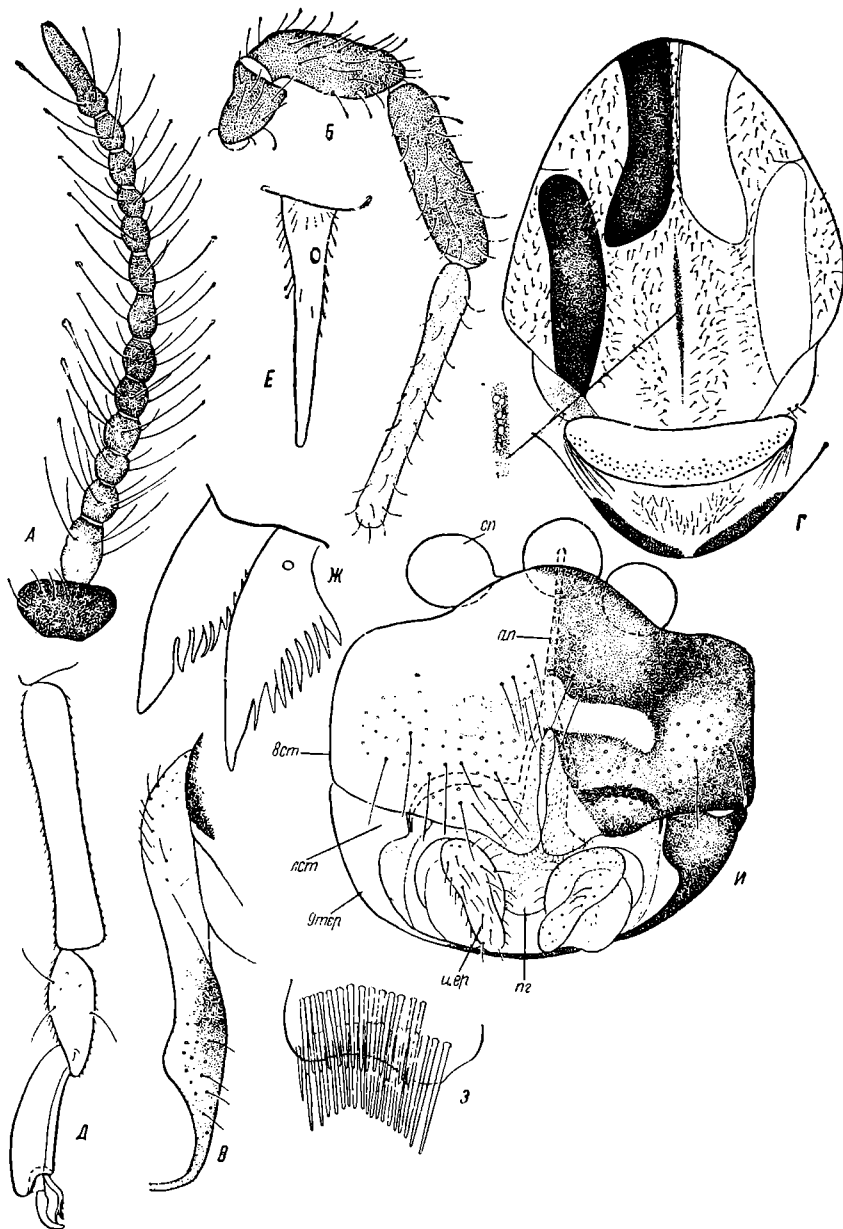


Рис. 3. *Clinotanypus nervosus*. А — антенна, Б — максиллярные щупики, В — латеральная часть переднеспинки, Г — средне- и заднеспинка сверху, Д — 3—5-й членики лапки, Е — шпора передней голени, Ж — шпоры средней голени, З — гребешок задней голени, И — конец брюшка снизу; ап — аподема, лст — латеростернит, пг — постгенитальная пластинка, сп — сперматеки, 8 ст — 8-й стернит, 9 тер — 9 тергит, цер — церки.

коричневый, в задней половине черно-коричневый, в передней части посередине со щетинками, по бокам со складками. Мезостернум коричневый с боковыми широкими полосами. Поверхность рядом с полосой покрыта разбросанными мелкими щетинками. На плеврах группа щетинок.

Ноги темно-коричневые, кроме вертлугов и базальной $1/2-1/3$ бедер всех ног — они желто-коричневые. Темнее всего окрашены голени всех ног и лапка передней ноги. 4-й членик лапок сердцевидный. На вершине 1—3-го члеников лапок средних и задних ног по 2 небольших черных шипа. Вершины голеней со шпорами — передние с одной шиповидной шпорой, на средних и задних голенях — по 2 плоские шпоры с рядом из 9—10 зубцов. Вершинный зубец массивный. Шпоры средних голеней равного размера, на задних — внутренняя шпора на $1/3$ длиннее наружной. Гребешок задней голени с 2 рядами зубцов. Коготки на лапках острые, пульвиллы отсутствуют.

Крыло коричневатое, по всей поверхности покрыто мелкими шипиками. $Costa$, R , R_1 , R_{4+5} , $r-m$, M до $r-m$ темно-коричневые, Sc в основной трети, $m-cu$ и Cu до $m-cu$ коричневые. Остальные жилки светлые. R_2 не связана с R_3 . $Costa$, R и R_1 покрыты темными щетинками на всем протяжении, R_{4+5} с несколькими щетинками на дистальном конце. Стебелек $f-cu$ примерно равен $1/5 Cu_1$. Рукоятка R темно-коричневая с 2 группами сенсилл в базальной и дистальной частях и 2 группами по 4 щетинки. Крыловая щетка и жужжальце коричневое. На головке жужжальца 1 ряд щетинок.

Брюшко коричневое, тергиты темнее стернитов. Передний и боковой край тергитов темно-коричневый. Посередине тергиты затемнены. Щетинки на тергитах расположены относительно равномерно, на стернитах — широкой полосой по бокам и посередине. 8-й стернит темно-коричневый, окрашен неравномерно, в середине заднего края с вырезом. Перед вырезом широкая светлая поперечная полоса. Бугры стернита нечеткие. Щетинки расположены на буграх и перед светлой полосой. Лопасты, ограничивающие вырез, покрыты мелкими шипиками. Сперматеки 3 — светлые, шаровидные, с четкой шейкой. Аподема (9-й стернит) светлая, с черными ветвями. 9-й тергит в виде узкой темно-коричневой дуги. Латеростернит сросшийся с 9-м тергитом, без щетинок. Постгенитальная пластинка слабо склеротизована. Церки коричневые, окрашены так же, как лопасти выреза 8-го стернита, покрыты щетинками и короткими шипиками.

ЛИТЕРАТУРА

1. Родова Р. А. Личинки и самки *Telmatopelopia nemorum* (Goetghebuer, 1921) (Diptera, Chironomidae). — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 144—151.
2. Родова Р. А. Самки хирономид (Diptera, Chironomidae). X. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с. 154—194.

УДК 595.142.33:591.16

О партеногенезе тубифицид (*Oligochaeta*). Поддубная Т. Л. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980. 3—13.

Путем постоянного контроля за развитием полового аппарата особей *Tubifex tubifex* Mull. и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., функционированием гонад, размножением, определением их плодовитости и продолжительности жизни доказана способность тубифицид к партеногенезу, который следует за двуполом размножением или заменяет его. Установлено, что при партеногенезе сперматогенез затухает на ранних стадиях развития половых клеток, чем наряду с особенностями строения половой системы, исключается возможность самооплодотворения червей. За 2 года культивирования прослежены жизненные циклы 3 партеногенетических поколений *T. tubifex* и 2 *L. hoffmeisteri*. Описан процесс их репродукционной способности. Лит. — 15 назв., ил. — 4, табл. — 3.

УДК 577.472(28):595.142.33

К биологии *Potamothrix hammoniensis* (Mich.) (*Oligochaeta*, *Tubificidae*) Рыбинского водохранилища. Архипова Н. Р. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 14—27.

Рассмотрена многолетняя динамика популяции *P. hammoniensis*, ее размерно-возрастная структура, установлены сроки размножения, продолжительность эмбрионального развития червей и зависимость этих процессов от температурных условий в водоеме, проанализировано влияние плотности популяции на плодовитость червей. Лит. — 15 назв., ил. — 12, табл. — 1.

УДК 595.324.5—112

Влияние зрительного восприятия на скорость дыхания *Polyphemus pediculus* (L.) (*Cladocera*). Буторина Л. Г. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 28—39.

Рачков содержали в конических респирометрах с притертыми пробками. Определение потребления кислорода производили методом Винклера. В результате проведенных экспериментов установлено, что полифемы хорошо различают окружающую среду и реагируют на особей своего вида изменением скорости дыхания: у самцов и партеногенетических самок с зародышами на ранних стадиях развития она снижается, у остальных особей — повышается. Сила ответных дыхательных реакций зависит от удаленности зрительного стимула, пола, физиологического состояния рачков и температуры окружающей среды. Наиболее бурные реакции присущи партеногенетическим самкам со зрелыми эмбрионами в выводковой камере и самцам. Лит. — 9 назв., ил. — 2, табл. — 3.

УДК 591.524.12(28)

О продукции некоторых коловраток в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах. Тимохина А. Ф. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 40—45.

С мая по сентябрь 1974—1978 гг. проведены исследования динамики численности популяций и размножения массовых видов — *Asplanchna*

priodonta, *A. girodi* и *Synchaeta* sp., составляющих в мае—июне до 90% общей биомассы коловраток. В условиях, максимально приближенных к естественным, получены данные по плодовитости, частоте кладок, времени генерации и продолжительности жизни. Подсчитана продукция видов и P/B — коэффициенты за сутки, месяц и вегетационный сезон 1974—1978 гг. для верхней части Саратовского водохранилища. Лит. — 6 назв., табл. — 3.

УДК 574.583(285.2):519

Структура популяции *Cyclops kolensis* Lillieborg и влияние на нее некоторых абиотических факторов в природе и эксперименте. Ривьер И. К. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 46—56.

Cyclops kolensis Lill. зимой скапливается над руслами затопленных рек и глубокими участками поймы. Копеподиты держатся в слое температурного скачка при 2—3° и 2—5 мгО₂/л и избегают самых придонных слоев, лишенных кислорода, где идет активное окисление метана. Неблагоприятное воздействие СН₄ выражается в замедлении созревания особей и гибели самцов. В течение зимы копеподиты растут, созревают и в конце апреля начинается размножение этого вида, которое продолжается и после таяния льдов. Популяции *C. kolensis* из прибрежных участков Главного плеса отличаются ранним созреванием и более крупными размерами по сравнению с центральными. Самцы имеют размеры 0.9—1.25 мм, самки 1.25—1.55 мм; средняя плодовитость 48 яиц. Лит. — 7 назв., ил. — 8, табл. — 3.

УДК 574.5

К биологии *Caenestheria* sp. (Conchostraca, Cyzicidae). Добрынина Т. И., Монаков А. В., Павельева Е. Б., Братчик Р. Я. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 57—65.

Исследования проводили на одном из рыбоводных прудов Александровского рыбхоза Астраханской области. Получены данные по развитию и росту *Caenestheria* sp. Экспериментальным путем выяснены суточные рационы, величина усвоения и усвояемость на 4 лабораторных культурах водорослей, а также скорость потребления О₂ и воспроизводительные способности *Caenestheria* sp., типичного представителя эфемерных водоемов. Лит. — 10 назв., ил. — 9, табл. — 1.

УДК 595.31:577.95

Морфологические особенности постэмбрионального развития *Caenestheria* sp. (Conchostraca, Cyzicidae). Братчик Р. Я. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 66—71.

Рассмотрено постэмбриональное развитие *Caenestheria* sp. Установлены 5 стадий личиночного развития: 2 науплиальные и 3 метанауплиальные. Приведены размеры и продолжительность развития каждой стадии. Описано изменение отдельных органов в ходе личиночного и постларвального развития. Лит. — 8 назв., ил. — 6, табл. — 1.

УДК 574.5

Особенности питания *Cyclops vicinus* Uljan. и *Eucyclops serrulatus* Fisch. (Copepoda, Cyclopoidae). Добрынина Т. И. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 72—79.

Исследовалось питание *Cyclops vicinus* и *Eucyclops serrulatus* на

взрослых и личиночных стадиях. Экспериментальным путем выяснена избирательность и суточный рацион при кормлении циклопов различными видами беспозвоночных. С помощью радиоуглеродного метода определена величина усвоения взрослых циклопов и их метанауплиальных и копепоидитных стадий на различных видах корма (водоросли, детрит, бактерии, простейшие и беспозвоночные). Показаны различия в характере питания исследованных видов, проявляющиеся уже на науплиальных стадиях: *C. vicinus* — преимущественно хищный вид с более высокими потребностями в пище, чем всеядный *E. serrulatus*. Лит. — 9 назв., ил. — 4, табл. — 3.

УДК 595.2:574.5

Сезонная динамика остракод в водохранилищах Верхней Волги. Семенова Л. М. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 80—94.

Изучена сезонная и многолетняя динамика численности и биомассы остракод Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ. Общая численность и биомасса остракод в течение вегетационного периода держится на одном уровне за счет массовых видов, имеющих разные сроки развития. Выяснена сезонная динамика доминирующих видов и смена видового состава ракушковых, дано сравнение плотности остракод водохранилищ Верхней Волги и водоемов других регионов. По срокам встречаемости, времени массового размножения и цикличности выделены 3 экологические группы остракод, объединяющие 40 видов. Лит. — 12 назв., ил. — 11, табл. — 5.

УДК 595.426:591.342

Новые находки личинок водяных клещей. Сообщение I. Вайштейн Б. А. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 95—100.

Подробные иллюстрированные описания личинок *Piersigia limophila*, на примере которой впервые для семейства указывается наличие ротовой присоски, и *Sperchon (Mixosperchon) setiger*. Особенности строения личинки последнего позволяют пересмотреть систему рода. Лит. — 6 назв., ил. — 2.

УДК 595.7

Таксономические и адаптивные особенности строения кишечника личинок хирономид (Diptera, Chironomidae). Шилова А. И., Куражковская Т. Н. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 101—109.

Исследовано строение кишечника личинок более 30 видов пяти подсемейств. Дано общее описание органов пищеварения, приведены таксономические и адаптивные особенности строения кишечника и органов выделения личинок. Лит. — 10 назв., ил. — 6.

УДК 595.7:591.9

Ревизия памирских ортокладин рода *Psectrocladius* Kieff. (Diptera, Chironomidae). Зеленцов Н. И. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 110—135.

Переописание и синонимика *Psectrocladius* (Ps.) *pancratovac* Achrorov, Ps. (Ps.) *litofilus* Achrorov, Ps. (Ps.) *nevalis* Achrorov и Ps. (Ps.) *barbimanus* Edw., найденных в районе восточного Памира (3734—4126 м над ур. м.) и определенные таблицы для личинок, куколок и самцов. Лит. — 13 назв., ил. — 12.

УДК 595:771:577.812(083.71)

Самки хирономид (Diptera, Chironomidae). XXI. Родова Р. А. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 136—142.

Описана морфология самок Tanypodinae: *Psilotanypus rufovittatus*, *Tanypus punctipennis*, *Clinotanypus nervosus*. Лит. — 2 назв., ил. — 3.

СОДЕРЖАНИЕ

Т. Л. Поддубная. О партеногенезе тубифицид (<i>Oligochaeta</i>) . .	3
Н. Р. Архипова. К биологии <i>Potamothenix hammoniensis</i> (Mich.) (<i>Oligochaeta</i> , <i>Tubificidae</i>) Рыбинского водохранилища	14
Л. Г. Буторина. Влияние зрительного восприятия на скорость дыхания <i>Polyphemus pediculus</i> (L.) (<i>Cladocera</i>)	28
А. Ф. Тимохина. О продукции некоторых коловраток в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах	40
И. К. Ривьер. Структура популяции <i>Cyclops kolensis</i> Lillieborg и влияние на нее некоторых абиотических факторов в природе и эксперименте	46
Т. И. Добрынина, А. В. Монаков, Е. Б. Павельева, Р. Я. Братчик. К биологии <i>Caenestheria</i> sp. (<i>Conchostraca</i> , <i>Cyzicidae</i>).	57
Р. Я. Братчик. Морфологические особенности постэмбрионального развития <i>Caenestheria</i> sp. (<i>Conchostraca</i> , <i>Cyzicidae</i>)	66
Т. И. Добрынина. Особенности питания <i>Cyclops vicinus</i> Uljan. и <i>Eucyclops serrulatus</i> Fisch. (<i>Copepoda</i> , <i>Cyclopidae</i>)	72
Л. М. Семенова. Сезонная динамика остракод в водохранилищах Верхней Волги	80
Б. А. Вайнштейн. Новые находки личинок водяных клещей. Сообщение I.	95
А. И. Шилова, Т. Н. Куражсковская. Таксономические и адаптивные особенности строения кишечника личинок хирономид (<i>Diptera</i> , <i>Chironomidae</i>)	101
Н. И. Зеленцов. Ревизия памирских ортокладиин рода <i>Psectrocladius</i> Kieff. (<i>Diptera</i> , <i>Chironomidae</i>)	110
Р. А. Родова. Самки хирономид (<i>Diptera</i> , <i>Chironomidae</i>). XXI	136
Рефераты	143

**МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ
ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Труды вып. 44 (47)

Технический редактор **Е. Мазель**

Сдано в набор 17.VII.80. АК 09452. Подписано в печать
30.01.81. Бумага 70×108¹/₁₆. Печ. л. 9.25. Заказ 2280.
Тираж 800 экз. Цена 1 р. 50 коп.

Типография № 2 Росглавполиграфпрома, г. Рыбинск,
ул. Чкалова, 8.