

О. Род
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ ВОД

ФЛОРА, ФАУНА
И МИКРООРГАНИЗМЫ
ВОЛГИ

РЫБИНСК
1974

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE USSR

INSTITUTE OF BIOLOGY
OF INLAND WATERS

FLORA, FAUNA
AND MIKROORGANISMS
OF VOLGA

TRANSACTIONS, VOL. 28 (31)

RYBINSK
1974

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ ВОД

ФЛОРА, ФАУНА И МИКРООРГАНИЗМЫ ВОЛГИ

ТРУДЫ, ВЫП. 28(31)

РЫБИНСК

1974

Главный редактор
канд. биол. наук В. И. РОМАНЕНКО

Ответственный редактор
канд. биол. наук В. А. ЭКЗЕРЦЕВ

*С. И. КУЗНЕЦОВ, В. И. РОМАНЕНКО, Н. С. КУЗНЕЦОВА,
А. Г. БАКУЛИНА*

ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ КРУГОВОРОТА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В 1971 г.

Изучение микробиологических процессов, связанных с круговоротом органического вещества в Рыбинском водохранилище, проводится ежегодно, но круг исследований постепенно расширяется, методы анализа постепенно совершенствуются.

В 1971 г. наблюдения проводились, как и в предыдущие годы, на 6 стандартных станциях, а кроме того, некоторые анализы, как величина фотосинтеза, определялись, как и в 1970 г., на 8 дополнительных станциях. Пробы отбирались из поверхностного слоя воды в стандартных рейсах примерно через каждые 15 дней в следующих пунктах: ст. 1 — Коприно, ст. 2 — у затопленного г. Мологи, ст. 5 — к юго-западу от Измайлова, ст. 6 — у Среднего Двора, ст. 7 — в центре водохранилища у затопленного села Наволок, ст. 9 — к северо-востоку от Брейтова, ст. 10 — у Первомайских островов, ст. 11 — у села Противье у Дарвинского Заповедника, ст. 12 — в Весьегонском расширении, ст. 14 — у бывшего шлюза Ягорба в бывшем русле р. Шексны, ст. 15 — против села Мыкса в бывшем русле р. Шексны, ст. 16 — у устья р. Суды, ст. 17 — против села Охотино близ г. Мышкина, ст. 18 — против села Волково, ст. 19 — р. Шексна у водозабора г. Череловца.

По данным Рыбинской гидрометеорологической обсерватории поступление воды в водохранилище достигло максимума в конце мая. Максимальный уровень наблюдался в начале июня и примерно на 0,5 метра не достигал НПГ (нормального подпорного горизонта), т. е. был примерно на 70 см ниже, чем в 1970 году. Падение уровня началось во второй половине июня и продолжалось до середины октября. Таким образом, максимальная площадь водного зеркала в 1971 г. равнялась 4395 кв. км и была на 342 кв. км меньше, чем в 1970 г. Водообмен в Рыбинском водохранилище представлен в табл. 1 и рис. 1. Всего в 1971 г. в Рыбинское водохранилище поступило 24,274 км³ воды и было сброшено 20,827 км³. Иными словами, без учета осадков, выпавших на водное зеркало, и испарения с него, которые выражаются примерно одинаковыми величинами, водный баланс был положительным и равнялся 2,6 км³.

Зимой температура воды в водохранилище колебалась в пределах 0,1—0,8°. Прогрев до 1,2° был отмечен 1—2 апреля в районе Брейтова, в то время как на Копринской станции температура поверхностного слоя не превышала 0,1°. В середине мая (табл. 2) подъем температуры воды был отмечен на речных участках — у Коприна до 8,4°, у Брейтова до 5,2°, а также в устьях рек, в центральной части водохранилища колеба-

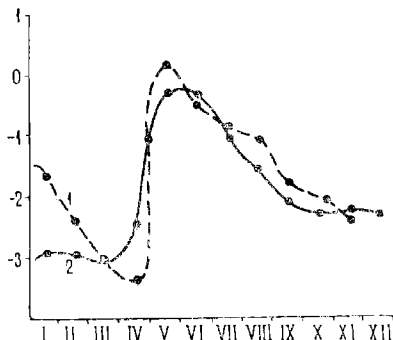


Рис. 1. Изменение уровня воды в водохранилище в 1970 (1) и в 1971 (2) гг.

Таблица 1

Водообмен Рыбинского водохранилища в 1971 г. в млн. м³ по данным Рыбинской гидрометеообсерватории

Источник поступления	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Сумма
Молога	83	88	74	810	434	147	122	106	97	183	177	102	2423
Волга у Углича	343	583	873	1703	1203	365	343	201	179	790	842	554	7979
Шексна	340	227	142	347	945	459	163	80	106	362	503	332	4006
Боковой приток (малые реки)	250	247	220	3229	1849	399	263	222	254	446	409	290	8072
Осадки на зеркало водохранилища	125	50	100	69	123	245	366	89	200	194	114	117	1792
Суммарный приток	1165	1195	1413	6158	4554	1631	1280	733	858	1977	2045	1409	24274
Сброс через Рыбинский гидроузел	1872	1142	1594	757	356	2359	2352	2550	1936	1947	1809	2156	20827

ния температуры были в пределах от 2,8° до 4,2°. В середине лета температура на всех станциях выражалась близкими величинами.

Наибольшая электропроводность воды наблюдалась в зимний период, особенно в речном волжском участке и в апреле достигала до 405 миксим. На остальной акватории водохранилища с 20 января до 2 апреля повысилась в среднем со 188 до 220 миксим (табл. 3). В летний период наблюдался минимум, первый во второй половине июня совпадал с периодом паводка, снижение электропроводности наблюдалось в береговых зонах водохранилища. Зимние более концентрированные воды

Температура (°C) и прозрачность (см) воды в стандартных рейсах в 1971 г.

Станция	Название станции	Параметр	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
			Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь			
			12—15	1—3	11—17	3—6	28—31	16—20	6—10	1—3	26—29
1	Конечно	прозрачность	155	140	160	140	135	130	160	175	150
		температура	8.4	14.1	15.9	18.8	19.2	19.6	15.5	11.4	3.6
2	Молога	прозрачность	160	185	165	165	160	140	120	135	130
		температура	5.2	13.6	15.0	18.6	19.7	19.3	15.0	10.4	3.0
3	Измайлово	прозрачность	150	250	150	200	200	150	150	120	100
		температура	2.8	11.2	14.8	18.1	18.8	19.0	14.9	10.8	0.6
6	Ср. Двор	прозрачность	190	285	180	160	200	200	150	175	130
		температура	4.0	10.5	14.8	17.8	18.6	18.9	15.2	10.6	2.0
7	Наволоч	прозрачность	150	200	180	150	190	210	120	135	60
		температура	4.2	11.9	14.3	18.0	19.4	19.0	14.9	10.8	2.0
9	Брейтово	прозрачность	160	210	200	150	205	190	170	170	—
		температура	5.2	12.4	15.0	18.2	19.8	15.4	10.4	1.6	—
10	Первомайские острова	прозрачность	110	130	160	145	—	—	110	—	145
		температура	9.2	15.5	16.6	18.0	—	—	13.3	11.1	0.3
11	Противье	прозрачность	100	135	145	170	200	145	150	210	150
		температура	9.9	15.9	17.2	18.4	19.6	18.4	13.2	8.0	1.4
12	Весьегоновское расширение	прозрачность	130	130	155	140	150	115	170	145	150
		температура	9.8	16.9	17.4	17.8	20.0	18.0	13.2	8.5	1.6
15	Мякса	прозрачность	140	160	155	150	150	145	165	170	180
		температура	6.0	13.8	16.2	18.2	18.8	18.8	14.1	—	0.6
16	Устье Суды	прозрачность	95	80	100	70	130	105	110	75	110
		температура	9.6	12.8	17.4	18.4	18.6	18.6	13.4	8.8	1.2
17	Охотино	прозрачность	140	120	150	165	135	140	190	200	170
		температура	7.9	14.5	16.2	18.7	20.8	19.6	16.7	12.6	4.2
18	Волково	прозрачность	140	190	190	175	155	120	155	115	100
		температура	7.6	14.5	14.8	19.6	20.2	19.2	14.4	—	0.3
19	р. Шексна у водозабора г. Череповца	прозрачность	110	110	105	100	115	90	—	—	90
		температура	7.8	12.7	16.8	19.4	20.0	18.5	—	—	2.0
	Средняя	прозрачность	140	150	155	150	165	145	145	150	130
		температура	6.9	13.6	15.9	18.4	19.5	19.0	14.6	10.3	1.7

были отнесены к центральному плесу. В конце лета произошло перемешивание воды и электропроводность выровнялась по всему водохранилищу. Прозрачность воды в открытой части водохранилища была больше, чем в 1970 г. и колебалась в пределах от 120 до 285 см по диску Секки и была наибольшей в конце мая в районе Среднего Двора. Минимальные величины наблюдались в Шексне в районе водозабора г. Череповца, где не превышали в ноябре 20 см, и в том же районе ниже Череповца в устье р. Суды, от 70 до 110 см. Очевидно здесь сказывалось влияние города.

Станции	Ян- варь	Фев- раль	Март	Ап- рель	Май		Июнь	Июль		Ав- густ	Сентябрь		Ок- тябрь	Средняя
	20	16	10	1	12	30	14	3	28	16	6	29	26	
Коприно	338	372	400	405	182	188	198	194	210	212	214	236	273	263
Молога	297	352	391	400	242	217	228	214	210	206	206	210	238	264
Измайлово	195	187	207	210	197	209	202	212	211	214	203	203	202	204
Средний Двор	186	203	233	231	225	242	203	208	210	204	205	205	196	211
Наволоки	181	190	212	225	267	242	219	221	207	212	205	205	200	214
Брейтово	190	194	213	213	210	213	233	210	213	210	205	200	204	250
Средняя	231	249	276	281	220	218	214	211	210	209	206	209	219	—

В каждом рейсе на 1 станции определялась интенсивность фотосинтеза на разных глубинах (рис. 2) в пробах воды из одного образца, т. е. при одинаковом содержании водорослей. Таким методом учитывалось

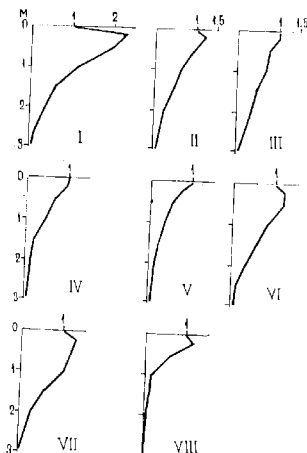


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза в районе р. Себлы в зависимости от глубины (световые кривые K_p).

По оси ординат — глубина в м, по оси абсцисс — величины фотосинтеза по отношению к пробам, экспонированной в поверхностном слое воды: I — 16 мая; II — 1 июня; III — 17 июня; IV — 6 июля; V — 31 июля; VI — 20 августа; VII — 10 сентября; VIII — 2 октября

влияние изменения световой энергии в толще воды на фотосинтез и на основании этого высчитывался коэффициент K_0 , который использовался для определения продукции фитопланктона под 1 м^2 . Анализы показали, что данная величина колеблется от 0.28 до 0.86.

Определения суточной величины фотосинтеза проводились по методу Романенко (1970). Величина фотосинтеза « Φ_1 » определялась в пробах воды, которые экзонировались в люминистате при освещении 2300 люкс в течение одного часа, одновременно на одной станции каждый день та же проба экзонировалась в аквариуме в течение 24 часов и обозначалась « Φ_a ». Отношение суточной величины интенсивности фотосинтеза в 1 л воды « Φ_a » к величине фотосинтеза в люминистате « Φ_1 » выражалась коэффициентом « K_1 ». Расчет интенсивности фотосинтеза в поверхностной пробе воды для других пунктов водохранилища рассчитывался по формуле: $\Phi = \Phi_1 \times K_1$ мкг С/л сутки. Одновременное определение суточной величины фотосинтеза под 1 м^2 , « Φ_m » и суточной величины фотосинтеза в аквариуме на палубе судна также принималось постоянным для данного дня для всего водоема и обозначалось коэффициентом $K_2 = \frac{\Phi_m}{\Phi_a}$. Отсюда, подставляя в первую формулу соответствующие величины, получим $\Phi_m = \Phi_1 \times K_1 \times K_2$ мкг С на 1 м^2 в сутки. Данные анализов фотосинтеза в расчете на 1 л и под 1 м^2 за рейс приведены в табл. 4 и 5.

Таблица 4

Интенсивность фотосинтеза в поверхностном слое воды
при постоянном освещении 2300 лк (мкг С/л/час)

Номер станции	Название станции	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Средняя
		Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь	Октябрь	Октябрь	
		12—15	1—3	14—17	3—6	26—31	16—20	6—10	1—3	26—29	
1	Конрино	22.6	18.0	7.0	18.3	9.5	14.2	4.4	10.0	3.5	12.5
2	Молога	17.7	12.8	5.4	9.8	15.6	31.6	36.0	16.4	16.0	16.8
5	Измайлово	8.6	3.9	3.4	4.6	7.8	16.0	14.5	8.4	4.9	8.0
6	Средний Двор	5.1	3.5	4.9	5.7	10.5	9.1	10.0	6.5	3.9	6.0
7	Наволоч	12.5	2.8	2.1	4.7	9.6	7.8	15.1	13.5	5.6	8.2
9	Брейтово	9.5	5.6	4.1	8.7	15.5	13.6	17.4	17.4	5.1	10.8
10	Первомайские острова	6.4	10.5	15.1	22.5	25.6	10.9	—	—	3.4	13.5
11	Противье	9.9	7.8	8.8	9.3	6.0	15.2	—	7.4	7.0	7.7
12	Весьегонское расширение	12.2	5.7	8.0	8.9	13.0	25.5	15.0	8.9	3.9	11.2
14	Ягорба	7.4	12.2	4.7	7.9	7.2	14.9	—	5.9	—	6.7
15	Мякса	9.0	16.4	6.3	11.0	11.0	21.9	51.0	7.7	10.1	9.3
16	Устье Суды	2.0	14.3	6.3	15.1	18.3	40.0	15.5	16.9	1.2	14.4
17	Охотино	18.6	26.3	4.8	5.3	10.6	4.6	3.7	2.8	2.8	11.3
18	Волково	25.8	6.6	3.3	4.8	16.7	19.9	14.2	10.9	3.9	11.8
19	Шексна у водозабора	19.9	9.9	8.3	12.0	13.8	22.9	—	—	8.0	10.5
	Средняя	12.4	10.34	5.7	9.9	12.3	17.2	17.9	10.2	8.2	—

Интенсивность фотосинтеза в поверхностном слое воды
в мкг С/сутки при естественном освещении

Номер станции	Название станции	Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь	Октябрь		Ноябрь
		12-15	1-3	11-17	3-6	28-31	18-20	6-10	1-3	26-29	3-4
1	Коприно	403	198	113	310	370	250	57	64	14,6	—
2	Молога	315	141	88	164	610	510	170	105	67	—
3	Измайлово	153	43	55	78	305	280	188	54	14,7	—
6	Средний Двор	91	39	80	97	410	159	130	41	11,7	—
7	Наволоч	222	31	34	80	370	136	197	86	23	—
9	Брейтово	117	62	62	148	620	236	226	111	15,3	—
10	Первомайские острова	—	190	415	370	170	171	—	22,3	—	—
11	Противье	—	140	241	172	111	970	—	51	46,0	2
12	Весьегоновское расширение	194	103	220	146	240	163	155	61	—	33,0
14	Ягорба	115	330	103	102	112	288	—	45	—	—
15	Мякса	185	443	138	112	170	420	660	59	—	38,0
16	Русло Шексны ниже Череповца	41,0	390	138	195	280	620	161	130	4,5	—
17	Охотинно	330	472	72	87	520	89	54	13,5	8,3	—
18	Волково	416	163	72	83	255	350	210	70	11,9	—
19	Русло Шексны у водозабора	410	268	183	155	214	360	—	—	—	30
	Средняя С/сутки	204	201	134	155,5	334	334	228	68,5	21,7	34
	Средняя г С/м ² /сутки	0,52	0,29	0,20	0,17	0,29	0,60	0,44	0,06	0,018	0,027

Если принять, что интенсивность фотосинтеза при стандартных условиях пропорциональна количеству живого фитопланктона, то из табл. 4 можно видеть, что фитопланктон по всей акватории водохранилища за один срок анализов распределен весьма неравномерно. В мае на севере водохранилища в устье Суды планктона было в 10 раз меньше, чем в волжском отроге против Коприна. В течение вегетационного периода наблюдалось два максимума развития фитопланктона, в мае и во второй половине августа—начале сентября. Резкое снижение его на всех станциях наблюдалось в середине июня. В среднем богаче всего фитопланктон был представлен в волжском отроге у г. Мологи, устья Суды и у Первомайских островов.

Те же закономерности можно отметить и в величине фотосинтеза из расчета под 1 м². Максимальные величины суточного фотосинтеза (табл. 5) достигали 0,60 г С под 1 м² и в общем были ниже, чем в предыдущем 1970 г.

Деструкция органического вещества в водохранилище в летний период определялась по снижению содержания кислорода при суточной

инкубации в темноте изолированного объема воды при температуре водоема. Весной и осенью, когда деструкция органического вещества шла слабо и с помощью кислородного метода получались величины, лежащие в пределах ошибки, анализы проводились изотопным методом (Романенко, 1964) по величине гетеротрофной ассимиляции углекислоты. Пересчет потребленного кислорода на углерод проводился путем умножения на $K=0.375 \times 0.8=0.3$.

Как и в предыдущие годы, величины деструкции определялись в поверхностном слое и пересчитывались на весь столб воды до дна водохранилища.

Наибольшая суточная деструкция органического вещества наблюдалась в сентябре в районе Коприно (1.04 мг O_2 /л) и Мологи (0.45 мг O_2 /сутки) и в мае в этих же районах (табл. 6). Интересно, что очень высокая деструкция в мае наблюдалась в районе Среднего Двора при температуре воды в 4° . Наименьшие величины деструкции органического вещества наблюдались в конце октября — начале ноября при температурах воды от 0.6 до 3.0° . По сравнению с предыдущими годами суточные величины деструкции выражаются цифрами того же порядка. Можно по-

Таблица 6

Деструкция органического вещества в воде в мг O_2 /л сутки

Порядковый номер станции	Название станции	Май	Июнь		Июль	Август		Сентябрь	Октябрь		Средняя
		12—15	1—3	14—17	3—6	28—31	16—20	6—10	1—3	26—29	
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	
1	Коприно	0.15	0.52	0.11	0.34	0.26	0.38	1.04	0.15	0.02	0.329
2	Молога	0.32	0.92	0.17	0.26	0.49	0.65	0.45	0.14	0.03	0.370
5	Измайлово	0.25	0.21	0.14	0.32	0.47	0.27	0.12	0.09	—	0.234
6	Средний Двор	1.17	0.24	0.37	0.17	0.29	0.18	0.15	0.04	0	0.290
7	Наволоч	0.38	0.29	0.09	0.14	0.23	0.18	0.29	0.07	0	0.180
9	Брейтово	0.25	0.41	0.42	0.23	0.70	0.29	0.22	0.07	0.01	0.288
	Средняя:										
	в мг O_2 /л	0.41	0.43	0.21	0.24	0.41	0.32	0.38	0.09	0.01	—
	в мг C /л сутки	0.12	0.13	0.063	0.072	0.123	0.096	0.114	0.027	0.003	—

лагать, что первый максимум деструкции в мае был связан с минерализацией аллохтонных веществ, принесенных с паводочными водами, а второй с конца июля — с распадом продуктов фотосинтеза.

Интенсивность аэробных процессов деструкции органического вещества в поверхностном слое иловых отложений определялась по поглощению кислорода (Романенко и Кузнецов, 1971), а анаэробных процессов — по выделению углекислоты. В последующем эти величины были пересчитаны на углерод.

Как видно из табл. 7 и 8, величина деструкции в иловых отложениях в пересчет на 1 м^2 была лишь в 1.5—2 раза меньше, чем в столбе воды той же площади, а в октябре и ноябре даже превышала соответствующую величину. Особенно интенсивно разложение органического вещества шло в анаэробных условиях в слое глубиной до 10 см и превышало

Таблица 7

Деструкция органического вещества в иловых отложениях в аэробных условиях
в мг С на 1 м² в сутки

Номер станции	Название станции	Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь	Октябрь		Средняя
		12-15	1-3	14-17	3-6	28-31	16-20	6-10	1-3	26-29	
1	Коприно	101	349	125	207	229	138	115	88	112	163
2	Молога	76	390	87	136	139	159	135	105	58	143
7	Наволоч	135	282	222	183	164	161	153	122	93	168
6	Средний Двор	125	318	204	239	148	192	—	103	149	185
9	Брейгово	49	201	177	111	175	159	88	79	122	129
18	Волково	—	231	283	135	187	362	140	114	58	189
5	Измайлово	—	330	156	218	112	257	78	—	—	192
	Средняя	97	310	179	176	165	204	118	102	99	—

Таблица 8

Деструкция органического вещества в иловых отложениях в анаэробных условиях
в мг С на 1 м² в сутки

Номер станции	Название станции	Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь	Октябрь		Средняя
		12-15	1-3	14-17	3-6	28-31	16-20	6-10	1-3	26-29	
1	Коприно	42	175	—	109	203	36	—	—	116	96
2	Молога	119	398	268	127	128	106	59	89	261	173
7	Наволоч	232	390	289	313	839	861	301	295	187	412
6	Средний Двор	328	736	532	332	460	359	—	96	382	407
9	Брейгово	24	229	163	—	149	193	110	81	381	148
18	Волково	—	263	311	275	163	309	107	152	—	197
5	Измайлово	—	972	360	313	346	343	543	—	—	480
	Средняя	149	452	320	214	327	315	224	183	244	—

распад в аэробных условиях. Наиболее интенсивно эти процессы шли весной в мае месяце, затем в июне и первой половине июля процессы распада затихали и с новой силой протекали в августе и сентябре. Аэробный распад, в среднем, за вегетационный период шел довольно равномерно по всему водохранилищу, а анаэробный преобладал в его центральной части. Такие большие величины анаэробного распада органического вещества наблюдались в стандартных рейсах впервые и приводятся нами как сугубо ориентировочные величины. Они могут быть завышены за счет того, что при отборе монолита ила в какой-то мере нарушается его структура, что и вызывает вспышку микробиологических процессов. В среднем на весь водоем за счет аэробных процессов было разрушено 29 г С 1 м² за сезон и за счет анаэробных 48 г С 1 м². При расчетах площадь донных отложений принята равной площади водного зеркала.

Таблица 9

Общая численность бактерий в млн/мл

Номера станция	Название станции	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь		Октябрь		Средняя
		20—23	16—19	13—13	1—2	12—15	1—3	14—17	6—7	28—31	16—20	6—10	1—3	26—29		
1	Коприно	1.05	0.65	0.82	1.09	1.34	1.4	1.19	0.3	1.45	0.97	1.06	1.16	1.03	1.31	
2	Молога	0.94	1.07	0.85	1.06	1.30	1.31	1.45	0.68	2.16	0.97	1.23	1.36	1.52	1.22	
5	Измайлово	0.75	0.61	0.79	0.81	1.02	1.70	0.62	0.99	0.71	1.22	1.63	1.10	1.64	1.04	
6	Средний Двор	0.35	0.54	0.92	0.96	1.31	0.91	0.96	1.16	0.83	1.63	1.03	1.09	1.14	0.98	
7	Наволоч	0.74	0.62	1.18	0.69	0.85	1.26	1.12	0.81	1.14	1.15	1.29	1.22	1.29	1.03	
9	Брейгово	0.69	0.67	1.35	0.65	0.80	1.44	1.12	0.96	1.33	1.83	0.97	—	1.38	1.09	
12	Весьегонское расширение	—	—	—	—	1.32	0.85	0.86	1.47	0.48	1.32	1.28	1.27	0.97	1.09	
16	р. Шексна у устья Суды ниже Череповца	—	—	—	—	1.26	1.35	0.79	1.46	0.96	1.54	0.93	1.44	1.24	1.22	
17	Волга, ниже г. Мышкина	—	—	—	—	1.62	1.56	0.71	1.47	1.28	1.06	0.96	0.93	0.73	1.14	
	Средняя	0.75	0.72	0.98	0.87	1.20	1.30	0.98	1.08	1.03	1.29	1.15	1.19	1.21	—	

Анализ общей численности бактерий проводился путем учета их на мембранных фильтрах методом А. С. Разумова (1947). Сравнивая полученные данные (табл. 9) с результатами анализов предыдущих лет, необходимо отметить, что в 4-й год с высоким уровнем воды, численность бактерий была значительно ниже, чем в предыдущий, и лишь во второй половине вегетационного периода превышала 1 млн. клеток в 1 мл. В зимний период до вскрытия водохранилища ото льда общая численность бактерий в большинстве случаев колебалась от 0.35 до 0.8 млн. клеток в 1 мл воды. Как обычно наблюдалось два максимума численности бактерий, в мае, во время заполнения водохранилища весенними водами, и в августе, когда шло отмирание фитопланктона.

Темновая ассимиляция углекислоты определялась в склянках объемом около 60 мл, заполненных испытуемой водой, куда вносился 1 мл $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ с активностью около $1 \cdot 10^6$ имп/мин/мл. Инкубация проводилась 24 часа в темноте при температуре водоема. Данные по величине темновой фиксации углекислоты приведены в табл. 10. В среднем эти величины не превышают 2 мкг С на 1 л в сутки и совпадают с данными преды-

Таблица 10

Темновая ассимиляция CO_2 в мкг С на 1 л в сутки

Номера станций	Название станций	Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь	Октябрь	Октябрь-ноябрь	Средняя
		12—15	1—3	14—17	3—6	28—31	16—20	6—10	1—3	26—4	
1	Коприно	1.15	2.1	1.22	2.67	1.54	2.13	1.91	4.26	0.32	1.92
2	Молога	1.13	1.49	1.22	1.97	3.26	3.20	5.4	3.1	0.81	2.38
5	Измайлово	0.87	0.76	1.01	0.88	2.07	1.42	1.71	1.57	0.46	1.19
6	Средний Двор	0.71	0.78	1.26	1.55	2.28	0.95	1.30	1.44	0.39	1.18
7	Наводок	0.88	0.94	0.99	1.05	1.88	1.91	2.06	2.34	0.67	1.41
9	Брейтово	1.07	1.22	1.32	1.57	3.34	1.95	3.1	2.73	0.46	1.86
	Средняя	0.97	1.21	1.17	1.31	2.39	1.92	2.56	2.57	0.52	—

дущих лет. Наименьшие величины до 5.4 мкг С/л/сутки наблюдались над затопленным руслом Мологи, где могли примешиваться и процессы хемосинтеза за счет окисления метана, выделяющегося из донных отложений. Наличие указанных процессов в этом районе отмечал Ю. И. Сорокин (1958). Продукция бактериальной биомассы в углероде за 24 часа была рассчитана исходя из величин гетеротрофной ассимиляции углекислоты. Было принято, что 6% биомассы бактерий образуется за счет гетеротрофной ассимиляции углекислоты, как это наблюдал один из нас в экспериментах с суммарной микрофлорой Рыбинского водохранилища и с чистыми культурами бактерий (Романенко, 1964). Наибольшая продукция бактерий, которая происходит за счет растворенных органических веществ, наблюдалась на станции 2 у затопленного г. Мологи и достигала 90 мкг С на 1 л в сутки. Минимальные величины, 6.5 мкг С/л/сутки, были осенью в районе Среднего Двора при температуре воды около 2°. В среднем в большинстве рейсов продукция бактерий колебалась в пределах от 20 до 40 мкг С/л в сутки, что было несколько ниже, чем в 1969 г. и выше, чем в 1970 г. (табл. 11).

Продукция бактерий в мкг С/л в сутки

Номер станции	Название станции	Май	Июль		Июль		Август	Сентябрь	Октябрь	Октябрь—ноябрь	Средняя
		12—15	1—3	14—17	3—6	23—31	16—20	6—10	1—3	26—4	
1	Коприно	19,2	35,0	19,7	44,5	25,6	35,6	31,8	41,5	5,3	28,7
2	Молога	18,8	24,9	19,7	32,8	54,1	53,4	90,0	51,6	13,5	30,8
5	Измайлово	14,4	12,1	16,9	14,6	39,0	26,8	28,5	26,1	7,7	20,7
6	Средний Двор	11,8	13,0	21,1	25,8	38,0	15,8	21,6	24,0	6,5	19,7
7	Наволоч	14,6	15,5	16,5	19,8	31,3	28,2	34,3	38,9	11,1	23,3
9	Брейтово	17,9	19,7	22,1	26,1	55,5	32,6	51,6	45,5	7,7	30,8
	Средняя	16,1	20,0	19,3	27,3	40,6	32,0	42,9	37,9	8,6	—

По численности бактерий была рассчитана их средняя биомасса в углероде во всех пунктах. Средний объем 1 бактерии был принят равным 0,5 мк³, влажность 85% и содержание углерода в биомассе равным 50% от ее сухого веса.

Исходя из величин биомассы и ее продукции, определенной изотопным методом, было рассчитано удвоение численности бактерий в водохранилище в течение вегетационного периода 1971 г. Соответствующие данные приведены в табл. 12. В таблице приведен ход расчета скорости размножения бактерий, т. е. эти методы новые. Лишь в конце июля и первой половине сентября удвоение числа бактерий приближалось к 24 часам, в остальное время летнего периода, не считая весны и поздней осени, оно колебалось от 1,5 до 2 суток, т. е. было больше, чем в предыдущие годы. Отчасти это было связано с более низкой температурой воды.

Полученные материалы позволили сделать пересчет на весь объем водохранилища. Само собой разумеется, что эти данные могут характеризовать лишь порядок величин и не претендуют на большую точность. Сопоставление продукции органического вещества в виде фитопланктона и бактериальной биомассы с деструкцией его в водной массе и иловых отложениях показывает, что суточная деструкция органического вещества в пересчете на весь водосм превышала его продукцию. Наибольшая деструкция, как обычно, была отмечена в конце мая и конце июля.

В первых числах ноября она была необычно мала, всего 50 т на все водохранилище в сутки, правда, и температура воды в этот период снизилась в большей части акватории до 0,2—0,3°. По площадям, ограниченным осями абсцисс и кривыми динамики продукции биомассы бактерий, фотосинтеза фитопланктона и деструкции органического вещества в воде и иловых отложениях, (табл. 13), были определены графическим методом суммарные величины их продукции и деструкции за вегетационный период 1971 г. Длительность его была принята 188 дней. Были получены следующие величины:

Показатель	На весь водосм в т С	Под 1 м ² , гС
Фотосинтез фитопланктона	216000	55
Деструкция в воде	310000	79
Аэробная деструкция в пов. слое ила	116000	29
Анаэробная деструкция в илу	188000	48
Продукция бактериальной биомассы	124000	30
Гетеротрофная ассимиляция CO ₂	7140	1.83

Среднее время удвоения численности бактерий

Показатели	Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь	Октябрь	Октябрь— ноябрь
	12—15	1—3	14—17	3—7	28—31	16—20	6—10	1—4	28—4
Средняя численность бактерий в 1 мл, в млн	1,20	1,30	0,98	1,08	1,03	1,29	1,15	1,19	1,21
	45	49	37	40	39	48	43	45	45
Биомасса бактерий мкг С/л „В“	16	20	19	27	41	32	43	38	8
Продукция бактерий в мкг С/л сутки									
Биомасса бактерий че- рез 24 часа в мкг С/л „В“	61	69	56	67	80	80	86	83	53
g В — lg b	1,7853	1,8388	1,7482	1,8261	1,9031	1,9031	1,9345	1,9191	1,7343
	-1,6532	-1,6902	-1,5882	-1,6021	-1,5911	-1,6812	-1,6335	-1,6532	-1,6532
	0,1321	0,1486	0,1500	0,2240	0,3120	0,2219	0,3010	0,2659	0,0811
$g = \frac{24 \times 0,3010}{\lg B - \lg b}$ часов	55	48	48	32	23	32	24	27	89
Средняя температура °С за рейс	6,9	13,6	15,9	18,4	19,5	19,0	14,6	10,3	1,7
Число генераций в сутки	0,44	0,50	0,50	0,75	1,05	0,75	1,0	0,89	0,27

Фотосинтез фитопланктона, деструкция, гетеротрофная ассимиляция CO_2 и продукция бактериальной биомассы в 1971 г. в Рыбинском водохранилище в т С на весь водоем в сутки

	Май	Июнь		Июль		Август	Сентябрь	Октябрь	Октябрь—ноябрь
	12—15	1—3	14—17	3—6	28—31	16—20	6—10	1—4	26—4
Фотосинтез фитопланктона в т С/сутки на все водохранилище	2160	1255	861	712	1140	2324	1635	212	80
Деструкция в воде в т С/сутки на все водохранилище	2641	3058	1481	1607	2537	1884	1993	453	51
Деструкция аэробная в илу в т С/сутки на все водохранилище	403	1371	770	737	658	790	438	360	350
Деструкция анаэробная в илу в т С/сутки на весь водоем	619	1957	1347	896	1305	1220	832	646	864
Продукция бактериальной биомассы в т С/сутки на все водохранилище	355	470	449	636	837	628	750	636	145
Бактериальная ассимиляция CO_2 в т С/сутки на все водохранилище	21	28	27	29	49	38	45	43	8.7

По сравнению с предыдущими годами деструкция органического вещества в водной массе в 1971 г. равнялась 310000 т на все водохранилище или 79 г С на 1 м^2 , что почти вдвое меньше, чем в предыдущие годы. Значительно большие колебания наблюдаются из года в год в продукции органического вещества фитопланктона. Так в 1964 г. она равнялась 117000 т, в 1965 г. — всего 83000 т, в 1969 г. — 216000 т, в 1970 г. — 370000 т, а в 1971 г. — 216000 т С за вегетационный период. Значительные изменения из года в год происходят и в продукции бактериальной биомассы: в 1965 г. она составляла 231000 т С, в 1969 г. — всего 143000 т С, в 1970 г. упала до 99000 т, а в 1971 г. за весь вегетационный период равнялась 124000 т С на все водохранилище. Данные солнечной радиации в районе водохранилища за вегетационный период 1971 г. были нам любезно предоставлены Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией и пересчитаны в ккал на 1 м^2 за месяц. Это дало возможность определить количество солнечной энергии, используемой фитопланктоном в процессе фотосинтеза. Последний был пересчитан на величину валовой продукции путем умножения на 1.25 величины фотосинтеза, определенной изотопным путем (Романенко, 1967). С мая по октябрь включительно солнечная радиация колебалась от 150000 до 27000 ккал. на 1 м^2 за месяц. Исходя из этого, были рассчитаны величины солнечной энергии, используемой в процессе фотосинтеза. В 1971 г. эти величины оказались очень маленькими. Использование солнечной энергии в процессе фотосинтеза летом колебалось от 0.06 в июне до 0.18% в августе. Максимальной она была в сентябре — 0.23%. В среднем за вегетационный период — 0.12% (табл. 14). Динамика основных процессов представлена на рис. 3.

Эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном за вегетационный сезон 1971 г.

Показатели	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Сумма за период вегетации
Солнечная радиация в ккал на 1 м ² в месяц	146000	150000	126000	120000	60000	30000	633000
То же за вычетом альбедо (10%) в ккал 1м ² в месяц	131000	135000	114000	108000	54000	27000	569000
Интенсивность фотосинтеза в ккал на 1 м ² в месяц	159	81	84	200	124	9,6	668
% использования солнечной радиации	0.13	0.06	0.07	0.18	0.23	0.03	средняя 0.12

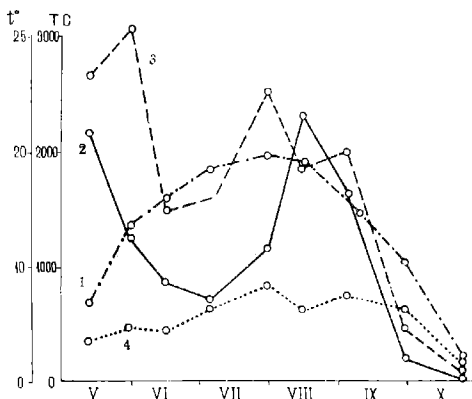


Рис. 3. Динамика основных процессов в водохранилище.

По оси ординат: первая — температура, вторая — органическое вещество в С в тоннах. По оси абсцисс — месяцы. 1 — температура воды, 2 — продукция фитопланктона, 3 — разрушение органического вещества в воде, 4 — продукция бактериальной биомассы.

ЛИТЕРАТУРА

Разумов А. С. 1947. Методы микробиологических исследований воды. Изд. Мин. строит. предпр. тяж. индустрии ВОДГЕО. М.

Романенко В. И. 1964. Зависимость между количеством потребляемых гетеротрофными бактериями O₂ и CO₂. ДАН СССР, т. 167, № 1.

Романенко В. И. 1967. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. Сб.: «Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов», вып. 15(18).

Романенко В. И. 1970. Величины суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью C¹⁴. Информ. бюл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 5.

Романенко В. И. и Кузнецов С. И. 1972. Деструкция органического вещества в иловых отложениях. Микробиология, т. 41, в. 2.

ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА, ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИЙ В ВОЛГЕ И ЕЕ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (ИЮЛЬ, 1969 г.)

Одним из важнейших показателей трофности водоемов является продукция и деструкция органического вещества (Кузнецов и Романенко, 1967). Продукция и деструкция органического вещества в водохранилищах волжского каскада изучались рядом исследователей (Сорокин, 1958; Салманов и Сорокин, 1961; Пырина, 1966, и др.). Однако отдельные участки р. Волги и ее водохранилища изучены недостаточно. В экспедиции по Волге от Рыбинского водохранилища до Астрахани в июле 1969 г. нами определены продукция фитопланктона, деструкция органического вещества, освещенность, вертикальное распределение фитопланктона, распределение бактериопланктона и его продукция, скорость размножения общего числа бактерий и выедание их зоопланктоном.

В сборе материалов принимали участие Н. Е. Ярушек и Е. В. Лебедева, которым автор выражает благодарность.

МЕТОДИКА

Пробы воды для анализа отбирались батометром Молчанова. Определение фотосинтеза фитопланктона и деструкции органического вещества, освещенности, вертикального распределения фитопланктона, общего количества гидрокарбонатов, бактериальной ассимиляции CO_2 и времени генерации общего числа бактерий производились по прописи С. И. Кузнецова и В. И. Романенко (1963).

Часовую продукцию фотосинтеза определяли при помощи C^{14} по методу В. И. Романенко (1970). Метод определения часовой продукции заключается в следующем. Воду с поверхностного горизонта, разливали по 100 мл в параллельные склянки, добавляли 1 мл меченого $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ и в течение часа экспонировали в люминистате при освещенности 2500 лк. После часовой экспозиции пробы фиксировались формалином и фильтровались через мембранный фильтр № 5. Обработку фильтров 0.1 н. HCl производили в лаборатории, и затем радиоактивность водорослей определяли под счетчиком Гейгера — Мюллера. Расчет часовой фотосинтеза производили по формуле

$$\Phi_{\text{час}} = \frac{r \cdot C_k}{R},$$

где r — радиоактивность водорослей на фильтре, имп/мин, за час, C_k — содержание гидрокарбонатов в воде, мг/л, R — радиоактивность раствора $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$, имп/мин.

Суточный фотосинтез для каждой станции можно рассчитать по формуле

$C_{\text{дн}} = \Phi_{\text{час}} \cdot K$, где K — коэффициент, который определяется отношением суточного фотосинтеза к часовому на одной из станций. Величина « K » определяется для каждого дня.

Общую численность бактерий определяли методом прямого счета по А. С. Разумову (1932). Пробы воды для анализа отбирали батометром Францева в стерильные склянки. Подсчет бактерий производился под микроскопом МЛ-2. При определении скорости

размножения бактерий по методу М. В. Иванова (1955) воду фильтровали через мембранный фильтр № 6. Учет сапрофитной микрофлоры производили на МПА при глубинном посеве в чашках Петри. Инкубация посевов продолжалась в течение 10 суток при температуре 20—25°.

Фотосинтез и деструкция органического вещества

Известно, что важнейший фактор, оказывающий влияние на жизненные процессы в водоеме, — температура воды. В период наших исследований температура поверхностного слоя воды в Волге и ее водохранилищах колебалась в пределах 15.9—21.7°. Наиболее низкая температура воды наблюдалась в Рыбинском и Горьковском водохранилищах, высокая — в Куйбышевском, Волгоградском водохранилищах и в дельте Волги. Не менее важный фактор, влияющий на фотосинтез водорослей, — прозрачность воды, которая значительно колебалась даже в пределах одного водоема. Небольшая прозрачность воды отмечалась на незарегулированных участках Волги и верхних проточных участках водохранилищ. Как правило, у плотин наблюдалось увеличение прозрачности воды.

Продукция водорослей (рис. 1) сильно колебалась на всем протяжении от Рыбинского водохранилища до дельты Волги. В Рыбинском водохранилище интенсивность фотосинтеза равнялась 5 мкг С/л в час или

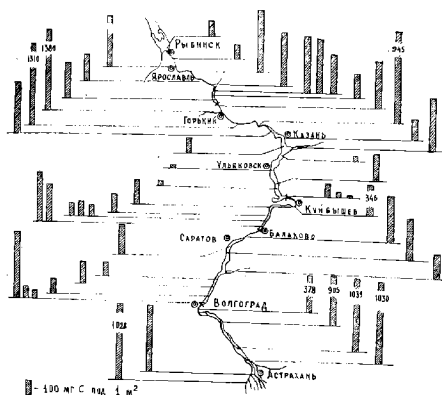


Рис. 1. Суточная продукция фитопланктона в июле 1969 г. в Волге и ее водохранилищах, мг С 1 м²

108 мг С под 1 м² в сутки; ниже Рыбинской плотины от г. Рыбинска до Плбса она возросла до 14 мкг С/л в час или 385 мг С под 1 м² в сутки. На среднем и приплотинном участках Горьковского водохранилища наблюдалось снижение величины продукции фотосинтеза фитопланктона до 8 мкг С/л в час или 260 мг С под 1 м² в сутки.

В районе г. Юрьевца происходит смешивание воды трех притоков, впадающих в водохранилище — р. Волги, Немды и Унжи. По данным

А. А. Зенина (1965), волжская вода прижимается к правому берегу, а вода Немды и Улжи к левому. На поперечном разрезе в Горьковском водохранилище у г. Пучеж было установлено, что наиболее интенсивно фотосинтез протекал в потоке волжской воды.

Неоднородность воды по ширине реки под влиянием впадающих в нее притоков наблюдалась А. А. Зениным в Волге между Горьковским и Куйбышевским водохранилищами. Мы наблюдали, что неоднородность воды сильно сказывается на продукции органического вещества. На поперечном разрезе в районе Артемовских лугов интенсивность фотосинтеза у правого берега была в 10 раз выше, чем у левого. Это указывает на то, что у правого берега располагается вода р. Оки, обладающая более высокой продуктивностью, чем волжская. Интенсивность фотосинтеза резко возрастала после впадения р. Керженец, на участке от г. Лысково до с. Фокино. Максимальная продукция фитопланктона наблюдалась после впадения р. Суры у с. Васильевска — 1040 мкг С/л в час или 3282 мг С под 1 м² в сутки. Влияние р. Ветлуги на первичную продукцию фитопланктона сказывалось меньше, чем р. Суры. Ниже устья Ветлуги фотосинтез резко снизился до 47 мкг С/л в час или 1480 мг С под 1 м² в сутки. Это влияние прослеживалось до г. Чебоксары. Некоторое увеличение первичной продукции наблюдалось у пос. Звенигово.

По интенсивности первичной продукции Куйбышевское водохранилище можно разделить на 3 участка: верхний — от г. Зеленодольска до пос. Камское Устье, где часовая и суточная продукция фотосинтеза в среднем составляли соответственно 10 мкг С/л или 165 мг С под 1 м², средний, менее продуктивный участок, тянется от пос. Камское Устье до г. Сенгилей — 6 мкг С/л или 60,7 мг С под 1 м² и приплотинный — наименее продуктивный. Хотя величина часовой первичной продукции здесь была почти такой же, как в верхнем участке водохранилища (9 мкг С/л), но в пересчете на 1 м² площади водоема суточная величина первичной продукции соответствовала всего лишь 42 мг С.

Саратовское водохранилище образовано совсем недавно в результате зарегулирования Волги в 1967 г. у г. Балаково.

Известно, что в период созревания водохранилища биологические процессы в нем протекают наиболее интенсивно. Но оказалось, что продуктивность Саратовского водохранилища в этот период была невысокой.

Наиболее высокие величины продукции фитопланктона наблюдались в верхнем участке водохранилища (ниже г. Куйбышева и до пос. Печерск). Средний и приплотинный участки по продуктивности почти не отличались. До зарегулирования на первичную продукцию оказывали влияние рр. Сызранка, Чагра и Малый Иргиз, первичная продукция которых, по данным наших анализов в 1967 г., колебалась от 1280 до 3380 мг С под 1 м² в сутки.

В настоящее время влияние этих рек на продуцирование органического вещества установить не удалось.

По интенсивности фотосинтеза фитопланктона Волгоградское водохранилище можно разделить на два участка: верхний — от г. Вольска до дер. Нижняя Добринка и нижний — до плотины. Часовая и суточная величины первичной продукции верхнего участка водохранилища в среднем составили 9 мкг С/л или 217 мг С под 1 м², нижнего — 6 мкг С/л или 142 мг С под 1 м². Величина первичной продукции очень сильно уменьшалась от правого берега к левому. Перед плотинной у правого берега величина суточного фотосинтеза была в 8 раз больше, чем у левого.

Полученные данные показывают, что продукция в Волгоградском водохранилище в период исследования была очень низкой по сравнению

с этим же периодом в 1967 г., когда суточный фотосинтез в среднем достигал 1470 мг С под 1 м², что, вероятно, связано с метеорологическими условиями года.

В литературе данных по первичной продукции органического вещества на участке от г. Волгограда до с. Оля (100 км ниже г. Астрахани) почти нет. Из полученных нами результатов следует, что часовая и суточная продукция фотосинтеза на участке г. Волгоград — с. Каменный Яр равнялась 9 мкг С/л или 306 мг под 1 м². Существенное влияние на продуктивность этого участка оказывает Волгоградское водохранилище, из которого в нижний бьеф сбрасывается вода, бедная фитопланктоном. На участке с. Черный Яр — с. Сероглазовка величины первичной продукции возросли в 3 раза (27 мкг С/л в час или 1020 мг С под 1 м² в сутки). Полученные нами данные хорошо согласуются с данными Л. Н. Волошко (1969), которая указывает на полное восстановление речного планктона на этом участке. Количество водорослей, представленных диатомовыми, возрастает здесь в 50 раз.

Некоторое снижение интенсивности фотосинтеза наблюдалось на участке с. Замьяны — с. Оля. Величины первичной продукции фотосинтеза здесь равнялись 22 мкг С/л в час или 594 мг С под 1 м² в сутки, что также хорошо согласуется с данными Л. Н. Волошко, наблюдавшей уменьшение интенсивности развития фитопланктона за счет понижения относительного значения диатомовых водорослей.

Известно, что интенсивность фотосинтеза фитопланктона резко убывает с глубиной в связи с уменьшением в воде энергии светового потока. Чтобы рассчитать относительную скорость фотосинтеза в толще воды, нами производились определения зависимости скорости фотосинтеза на разных горизонтах от проникновения света в толщу воды и от вертикального распределения фитопланктона (рис. 2 и 3).

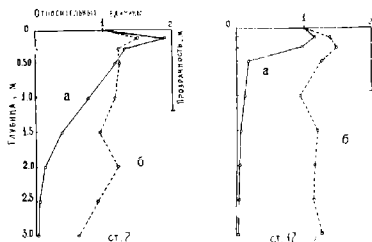


Рис. 2. Проникновение света (а) и вертикальное распределение фитопланктона (б) в водной толще Горьковского (ст. 7) и Куйбышевского (ст. 17) водохранилищ.

Из графика видно, что в основном фотосинтезирующий слой расположен на горизонте 0—2.0 м. Исключение составляет ст. 176 (с. Ундоры), где прозрачность воды равнялась 0.90 м, и фотосинтезирующий слой располагался на глубине 0.15—1.0 м. Фитопланктон в толще воды распределялся слоями. На ст. 72 у г. Пучежа (Горьковское водохранилище) и на ст. 31 у г. Дубовка (Волгоградское водохранилище) ярко выражены два пика скопления фитопланктона на глубине 0.15—0.30 и 1.5—2.0 м

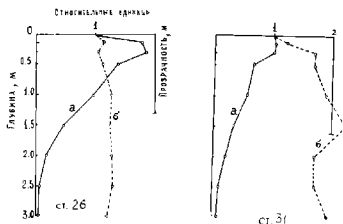


Рис. 3. Проникновение света (а) и вертикальное распределение фитопланктона (б) в водной толще Волгоградского водохранилища (на ст. 26 и 31).

Таблица 1
Среднесуточные величины разрушения органического вещества в Волге и ее водохранилищах

Наименование участка	Глубина, м	Прозрач- ность, м	Темпера- тура, °С	Деструкция, мг С	
				в л	под 1 м²
Волга					
Рыбинск — пос. Рыбница	6.5	0.70	15.9	0.060	388
Рыбница — Плес	11.0	0.85	16.4	0.110	1210
Горьковское водохранилище					
Юрвец — плотина ГЭС	13.0	1.15	17.0	0.182	2365
р. Ока	5.0	0.80	22.4	0.356	1790
Волга от г. Горького до Чебоксар	6.0	0.80	21.4	0.293	1765
Куйбышевское водохранилище					
Зеленодольск — Камское устье	14.0	1.40	21.0	0.109	1531
Камское устье — г. Сенгилей	19.0	0.95	19.8	0.098	1412
Сенгилей — плотина ГЭС	21.0	2.00	17.8	0.134	3510
р. Кама	19.0	0.90	20.4	0.092	1750
Черемшанский залив	15.0	1.40	17.4	0.196	2940
Саратовское водохранилище					
пос. Зольное — Каширы	14.0	1.80	18.3	0.114	1603
пос. Каширы — дер. Ивановка	15.0	1.85	18.7	0.112	1688
Ивановка — плотина ГЭС	15.0	1.85	19.1	0.056	846
Волгоградское водохранилище					
Вольск — дер. Нижняя Добринка	15.2	1.30	19.6	0.15?	2300
дер. Нижняя Добринка — плотина ГЭС	29.0	1.50	20.4	0.191	5550
Волга					
Волгоград — с. Каменный Яр	11.0	1.30	21.4	0.155	1705
с. Черный Яр — с. Сероглазовка	11.5	0.95	21.6	0.264	3400
с. Сероглазовка — с. Оля	14.0	0.75	21.7	0.180	2500

Сравнительные величины суточной деструкции органического вещества в Волге и ее водохранилищах

Наименование станций	Поверхностные пробы		Интегрированные пробы	
	мг С/л	под 1 м²	мг С/л	под 1 м²
Ока выше г. Горького	0.358	1790	0.430	2159
Волга ниже г. Лысково	0.266	1596	0.370	2210
Волга ниже г. Козьмодемьянска	0.348	1390	0.521	2090
Куйбышевское водохранилище				
Выше Зеленодольска	0.022	330	0.092	1380
Ниже Казани	0.222	3330	0.374	5600
Выше Камского устья	0.078	936	0.070	840
Кама, 25 км выше устья	0.092	1740	0.078	1480
Ниже г. Тегуши	0.048	1344	0.033	925
Ниже Ульяновска	0.148	1480	0.081	810
Черемшанский залив	0.196	2940	0.078	1170
Против урб. Подвалье	0.140	2100	0.129	1935
Против г. Тольятти, правый берег	0.255	9700	0.255	9700
Саратовское водохранилище				
Ниже Сызрани	0.055	825	0.066	990
Волгоградское водохранилище				
Ниже Саратова	0.173	2690	0.137	2050
Против с. Золотое	0.170	2810	0.141	2330
Ниже Камышина	0.211	5490	0.204	5300
Ниже с. Горный Балыклей	0.148	3400	0.200	4600
Против Дубовки	0.148	5030	0.104	3540
Среднее	0.170	2718	0.187	2728

(рис. 3). На ст. 176 небольшое скопление фитопланктона наблюдалось на глубине 0.30 м, а на ст. 26 (у Саратова) фитопланктон в 3-метровом слое был распределен равномерно.

В табл. 1 представлены результаты анализов деструкции органического вещества. Наиболее интенсивно процессы распада происходили в Волге на участке Горький — Чебоксары, с. Черный Яр — с. Сероглазовка и в Оке. Здесь величины деструкции достигали 0.26—0.36 мг С/л. С наименьшей скоростью распад органического вещества протекал в Саратовском водохранилище на участке от дер. Ивановки до плотины, в Куйбышевском водохранилище от пос. Камское Устье до г. Сенгилей и в р. Волге от г. Рыбинска до пос. Рыбницы. Среднесуточные величины деструкции колебались здесь в пределах 0.056—0.098 мг С/л.

В пересчете на весь столб воды величины деструкции органического вещества в несколько раз превышали величину продукции фотосинтеза. Это свидетельствует о том, что, кроме фотосинтеза водорослей, в водоем поступает органическое вещество аллохтонного происхождения. Кроме того, большое превышение деструкции над продукцией на единицу площади на отдельных участках водоема определялось большими глубинами.

При сопоставлении величины суточной деструкции органического вещества в поверхностных и интегрированных по глубине пробах воды (табл. 2) нам не удалось установить каких-либо определенных закономерностей. В одном случае деструкция происходила интенсивнее в поверхностной пробе, в другом — в интегрированной пробе. В большинстве случаев эти колебания не превышали предела ошибки метода.

ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИЙ, ВРЕМЯ ИХ ГЕНЕРАЦИИ И ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ БИОМАССЫ

Бактериопланктон таких водохранилищ как Рыбинское, Горьковское и Куйбышевское изучен наиболее полно, менее изучены Саратовское, Волгоградское и незарегулированные участки р. Волги.

М. И. Новожиловой (1955) в Рыбинском, Е. П. Розановой (1959) и А. П. Романовой (1965) в Горьковском, А. В. Иватиным (1968) в Куйбышевском водохранилищах установлено, что существенной разницы в содержании бактерий в воде по вертикали не наблюдается. Поэтому мы ограничились определением численности бактерий в поверхностных пробах.

Содержание бактерий в различных участках Волги и ее водохранилищах колебалось в широких пределах, что объясняется влиянием многих факторов: уровня режима, временем существования, степенью зарастания, температурой, скоростью течения, интенсивностью развития фитопланктона, скоростью размножения и интенсивностью выедания бактерий зоопланктоном.

Общая численность бактерий (табл. 3) в среднем колебалась от 2.2 до 4.1 млн/мл. Наибольшие величины численности бактерий наблюдались в Оке, Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища

Таблица 3

Средние величины численности бактерий, время их генерации
и бактериальная продукция в Волге и ее водохранилищах

Наименование участка	Температура, °C	Прозрачность по диску Секки, м	Общее число бактерий, млн/мл	Время генерации общего числа, час.	Скорость выедания бактерий зоопланктоном, тыс./час в 1 мл	Содержание фитопланктона, тыс./мл	Продукция бактериальной биомассы, мгт С/л в сутки	Бактериальная ассимиляция CO ₂ , мгт С/л
Приплотинный участок Рыбинского водохранилища	15.8	1.60	2.2	14	136	1.2	22.6	1.36
Волга от Рыбинска до Костромы	16.1	0.70	3.1	13	337	1.3	42.6	2.54
Горьковское водохранилище	16.7	1.15	2.7	17	288	0.6	32.0	1.93
Ока	22.4	0.80	3.7	—	—	—	195.0	11.7
Волга от плотины Горьковской ГЭС до г. Чебоксары	20.4	0.90	3.3	16	432	2.6	62.5	3.75
Куйбышевское водохранилище	19.9	1.50	2.7	15	247	0.3	32.0	1.92
Кама	20.4	0.90	2.4	—	—	—	54.3	3.26
Черемшанский залив	17.4	1.40	3.7	24	251	—	36.3	2.18
Саратовское водохранилище	18.5	1.90	3.3	23	252	0.8	26.5	1.59
Волгоградское водохранилище	19.9	1.30	2.3	16	320	0.6	43.6	2.61
Волга от Волгограда до с. Оля	21.5	0.90	4.1	12	588	0.5	76.6	4.60

и в дельте Волги, где вода песет большое количество взвешенных терригенных частиц. Наименьшее количество бактерий было в Рыбинском и Волгоградском водохранилищах. В этих колебаниях численности бактерий не всегда удается установить закономерность. Некоторое увеличение численности бактерий отмечалось в нижней части Горьковского водохранилища у р. Пучеж. Повышенное содержание бактериопланктона в районе р. Пучежа наблюдала также А. П. Романова (1965). Однако в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах наблюдалась тенденция снижения численности бактерий от верховья к плотине.

После зарегулирования Волги численность бактерий в Саратовском водохранилище увеличилась в 1,5 раза. Это объясняется тем, что в первые годы существования водохранилищ происходит накопление легко разлагающихся органических веществ, влияющих на развитие бактерий.

Чтобы иметь представление о продукции бактериальной биомассы, важно знать скорость размножения бактерий, а также скорость выедания их зоопланктоном.

Как видно из табл. 3, время генерации общего числа бактерий в среднем по Волге и ее водохранилищам колебалось в пределах от 12 до 24 час. Полученные величины достаточно близко совпадают с данными М. И. Новожиловой (1957) для Рыбинского, С. А. Крашенинниковой (1960) для Горьковского и А. В. Иватина (1968) для Куйбышевского водохранилищ.

Наиболее интенсивное размножение бактерий наблюдалось в дельте Волги, наименее — в Саратовском водохранилище и Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища.

Количество съеденных зоопланктоном бактерий в Волге и ее водохранилищах колебалось от 136 до 588 тыс. клеток в 1 мл воды за час. Наиболее интенсивное выедание бактерий зоопланктоном наблюдалось на зарегулированных участках Волги, наименее — в водохранилищах.

В. И. Романенко (1964 б) показал, что при развитии тетеротрофных бактерий в водоеме происходит ассимиляция C/CO_2 в количестве 6% от общей биомассы бактерий. Это дает возможность рассчитать продукцию биомассы бактерий в воде (табл. 3).

Бактериальная ассимиляция CO_2 в среднем в Волге и ее водохранилищах колебалась от 1,36 до 11,7 мгк С/л в сутки. Максимальная величина ассимиляции CO_2 наблюдалась в Оке, минимальная — в Рыбинском, Саратовском, Куйбышевском и Горьковском водохранилищах. Соответственно прирост биомассы бактерий в воде за сутки изменялся в том же порядке. В общем продукция бактериальной биомассы колебалась в пределах 22,6—195,0 мгк С/л в сутки.

Из полученных результатов видно, что между продукцией бактериальной биомассы и скоростью выедания бактерий зоопланктоном существует прямая зависимость. Чем выше продукция бактериальной биомассы, тем больше скорость выедания.

Численность сапрофитов в воде обследованных водоемов колебалась в пределах от 0,3 до 2,6 тыс. клеток в 1 мл. На отдельных станциях эта величина достигала 6200 клеток на 1 мл. По содержанию сапрофитных бактерий в известной мере можно судить о санитарном состоянии водоема. В районах промышленных городов (Куйбышев, Вольск, Саратов и др.) под влиянием спускаемых сточных вод наблюдалось увеличение численности сапрофитной микрофлоры.

В чистых водах Куйбышевского, Горьковского, Волгоградского водохранилищ содержание сапрофитной микрофлоры в среднем составляло 300—600 клеток в 1 мл.

Таким образом, в июле 1969 г. наиболее продуктивными оказались незарегулированные участки Волги, наименее — водохранилища. Существенное влияние на увеличение продукции оказывали притоки рр. Немда, Унжа, Ока, Сура, Ветлуга, Кама и др. Максимум фотосинтеза наблюдался на горизонте 0.15—0.30 м. Глубже 2.0 м фитопланктон находился в состоянии полного светового голодания.

В столбе воды от поверхности до дна процессы деструкции превышали продукцию.

Общее количество бактерий колебалось в среднем от 2.2 до 4.1 млн/мл воды. Ниже впадения р. Керженец, у городов Куйбышева, Волска, Саратова и др., наблюдалось повышенное содержание сапрофитной микрофлоры, что указывает на сильное загрязнение воды этих участков.

Средняя продукция биомассы бактерий на незарегулированных участках р. Волги колебалась от 42.6 до 76.6 мкг С/л воды в сутки, в то время как в Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах соответствующая величина колебалась от 26.5 до 43.6 мкг С/л в сутки.

По всем полученным нами показателям Горьковское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское водохранилища могут быть отнесены к мезотрофному типу.

ЛИТЕРАТУРА

- Волошко Л. Н. 1969. Фитопланктон Нижней Волги и некоторых основных рукавов ее дельты. Гидробиол. ж., т. 5, № 2.
- Зенин А. А. 1965. Гидрохимия Волги и ее водохранилищ. Гидрометиздат, Л.
- Иваниц А. В. 1968. Микробиологическая характеристика Куйбышевского водохранилища в 1965 г. Микробиология, т. 37, вып. 2.
- Иванов М. В. 1955. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиология, т. 24, вып. 1.
- Крашенинникова С. А. 1960. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища во второй год его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3(6).
- Кузнецов С. И. и Романенко В. И. 1963. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лабораторное руководство. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Кузнецов С. И. и Романенко В. И. 1967. Микробиологическая характеристика Цимлянского водохранилища. В сб.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутр. водоемов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15(18).
- Новожилова М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в Рыбинском водохранилище. Микробиология, т. 24, вып. 6.
- Новожилова М. И. 1957. Время генерации бактерий и продукция бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. 26, вып. 2.
- Разумов А. С. 1932. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха. Микробиология, т. 1, вып. 2.
- Розанова Е. П. 1959. Характеристика бактериального населения Горьковского водохранилища в первый год его существования. Бюлл. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Романова А. П. 1965. Численность бактериопланктона Горьковского водохранилища на 3—5-м годах его существования. В сб.: Рыбохозяйственное освоение Горьковского водохранилища. Изв. ГосНИОРХ, т. 59.
- Романенко В. И. 1964 б. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флорой воды. Микробиология, т. 33, вып. 4.
- Романенко В. И. 1970. Величины суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью C^{14} . Информ. бюлл. № 5. ИБВВ АН СССР.
- Сорокин Ю. И. 1959. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Салманов М. А. и Сорокин Ю. И. 1961. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище. Тр. Ихтиол. комиссии АН СССР, вып. 11.
- Пырина И. Л. 1966. Первичная продукция фитопланктона в Иеванковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. В сб.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 13(16).

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ БАКТЕРИАЛЬНОГО РАЗРУШЕНИЯ НЕФТЯНЫХ ОСТАТКОВ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

В разрушении нефти, попавшей в водоем, основную роль играют микроорганизмы, как это показано исследованиями А. А. Ворошиловой и Е. В. Диановой (1950). Дальнейшие наблюдения подтвердили широкое распространение во внутренних водоемах бактерий, окисляющих углеводороды нефтяных загрязнений (Мосевич, 1957; Полякова, 1962; Марголина, 1967; Гавришова, 1969). Однако интенсивность процессов разрушения нефтепродуктов, попавших в водоем, до сих пор остается неопределенной. Имеется лишь работа Зобелла (ZoBell, 1950), в которой автор нашел, что скорость разрушения нефти в море под воздействием микроорганизмов может достигнуть $100-960 \text{ мг/м}^3$ в сутки или $36-350 \text{ г/м}^3$ в год. Эти расчеты основаны на лабораторных опытах с культурами бактерий, а такова ли на самом деле скорость распада нефтяных отходов в водоеме, остается неясным. Задачей наших исследований было выяснить роль микроорганизмов в разрушении нефтяных остатков в ряде водохранилищ Европейской части СССР и показать интенсивность этого процесса в естественных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены на реке Шексне до ее зарегулирования и на Череповецком водохранилище, на свирских водохранилищах и Онежском озере, на всех волжских водохранилищах от Калинин до Волгограда и на Цимлянском водохранилище.

Вода для анализов отбиралась из поверхностного горизонта в стерильную посуду. Посев производился методом титров в пенициллиновые склянки со стерильной минеральной средой № 71 (Кузнецов, Романенко, 1963) или средой Раймонда (Raymond, 1961). В качестве источника органического вещества добавлялись стерильно керосин, соляровое масло, нафталин, парафин. Посев из поверхностной пленки производился вымеренной петлей. Вода для этой цели отбиралась специальной воронкой (Беляев, 1967).

Об интенсивности окисления нефтяных остатков в экспедиционных условиях судили по потенциальной способности воды к их окислению (ПОС) (Дзюбан, 1958). С этой целью в темную склянку с испытуемой водой помещали каплю керосина или соляровое масло и инкубировали при 20° в течение 3 суток. Затем, в опытах, а также в контрольной склянке без солярового масла определяли количество растворенного кислорода. По разности этих двух определений судили о величине потенциальной способности к окислению. Поскольку анализы всегда производились при 20°C , то мы получали сравнимые результаты для разных вод.

В лаборатории с водой Рыбинского и Горьковского водохранилищ были поставлены опыты по непосредственному определению разрушения растворенных нефтепродуктов естественной микрофлорой воды. Полученные данные были сопоставлены с имеющимися величинами ПОС и сделаны соответствующие пересчеты, дающие представление о порядке величин разрушения нефтяных остатков в водоеме за счет жизнедеятельности микроорганизмов.

Количество нефтепродуктов в воде определяли нефелометрическим методом (Лурье, Рыбникова, 1966) на ФЭКН-56 в кюветках со стороной 10, 20 и 30 мм. В качестве стандартного раствора был использован раствор солярового масла. Определение в таком случае возможно при содержании солярового масла в пробе от 0,5 до 13 мг.

1. КОЛИЧЕСТВО УГЛЕВОДОРОДОКИСЛЯЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМАХ

Развитие микроорганизмов, окисляющих нефть, может служить показателем нефтяного загрязнения (Ворошилова и Дианова, 1952; Мосевич, 1957; Полякова, 1962; Гавришова, 1969). Максимальное количество углеводородоокисляющих бактерий наблюдалось в Горьковском водохранилище (табл. 1), где в большом количестве встречались также бактерии, использующие парафин и нафталин. Район Ярославля и Костромы и устье Печегды выделяются наибольшим содержанием углеводородоокисляющих микроорганизмов (табл. 2). В других водоемах численность нефтяной микрофлоры была гораздо ниже. Особенно слабо эти микроорганизмы развивались в Онежском озере, Свирском, Рыбинском и Цимлянском водохранилищах (табл. 1).

Таблица 1
**Максимальные количества углеводородоокисляющих бактерий
в различных водохранилищах (в 1 мл)**

Водохранилища	Год, месяц	Число станций	Количество бактерий, окисляющих			
			керосин	соляровое масло	парафин	нафталин
Онежское озеро	1961, сентябрь	3	1	1	1	0
Свирские	1961, сентябрь	5	—	0	1	0
р. Шекса	1961, сентябрь	3	10000	100	1000	100
Череповецкое	1963—1964	12	—	1000	—	—
Рыбинское	1961—1966	25	100	100	1	1
Иваньковское	1962, октябрь	9	10	10	10	10
Угличское	1962, октябрь	4	10	10	0	1
Горьковское	1961—1967	120	100000	100000	1000	100
Волгоградское	1965, июль	8	—	1000	—	1
Куйбышевское	1965, июль	6	—	100	—	10
Цимлянское	1965, июль	9	—	10	—	0

Бактерии, окисляющие керосин и соляровое масло, встречались повсеместно во всех исследованных водохранилищах в количестве, достигающем в отдельных пробах до 10—100 тыс. мл. Бактерий, способных окислять парафин и нафталин, было гораздо меньше — обычно не больше 10—100 клеток в 1 мл, и встречались они лишь в половине исследованных проб. В волжских водохранилищах эти бактерии найдены в районе Калинина, Ярославля, Горького, Казани, в р. Печегде. В других местах эти бактерии не обнаружены. По-видимому, керосин и соляровое масло содержат более широкий набор углеводов, которые могут использовать водные микроорганизмы, тогда как парафин и нафталин окисляются более ограниченным числом видов бактерий.

Численность и потенциальная способность бактерий к окислению солярового масла в воде Горьковского водохранилища в 1966 г.

Район исследований	Количество бактерий в 1 мл воды		ПОС мг O_2 /л за 3 суток		
	мин.	макс.	мин.	макс.	средняя
Рыбинск	1	1000	0	0.47	0.23
Печегда	1000	100000	0.44	1.02	0.76
Ярославль	100	100000	0.77	2.45	1.30
Кострома	100	100000	0.47	1.66	1.11
Реки Желвага, Немда, Унга	10	100	0.32	1.57	0.75
Плес	10	1000	0.0	2.0	1.0
Кинешма	100	1000	0.84	1.40	1.11
Озерная часть	1	10	0.90	1.02	0.94

В поверхностной пленке происходит концентрация углеводородокисляющих бактерий (табл. 3).

Таблица 3

Количество бактерий, окисляющих соляровое масло в 1 мл воды из поверхностного слоя и поверхностной пленки (июль, 1965)

Место отбора проб	Вода с глубины 10—30 см	Поверхностная пленка
Ярославль	100	1000
Кострома		10000
Чкаловск	10	100
Ниже Куйбышевской ГЭС	10	10
Балаково	100	1000
Саратов	10	100

2. ИНТЕНСИВНОСТЬ РАСПАДА НЕФТЯНЫХ ОТХОДОВ В ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМАХ

В экспедиционных условиях для определения интенсивности разрушения нефтяных отходов мы использовали величину потенциальной способности микрофлоры воды к их окислению — ПОС. В табл. 4 приведены результаты подобных определений, полученные нами во время рейсов на экспедиционных судах Института биологии внутренних вод АН СССР. За трое суток на окисление солярового масла в различных водоемах идет от 0.3 до 2.8 мг O_2 /л. Наиболее высокие цифры получены для водоемов, загрязненных нефтью, что совпадало с максимальной численностью углеводородокисляющих бактерий. Подобная закономерность отмечена также И. Н. Дзюбан-Поляковой (1963) для Невской губы и Н. А. Гавришовой (1969) на Дунае. Таким образом, по величине ПОС в какой-то мере можно судить об интенсивности окисления нефтяных остатков в водоемах.

Обращает на себя внимание снижение ПОС (до 0.3 мг O_2 /л) в приплотинных участках Горьковского, Волгоградского и свирских водохра-

**Интенсивность окисления нефтяных отходов в различных водоемах
(средняя для данного пункта)**

Водоем	ПОС, мг O_2 /л, в сут.
р. Шекса (до зарегулирования)	0.86
Белое озеро	0.89
р. Ковжа	0.32
Онежское озеро	0.48
Сверские водохранилища	
Речная часть	1.28
Приплотинный участок	0.27
Сиверское озеро	0.24
Рыбинское водохранилище	
Коприно	1.10
Центр	0.40
Горьковское водохранилище	
Речная часть	2.40
Приплотинный участок	0.30
Куйбышевское водохранилище	2.80
Волгоградское водохранилище	
Речная часть	2.90
Приплотинный участок	0.30
Цимлянское водохранилище	0.90

нилищ; оно сопровождается уменьшением численности углеводородокисляющей микрофлоры.

Сравнивая результаты анализов, выполненных осенью и летом в Горьковском водохранилище (табл. 5), можно заметить, что осенью при снижении температуры воды до 5—8° численность углеводородокисляющей микрофлоры значительно уменьшается. Однако величина ПОС для двух различных сезонов оказалась примерно одинаковой. Очевидно, она не эквивалентна истинной скорости самоочищения в водоеме, поскольку анализы производились при 20°, а не при температуре водоема. Лишь в летний период ПОС близка к скорости разрушения углеводородов в естественных условиях.

**3. ЛАБОРАТОРНЫЕ ОПЫТЫ ПО РАЗРУШЕНИЮ НЕФТЯНЫХ ОСТАТКОВ
И СРАВНЕНИЕ ИХ С РЕЗУЛЬТАТАМИ ЭКСПЕДИЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ**

Величина ПОС не дает представления об истинной скорости распада нефтяных отходов, которую можно определить лишь на основании убыли нефтепродуктов в испытуемой воде за тот или иной отрезок времени. В экспедиционных условиях выполнять такие анализы трудно. Поэтому в лаборатории была поставлена серия опытов с целью определить эквивалентные соотношения между величинами ПОС и непосредственной убыли нефтяных остатков. В бутыль с 4—6 л водохранилищной воды вносилось 8—12 мг/л солярового масла в виде раствора в эфире, и вода тщательно взбалтывалась в течение получаса. Затем определялось

Таблица 5

Численность углеводородокисляющих микроорганизмов и их потенциальная способность к окислению углеводов в воде Горьковского водохранилища

Место отбора проб	Дата анализа	Потребление кислорода (в мг O ₂ /л за 3 суток) на окисление		Количество бактерий в 1 мл воды, окисляющих			
		керосина	солярового масла	керосин	соляровое масло	парафин	нафталин
Рыбинск	Июль 1961	—	1,51	>1000	>1000	>10	>10
	Октябрь 1962	2,90	1,59	10	100	10	0
Константиновское	Июль 1961	0,36	1,21	>1000	>1000	>100	10
	Октябрь 1962	1,02	0,25	1000	1000	100	1
Ярославль	Июль 1961	1,69	1,19	100	>1000	>100	10
	Октябрь 1962	1,42	1,50	100	10	1	1
5 км ниже Ярославля	Июль 1961	1,87	0,87	>10000	>10000	>1000	100
	Октябрь 1962	1,27	1,43	10000	100	100	1
Некрасовское	Июль 1961	0,35	0,18	>100	>100	>100	100
	Октябрь 1962	1,95	1,32	1	100	10	10

Таблица 6

Интенсивность разрушения солярового масла в естественной воде (мг/л)

Место отбора проб	Длительность опыта, сутки	Начало	Конец	Разрушилось		Разрушилось за 1 сутки
				мг/л	%	
Рыбинское водохранилище:						
Коприно	4	10,4	3,0	7,4	71	1,65
Брейтово	4	6,0	1,8	4,2	70	1,05
Горьковское водохранилище:						
Сокольское	4	4,4	2,1	2,3	52	0,56
Ярославль	4	6,2	2,7	3,5	57	0,9
	2	4,7	2,1	2,6	55	1,05
	2	6,9	1,0	5,9	86	2,95

исходное количество солярового масла и через 2—4 суток. За этот период в 1 л поверхностной воды Горьковского и Рыбинского водохранилищ за счет деятельности бактерий и ряда абиогенных факторов разрушилось от 2,5 до 6,6 мг солярового масла, а за сутки — от 0,6 до 3 мг (табл. 6).

Можно предположить, что окисление солярового масла, которое было нами взято как образец нефтяных загрязнений, при концентрациях порядка нескольких миллиграммов в 1 л может происходить как биологически, так и химически. Для проверки этого предположения был поставлен опыт с водой, взятой в районе Ярославля. Вода была простерилизована в автоклаве, в нее добавлен эфирный раствор солярового масла, и инкубация производилась в течение 4 суток при температуре речной воды. Оказалось, что окисление, а возможно и испарение солярового мас-

ла происходят и в стерильной воде. Интенсивность этого процесса достигает 0.6 мг/л в сутки.

Если мы примем величину абиогенного распада за 0.6 мг/л в сутки, то за счет естественной микрофлоры за сутки в 1 л воды разрушается от 0.3 до 2.3 мг солярового масла. Сравнив полученные в этих опытах цифры с величинами ПОС воды из этих пунктов к окислению солярового масла, можно заключить, что 1 мг кислорода окисляет от 1 до 3 мг масла (табл. 7).

Таблица 7

Сравнение величин потенциальной способности воды к окислению углеводов с непосредственными величинами разрушения солярового масла

Место отбора проб	ПОС мг O_2 /л в сутки (среднее)	Окисление углеводорода микрофлорой воды, мг солярового масла/л сут. (среднее из 2 анализов)
Рыбинское водохранилище:		
Коприно	0.36	1.05
Центр	0.12	0.45
Горьковское водохранилище:		
Речная часть	0.80	1.03
Приплотинный участок	0.10	0.10
Среднее по водохранилищам	0.35	0.78

В опытах Зобелла и Прокопа (ZoBell, Prokop, 1966) 1 мг кислорода окисляет от 0.5 до 1.4 мг нефти. Эти авторы изучали потребление кислорода при окислении 64 видов нефтей обогащенными культурами углеводород-окисляющих бактерий. Они имели дело с нефтью, диспергированной в определенном объеме воды. Наши опыты ставились с соляровым маслом, находящимся в виде капли на поверхности воды в склянке. Следовательно, условия постановки опытов различны и эквивалентные соотношения будут несколько различаться. Действительно, согласно нашим данным, получается несколько большая величина, чем дают Зобелл и Прокоп.

Если допустить, что 1 мг кислорода окисляет 1 мг углеводорода, то величина ПОС, выраженная в мг O_2 /л в сутки, численно будет соответствовать возможному количеству распавшихся за сутки нефтепродуктов. В различных водохранилищах в 1 л поверхностной воды за сутки в таком случае может распасться от 0.1 до 1 мг нефтяных остатков: до 0.1 мг в р. Ковже, Онежском озере, в центральной части Рыбинского водохранилища, в приплотинных участках Горьковского, Волгоградского и свирских водохранилищ; до 0.36 мг в р. Шексне и Белом озере до зарегулирования, в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, в большинстве районов Цимлянского водохранилища; до 0.80 мг в речной части Горьковского водохранилища; до 0.96 в Куйбышевском и речной части Волгоградского водохранилищ. За три месяца летнего периода это составит от 10 до 100 мг/л нефтяных остатков в пересчете на соляровое масло.

Полученные цифры, как мы видим, совпадают с данными Зобелла (ZoBell, 1950, 1964) по разложению нефти микроорганизмами в море. Однако этот исследователь имел дело с культурами бактерий, а мы —

с природной водой. По-видимому, расчеты Зобелла оказались близки к естественным процессам.

Таким образом, использованный нами метод определения потенциальной способности воды к окислению углеводов дает возможность в экспедиционных условиях с каким-то приближением определять интенсивность разрушения растворенных в воде нефтепродуктов.

ВЫВОДЫ

1. По мере увеличения загрязнения воды нефтью возрастает численность углеводородоксилирующей микрофлоры, достигающая в наиболее загрязненных местах 100 000 кл./мл. Наиболее широко в водохранилищах представлены бактерии, окисляющие керосин и соляровое масло. Парафин- и нафталинооксилирующие бактерии встречаются реже, в меньших количествах и лишь в наиболее загрязненных нефтью районах.

2. По величине потенциальной способности к окислению жидких углеводородов (ПОС) можно четко охарактеризовать водохранилища и отдельные водные массы с разной степенью нефтяного загрязнения.

3. В лабораторных опытах найдены эквивалентные соотношения между величинами ПОС и убылью растворенных продуктов. Это позволило определить интенсивность разрушения нефтяных отходов в исследованных водоемах, которая оказалась равной 0.1—1 мг/л в сутки в пересчете на соляровое масло.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев С. С. 1967. Распределение группы *Caulobacter* в водохранилищах Волго-Дона. Микробиол., 36, 1.

Ворошилова А. А., Дианова Е. В. 1956. О бактериальном окислении нефти и ее миграциях в природных водах. Микробиол., 19, 3.

Ворошилова А. А., Дианова Е. В. 1952. Окисляющие нефть бактерии—показатели интенсивности биологического окисления нефти в природных условиях. Микробиол., 21, 4.

Гавришова Н. А. Микробимальное окисление некоторых нефтепродуктов в воде Дуная. Гидробиол. ж., 5, 3.

Дзюбан И. Н. 1958. К вопросу о способности к самоочищению воды водных водохранилищ от нефтяных загрязнений. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 1.

Дзюбан-Полякова И. Н. 1963. Бактериальное окисление нефтепродуктов в Невской губе, как фактор самоочищения водоема. Автореф. дисс., Л.

Кузнецов С. И., Романенко В. И. 1963. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лабораторное руководство. Изд. АН СССР, М.—Л.

Лурье Ю. Ю., Рыбникова А. И. 1966. Химический анализ производственных сточных вод. Изд. «Химия».

Марголина Г. Л. 1967. Распространение бактерий, окисляющих углеводороды нефтяных загрязнений, в водохранилищах Волги и Дона. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 15(18).

Мосевич М. В. 1957. Микроорганизмы, характеризующие загрязнение р. Волги в районе Куйбышевского и Сталинградского водохранилищ. Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН, 7.

Полякова И. Н. 1962. Распределение микроорганизмов, окисляющих углеводороды, в воде Невской губы. Микробиол., 31, 6.

Raymond R. L. 1961. Microbial oxidation of n-paraffinic hydrocarbons. Developments in industrial microbiol., 2. New York.

ZoBell C. E. 1950. Assimilation of hydrocarbons by microorganisms. Advances in enzymology and related subjects of biochemistry. 10. New York.

ZoBell C. E. 1964. The occurrence effects and fate of oil polluting the sea. Advances in Water Pollution Research. 3. New York.

ZoBell C. E., Prokop I. F. 1966. Microbial oxidation of mineral oils in Barataria Bay bottom deposits. Z. allgemeine Mikrobiol., 6, 3. Berlin.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОЛГЕ И ЕЕ ВОДОХРАНИЛИЩАХ В 1970 г.

В 1970 г. в течение месяца в двух рейсах по Волге на всем судоходном участке от Калинина до Астрахани производилось определение интенсивности образования органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона и его деструкции. В отличие от 1969 г. выполнялось также определение суточной динамики фотосинтеза фитопланктона, сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения первичной продукции органического вещества.

Пробы воды отбирались таким же образом, как и в предыдущем году (В. М. Кудрявцев, настоящий сборник). Методы анализа изложены в лабораторном руководстве (С. И. Кузнецов и В. И. Романенко, 1963). Определение величины часового фотосинтеза фитопланктона производилось по методу В. И. Романенко (1970). Суточную динамику фотосинтеза фитопланктона определяли следующим образом. Пробу воды разливали в склянки объемом 1 л. В 24 часа вносили радиоактивный карбонат натрия. Склянки экспонировались на палубе в аквариуме при температуре воды водоема. Через каждые 2 часа из склянки отбирали порции воды по 50 мл и фильтровали через мембранный фильтр № 5. Радиоактивность водорослей на фильтрах просчитывалась под счетчиком Гейгера-Мюллера. Параллельно с анализом фотосинтеза измерялась освещенность с помощью люксметра.

Определение интенсивности образования органического вещества производили двумя методами — кислородным и радиоуглеродным. Достаточное количество анализов позволило вывести суммарные величины первичной продукции по отдельным участкам и водохранилищам. Результаты анализов приведены в табл. 1 и на рис. 1.

Как видно из приведенных данных, в июне, в момент массового развития диатомовых водорослей, максимальные величины фотосинтеза были в Горьковском, Ивановском водохранилищах и на речных участках Рыбинск — Красный Профинтерн, Балахна — Чебоксары. В Ивановском водохранилище интенсивный фотосинтез наблюдался напротив Конаковской ТЭС. Величина часового и суточного фотосинтеза здесь соответственно равнялась 64 мкг С/л и 0.70 мг С/л. На участке Рыбинск — Кр. Профинтерн наибольшая величина часового и суточного фотосинтеза отмечена против пос. Кр. Профинтерн — 40.7 мкг С/л и 0.73 мг С/л. Наибольшая величина часового и суточного фотосинтеза на участке Балахна — Чебоксары была ниже г. Лысково — 69 мкг С/л и 1.33 мг С/л.

Таблица 1

Суточная величина первичной продукции и деструкции органического вещества в Волге и ее водохранилищах.

Место отбора проб	Продукция				Деструкция			
	мг С/л		г С под 1 м ²		мг С/л		г С под 1 м ²	
	VI	IX-X	VI	IX-X	VI	IX-X	VI	IX-X
Иваньковское водохранилище	0.43	0.26	0.72	0.54	0.27	0.15	1.84	0.84
Угличское	0.26	0.08	0.30	0.14	0.11	0.03	1.30	0.27
Рыбинское ⁺	0.30	0.13	0.33	0.16	0.31	0.05	3.18	0.52
р. Волга (Рыбинск—Кр. Проф-интерн)	0.58	0.14	0.64	0.21	0.32	0.13	2.31	0.82
Горьковское	0.46	0.09	0.89	0.16	0.37	0.05	4.43	0.64
р. Волга (Балахна—Чебоксары)	0.54	0.16	0.89	0.53	0.38	0.13	2.13	0.68
Куйбышевское	0.17	0.24	0.23	0.43	0.14	0.03	1.90	0.69
Саратовское	0.07	0.03	0.10	0.04	0.07	0.02	0.79	0.32
Волгоградское	0.08	0.03	0.09	0.03	0.04	0.02	0.69	0.68
р. Волга (Волгоград—Астрахань)	0.13	0.05	0.16	0.07	0.07	0.05	0.83	0.34
Среднее	0.30	0.12	0.43	0.23	0.21	0.07	1.94	0.58

+ Анализы в Рыбинском водохранилище проводились на 3 станциях приплотинного участка, в остальных — на 8—10 станциях

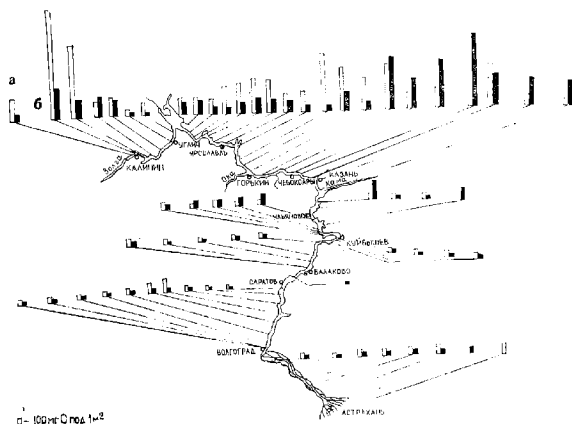


Рис. 1. Суточная продукция фотосинтеза в Волге и ее водохранилищах, мг С под 1 м²
а — в мае — июне, б — в сентябре — октябре

Известно, что интенсивный фотосинтез оказывает влияние на кислородный режим в водоеме. Содержание растворенного кислорода в воде на указанных участках колебалось в пределах от 8,1 до 12,9 мг/л. Максимальное насыщение воды кислородом наблюдалось в Горьковском водохранилище, в среднем 115%. Здесь же была отмечена высокая величина рН воды 8,9 и наименьшее содержание минерального азота * 0,260 мг/л и фосфора * 0,006 мг/л, что связано с интенсивным развитием водорослей. Биомасса фитопланктона * на указанных участках была наибольшей. В Горьковском водохранилище она равнялась 262 г сырого веса под 1 м². В районе Балахна — Чебоксары биомасса фитопланктона в среднем уменьшилась более чем в 2 раза по сравнению с Горьковским водохранилищем. Однако фотосинтез шел достаточно интенсивно. Поскольку в составе фитопланктона преобладали диатомовые водоросли, которые используют кремний, то содержание его на этих участках было наименьшим. Особенно это заметно на речных участках Рыбинск — Кр. Профинтерн 0,26 мг/л и Балахна — Чебоксары 0,64 мг/л. Высокие величины перманганатной окисляемости (в среднем 12,3—15,6 мг О₂/л) и наибольшее потребление кислорода, пошедшего на окисление легкоусвояемого органического вещества (в среднем от 2,26 до 4,42 мг О₂/л) наблюдалось в Ивановском, Угличском, Горьковском водохранилищах и на участках Рыбинск — Кр. Профинтерн, Балахна — Чебоксары.

Из литературных данных известно, что под воздействием притоков грунтовых, промышленных и бытовых сточных вод создается неоднородность воды и для полного перемешивания требуются большие промежутки времени. А. А. Зенин (1965) наблюдал наибольшую неоднородность воды в Волге в 10 км ниже устья Оки. Исследования, произведенные нами в 1969 и 1970 гг. в этом районе, показали, что продукция водорослей у левого берега значительно ниже, чем у правого, где располагалась окская вода. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в Оке достигала величин порядка 104—113 мкг С/л в час и от 0,655 до 0,710 мг С/л в сутки. Влияние Оки на интенсивность фотосинтеза у правого берега прослеживается на 170 км ниже впадения в Волгу.

Весьма заметное уменьшение продукции фитопланктона наблюдалось на участке от Камского устья до Волгоградской ГЭС. Здесь величины часового и суточного фотосинтеза колебались в пределах 4,5—21,6 мкг С/л и 0,04—0,122 мг С/л соответственно. Среднесуточная продукция органического вещества в Волгоградском водохранилище была наименьшей—0,09 г С под 1 м². Биомасса фитопланктона здесь также наименьшая, в среднем 2,37 г под 1 м². В Саратовском и Волгоградском водохранилищах вода была недонасыщена кислородом—84—85% насыщения. Содержание биогенных элементов здесь значительно возросло по сравнению с верхневолжскими водохранилищами. Сумма минерального азота и фосфора была наибольшей в Саратовском водохранилище соответственно 0,546 и 0,026 мг/л и на участке Волгоград — Астрахань—0,568 и 0,44 мг/л. Значительное количество минерального азота находилось в виде нитратов. Перманганатная окисляемость, цветность воды и величина БПК₅ по мере продвижения с севера на юг уменьшались.

В Нижней Волге наблюдалось увеличение первичной продукции. Протиз с. Замыная часовая и суточная величины фотосинтеза фитопланктона достигали 18,8 мкг С/л и 0,208 мг С/л. Биомасса фитопланктона на участке Волгоград — Астрахань увеличилась по сравнению с Волгоградским водохранилищем и составила 3,69 г под 1 м².

* Данные по биомассе фитопланктона любезно предоставил нам Г. В. Кузьмин, а по химическому составу — А. Г. Бакулина.

Осенью интенсивность фотосинтеза фитопланктона почти на всех участках была ниже (в среднем в 2.5 раза), чем в июне. Лишь в Куйбышевском водохранилище интенсивность фотосинтеза возросла в 1.3 раза, что можно объяснить благоприятными условиями для развития фитопланктона. Биомасса фитопланктона уменьшилась здесь очень незначительно по сравнению с июнем, в то время как в других водохранилищах она снизилась весьма заметно.

Относительно более высокая первичная продукция летом и осенью наблюдалась в Ивановском водохранилище и на участке Балахна — Чебоксары. Величины часового и суточного фотосинтеза здесь колебались в пределах от 1.9 до 98 мкг С/л и от 0.017 до 0.530 мг С/л.

Очень резкое снижение величины первичной продукции осенью наблюдалось в Саратовском и Волгоградском водохранилищах, хотя биомасса фитопланктона в Волгоградском водохранилище в это время возросла почти вдвое по сравнению с летом. Такое несоответствие между биомассой фитопланктона и первичной продукцией можно объяснить тем, что фитопланктон осенью находился в стадии отмирания и поэтому фотосинтетическая способность была слабой.

Осенью сумма минерального азота в Волге и ее водохранилищах уменьшилась почти в два раза по сравнению с летним периодом наблюдений. Содержание минерального фосфора и распределение его было таким же, как и в июне, по мере продвижения с севера на юг количество минерального фосфора увеличивалось. В сентябре и октябре величины перманганатной окисляемости были несколько ниже, чем в июне. Сравнительно высокие величины БПК₅ отмечены в Ивановском водохранилище (2.44 мг О₂/л) и на участках Рыбинск — Кр. Профинтерн (2.32 мг О₂/л), Балахна — Чебоксары (2.38 мг О₂/л), минимальные — в Саратовском и Волгоградском водохранилищах (соответственно 0.45 и 0.57 мг О₂/л), т. е. там, где была наименьшая величина первичной продукции, но общее потребление кислорода на дыхании микрофлоры заметно снизилось.

Чтобы рассчитать продуктивность фотосинтеза в толще воды, исходя из величины фотосинтеза в поверхностном слое воды, учитывали факторы проникновения света и вертикального распределения фитопланктона. Результаты анализов представлены на рис. 2 и 3.

Полученные результаты показывают, что фитопланктон почти во всех случаях наблюдения в толще воды (до 5 м) распределялся более или менее равномерно. Фотосинтезирующий слой, при средней прозрачности 1.10 м располагался на горизонте 0—2.0 м. Следовательно, фитопланктон, находящийся ниже 2.0 м подвергался световому голоданию. Максимальный фотосинтез шел на глубине 10—25 см и в 1.1—2.6 раза превышал фотосинтез в поверхностном слое воды, что, вероятно, связано с сильной инсоляцией в этом слое, которая подавляет развитие водорослей.

Наблюдения, произведенные за суточной динамикой фотосинтеза (рис. 4 и 5), показали, что как в июне, так и в сентябре—октябре прирост органического вещества утром до 6 часов идет весьма медленно. Максимальный прирост органического вещества в Ивановском, Горьковском водохранилищах и на участках Рыбинск — Кр. Профинтерн наблюдался с 6 до 8 и с 16 до 18 час. при освещенности 10000—30000 и 25000—13000 лк. В Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском водохранилищах и на участке Волгоград — Астрахань максимальный прирост отмечен с 8 до 10 и с 16 до 18 час. при освещенности 26000—40000 лк. С 12 до 14 час. при освещенности 40000—70000 лк наблюдалось световое подавление фотосинтеза. Практически к 20 час. фотосинтез прекращался и в

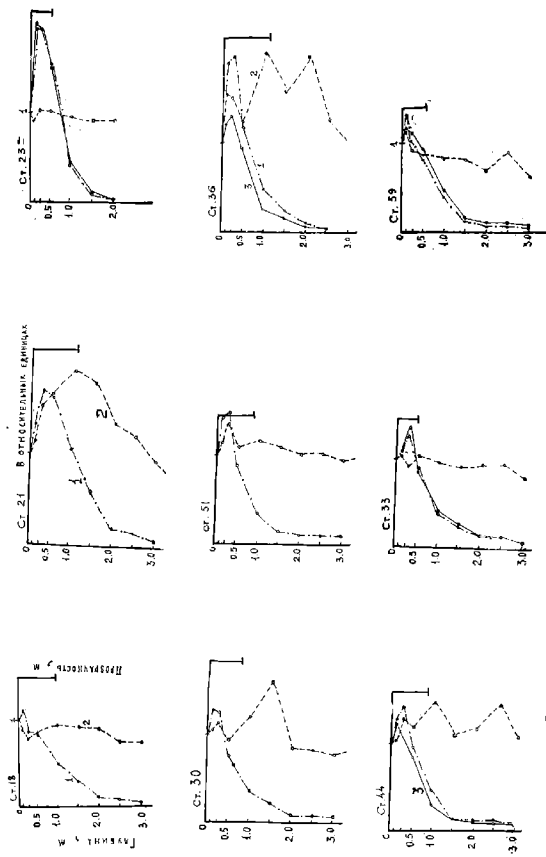
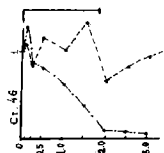
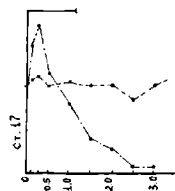
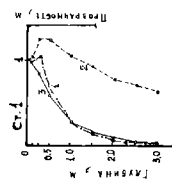
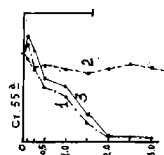
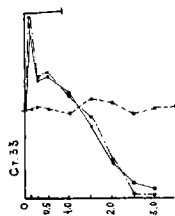
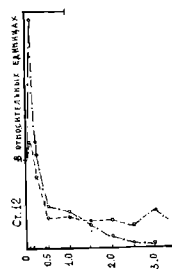
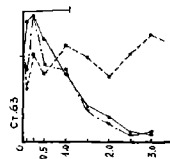
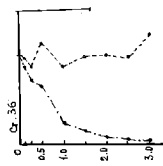
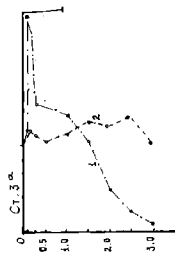


Рис. 2. Зависимость фотосинтеза от глубины и распределения фитопланктона в водной толще воды в июне 1970 г.
 1 — зависимость фотосинтеза фитопланктона от глубины вод. 2 — зависимость фотосинтеза в толще воды от вертикального распределения фитопланктона, 3 — суммарная поправочная кривая



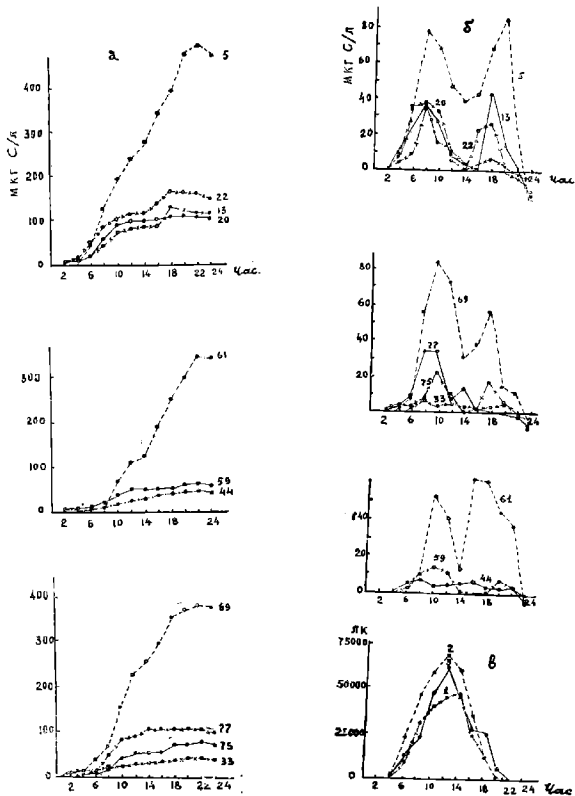


Рис. 4. Суточная динамика фотосинтеза в Волге и ее водохранилищах в июне 1970 г.

а — суточная динамика фотосинтеза фитопланктона в абсолютных величинах (цифры 5; 13 и др. — номера станций), б — динамика прироста органического вещества за каждые 2 часа в мг С/л; в — освещенность в лк: 1 — для Верхней Волги, 2 — для Средней Волги, 3 — для Нижней Волги

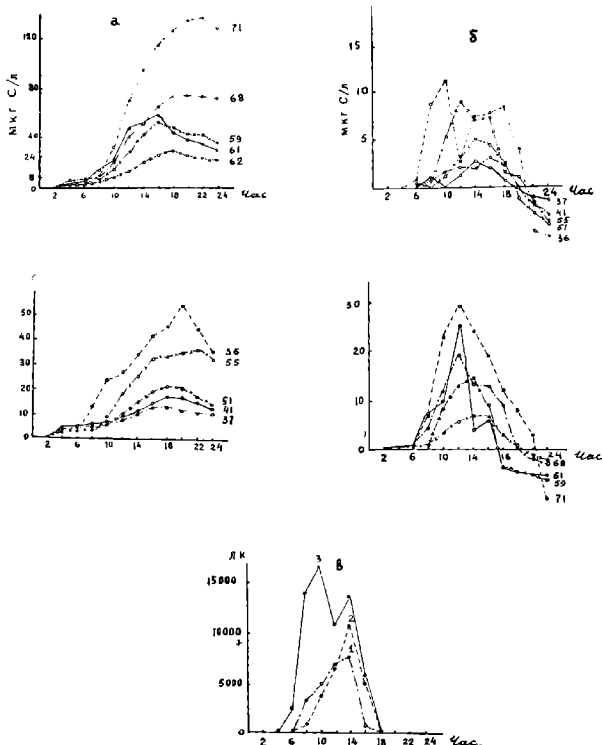


Рис. 5. Суточная динамика фотосинтеза в Волге и ее водохранилищах в сентябре—октябре 1970 г. Обозначения те же, что на рис. 4.

дальнейшем наблюдалась потеря органического вещества. За 4 часа эти потери в среднем в илне составили 19%.

Осенью основной прирост органического вещества наблюдался с 8 до 14 час. при освещенности 10000 лк. С 14 час. освещенность резко снижалась и в 18 час. она равнялась нулю. Практически к 18 час. фотосинтез прекращался и потеря органического вещества за 6 часов темного времени составляла в среднем 30% от синтезированного за день органического вещества.

Параллельно с радиоуглеродным определением интенсивности фотосинтеза фитопланктона производили кислородным методом. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения первичной продукции производили Стиман Нильсен (St. Nielsen, 1964), Г. Г. Винберг и В. Л. Калер (1960), В. И. Романенко (1967) и др. Г. Г. Винберг и В. Л. Калер, принимая дыхательный коэффициент за 0,8, пришли к выводу, что радиоуглеродным методом при экспозиции склянок в течение суток измеряется валовая продукция. К противоположному выводу пришел В. И. Романенко, который, приняв дыхательный коэффициент за 1,0, показал, что величина фотосинтеза фитопланктона, определенная радиоуглеродным методом, в 1,54 раза ниже валовой и почти равна чистой.

Из наших результатов (табл. 2) следует, что соотношение средних величин фотосинтеза фитопланктона, полученных кислородным и радиоуглеродным методами, заметно колеблется в различные сезоны года. В июне сумма валовой продукции для 26 станций равнялась 10,50 мг С/л в сутки, ассимиляция CO_2 по радиоуглеродному методу — 6,99 мг С/л в сутки, т. е. их отношение равно 1,50. Отношение суммы чистой продукции (6,73 мг С/л в сутки) к величине, полученной радиоуглеродным методом, равнялось 0,97. Осенью отношение суммы валовой продукции (14,16 мг С/л) к величине, полученной радиоуглеродным методом (7,17 мг С/л), равнялось 1,97, для чистой продукции (10,45 мг С/л) это отношение равно 1,45, т. е. и в сентябре — октябре величина фотосинтеза фитопланктона, определенная радиоуглеродным методом, была соответственно в 1,50 и в 1,97 раза ниже валовой. В июне величина фотосинтеза фитопланктона почти равнялась чистой продукции, а в сентябре — октябре она была в 1,45 раза выше чистой продукции. Дыхательный коэффициент нами был принят за 1,0. Таким образом, фотосинтез фитопланктона, определяемый с помощью C^{14} , в наших опытах также был близок к чистой продукции.

При условии полного перемешивания воды, когда глубины не превышают 15—20 м, как показал В. И. Романенко (1967 б), можно ограничиться определением деструкции органического вещества в поверхностном слое воды с последующим пересчетом на всю глубину.

Анализы воды волжских водохранилищ показали, что в июне наиболее интенсивный распад органического вещества наблюдался на участке Балахна — Чебоксары, в Горьковском, Рыбинском и Ивановском водохранилищах. Здесь величины деструкции колебались в пределах от 0,17 до 1,63 мг O_2 /л в сутки. Наименьшая скорость распада органического вещества была отмечена для Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Средняя величина деструкции здесь соответственно равнялась 0,13 и 0,19 мг O_2 /л в сутки.

В сентябре — октябре, когда температура воды снизилась, скорость деструкции уменьшилась по сравнению с июнем в среднем по всей Волге в 3,6 раза, а в Рыбинском водохранилище почти в 6 раз. Сравнительно интенсивный распад органического вещества наблюдался в Ивановском водохранилище — средняя величина 0,39 мг O_2 /л в сутки — и на участках Рыбинск — Кр. Профинтерн и Балахна — Чебоксары — 0,36 мг O_2 /л в сутки. Очень слабый, едва уловимый кислородным методом, распад органического вещества для этого периода отмечен в Саратовском и Волгоградском водохранилищах. Здесь средние величины суточной деструкции равнялись 0,05—0,06 мг O_2 /л.

При сопоставлении данных по первичной продукции и деструкции (табл. 1) можно заметить, что в поверхностной пробе воды, где фотосинтез шел интенсивно, первичная продукция органического вещества может

Сравнение двух методов определения первичной продукции
в Волге и ее водохранилищах в 1970 г.

Таблица 2

Место отбора проб	Фотосинтез фитопланктона в мг С/л в сутки						Отношение величин фотосинтеза			
	Радиоугле- родный метод		Кислородный метод				валового к радиоугле- родному			
			валовой продукция		чистая продукция					
VI	IX-X	VI	IX-X	VI	IX-X	VI	IX-X	VI	IX-X	
Ниже г. Кострома	0.692	0.154	1.720	0.344	1.530	0.340	2.48	2.24	2.21	2.20
Против Плеса	0.384	0.139	1.100	0.420	0.610	0.390	2.87	3.02	1.59	1.01
Ниже г. Кинешмы	0.405	0.069	1.340	0.172	0.500	0.105	3.30	2.48	1.23	1.52
Против г. Юрьевца	0.430	0.058	0.049	0.124	0.110	0.049	0.11	2.14	0.25	0.84
Против г. Пучежа	0.621	0.058	0.059	0.157	0.160	0.105	0.09	2.70	0.26	1.81
Ниже г. Лыскова	1.330	0.296	1.270	0.635	0.750	0.517	0.95	2.14	0.56	1.75
Против сел. Ва- сильсурска	0.750	0.517	1.550	0.970	0.930	0.835	2.06	1.88	1.24	1.62
Ниже г. Зелено- дольска	0.656	0.294	1.350	0.740	1.050	0.615	2.06	2.51	1.60	2.09
Ниже г. Казани	0.186	0.277	0.670	0.727	0.340	0.645	3.60	2.62	1.83	2.32
Против пос. Кам- ское Устье	0.112	0.260	0.150	0.410	0.020	0.394	1.34	1.58	0.18	1.51
Против с. Ундоры	0.075	0.018	0.020	0.011	0.040	0.041	0.03	0.61	—	—
Ниже г. Ульянов- ска	0.081	0.020	0.060	0.037	0.050	0.033	0.07	1.85	0.62	—
Против г. Сени- лен	0.066	0.272	0.020	0.067	0.160	0.041	0.30	0.25	2.42	0.15
Против убеж. Под- валее	0.074	0.187	0.120	0	0.070	0	1.62	0	0.95	0
Ниже г. Куйбы- шева	0.109	0.046	0.090	0.048	0.030	0.037	0.82	1.04	0.27	0.80
Против сел. Ерма- кова	0.080	0.020	0.100	0.033	0.030	0.01	1.25	1.65	0.37	—
Против пос. Пе- черского	0.050	0.010	0.014	0.022	0.100	0.022	0.28	2.20	2.00	2.20
Перед плотин. Са- ратовской ГЭС	0.085	0.017	0.070	0.079	0.070	0.048	0.82	4.65	0.82	2.82
Ниже г. Саратова	0.040	0.030	0.100	0.045	-0.040	0	2.50	1.50	—	0
Против с. Золотое	0.093	0.045	0.030	0.079	0	0.022	0.32	1.75	0	0.49
Против г. Камы- шинна	0.080	0.016	0.070	0.037	0.010	0	0.87	2.31	0.12	0
Перед плотин. Волгоградской ГЭС	0.060	0.012	0.040	0.034	0	0	0.68	2.82	0	0
Ниже г. Райгорода	0.100	0.044	0.080	0.022	-0.020	-0.015	0.80	0.50	—	—
Против с. Чер- ный Яр	0.126	0.043	0.190	0.060	0.120	-0.045	1.51	1.40	0.96	—
Против г. Енота- евки	0.103	0.052	0.100	0.206	0.030	0.157	0.97	3.96	0.29	3.02
Против сел. Замь- яны	0.208	0.053	0.150	0.199	0.080	0.157	0.72	3.75	0.38	2.96

* Средняя величина первичной продукции в июне получена для 26 станций,
в сентябре — октябре для 53 станций.

превышать деструкцию. Однако если пересчитать деструкцию на всю толщу, то величина деструкции будет превышать величину фотосинтеза фитопланктона под 1 м².

Полученные результаты показывают, что значительное превышение деструкции над продукцией (в 8—9 раз) наблюдалось в июне в Рыбинском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах, наименьшее (в 2,5 раза) — в Ивановском водохранилище и на участке Балахна — Чебоксары. В сентябре — октябре превышение деструкции над продукцией органического вещества было сравнительно небольшим — в среднем в 2,1 раза. Исключение составляет Саратовское водохранилище и участок Рыбинск — Кр. Профинтерн, где величина соотношения деструкции к продукции оставалась такой же, как и в июне.

ВЫВОДЫ

1. Первичная продукция органического вещества в июне в Ивановском, Горьковском водохранилищах и на речных участках Волги достигала 0,640—0,897 г С под 1 м² в сутки. В то же время в водохранилищах южной полосы — Саратовском и Волгоградском она равнялась 0,10 — 0,09 г С под 1 м² в сутки. Осенью интенсивность фотосинтеза фитопланктона снизилась в среднем в 2 раза, за исключением Куйбышевского водохранилища, где величина первичной продукции по сравнению с июньской возросла от 0,233 до 0,433 г под 1 м² в сутки.

2. Максимальный прирост органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона в Ивановском и Горьковском водохранилищах наблюдался с 6 до 8 и с 16 до 18 час. при освещенности 10000—30000 лк. В Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах наибольший прирост отмечен с 8 до 10 и с 16 до 18 час. при освещенности 260000—40000 лк.

3. Интенсивный распад органического вещества в июне наблюдался в водохранилищах Верхней Волги. Здесь величины деструкции колебались в пределах от 0,17 до 1,63 мг О₂/л в сутки. Наименьшая скорость распада органического вещества отмечена в водохранилищах Средней и Нижней Волги, где среднесуточная величина деструкции равнялась 0,13—0,18 мг О₂/л. Осенью скорость распада уменьшилась по сравнению с летним периодом наблюдения в среднем по всей Волге в 3,6 раза.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. и Калер В. Л. 1960. Сравнительное исследование первичной продукции планктона радиоуглеродным и кислородным методами. ДАН СССР, т. 130, № 2.
- Зенин А. А. 1965. Гидрохимия Волги и ее водохранилищ. Гидрометиздат, Л.
- Кудрявцев В. М. 1973. Продукция фитопланктона, деструкция органического вещества и численность бактерий в Волге и ее водохранилищах (июль, 1969). В настоящей сборнике.
- Кузнецов С. И. и Романенко В. И. 1963. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лабор. руководство. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Романенко В. И. 1967а. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения фотосинтеза фитопланктона. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15(18).
- Романенко В. И. 1967б. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 15(18).
- Романенко В. И. 1970. Величина суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью С¹⁴. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 5.
- Steemann-Nielsen. 1964. Recent advances in measuring and understanding marine primary production. Brit. Ecol. Jubilee Sympos. London—Oxford.

СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ЕДИНИЦЕ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Определение количества фотосинтетических пигментов за последнее время все чаще применяется при гидробиологических исследованиях в качестве показателя степени развития фитопланктона. Многие авторы (Flemer, 1970; Hickman, Round, 1970; Lund, 1970) с этой целью используют концентрацию хлорофилла *a* в воде. Некоторые исследователи по концентрации хлорофилла судят о биомассе фитопланктона (Jenkins, 1955; Czeszuga, 1958; Винберг, 1960, Humphrey, 1963; Сушеня, Финенко, 1964; Ковалева, 1970; Соколова, Соловьева, 1971), принимая содержание этого пигмента в фитопланктоне за 2.5—3% от сухого веса. В действительности количество пигментов в нем варьирует в очень широких пределах в зависимости от видового состава (Margaleff, 1960). Большие колебания содержания хлорофилла возможны даже у одного вида водорослей. Это может быть обусловлено фазой роста водорослей (French, 1967) и факторами среды, наиболее важные из которых—свет (Jørgensen, 1969) и биогенные элементы (Згуровская, Кустенко, 1968, 1969). При спектрофотометрическом методе их определения большое значение имеет точность анализа пигментов. Серьезной проблемой в этом отношении является присутствие в пробах продуктов распада хлорофилла — феофитина, феофорбида, хлорофиллида (Currie, 1962; Moss, 1968). Максимумы поглощения ими света и активного хлорофилла почти совпадают, что вносит заметную ошибку в расчеты и приводит к завышению результатов определений. Хагмейер (Hagmeier, 1961, цит. по: Gillbricht, 1969) считает, что без учета дериватов хлорофилла определение по нему сухого веса фитопланктона приводит к ошибке $\pm 45\%$.

Все это дает основание считать, что данные о биомассе фитопланктона, полученные на основе хлорофиллового метода, являются ориентировочными. Однако многих исследователей привлекает быстрота и достаточно высокая точность определения концентраций хлорофилла. Существующий же счетно-объемный метод вычисления биомассы фитопланктона очень трудоемок и не менее груб. Несмотря на все недостатки, количественное определение фитопланктона по содержанию пигментов (главным образом хлорофилла *a*) остается одним из наиболее распространенных косвенных методов. В связи с этим возникла необходимость провести более детальное изучение данного вопроса и выяснить пределы колебания соотношения между хлорофиллом и биомассой фитопланктона различного состава. По мнению Г. Г. Винберга (1960), данные такого рода существенно бы расширили возможности исследования важнейших сторон проблемы биологической продуктивности водоемов.

В настоящей работе сделана попытка установить предел колебаний содержания фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона различного типа и разной степени его развития в Рыбинском водохранилище.

Исследовалось содержание хлорофиллов (*a*, *в*, *с*), чистого хлорофилла *a* (без феопигментов) и общих растительных каротиноидов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основной материал собран в период открытой воды (май — ноябрь 1969—1971 гг.), а в 1971 г. и зимой. В течение безледного периода сбор проб производился на экспедиционном судне по всему водохранилищу (рис. 1) два раза в месяц, а в зимнее время на вездеходе один раз в месяц (ст. 1, 2, 5—7, 9, рис. 1).

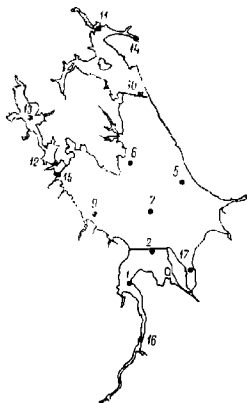


Рис. 1. Расположение станций в Рыбинском водохранилище

Методика отбора и анализа проб описана нами ранее (Елизарова, 1971; 1973), здесь внесены лишь небольшие изменения. Бралась одна усредненная проба из верхнего слоя 0—2 м метровым батометром типа Элгморка. Толченное стекло и мед (в 1971 г.) наносились на мембранный фильтр перед фильтрацией пробы, поскольку, кроме основного их назначения, они могут задерживать клетки мелких водорослей, способных проходить через фильтр № 6. С целью более быстрого извлечения пигментов из водорослей последние разрушались с применением магнитной мешалки типа ММ-2. В результате время экстрагирования пигментов сократилось до 2—5 час.

Видовой состав и биомасса фитопланктона учитывались в тех же пробах, в которых определялось содержание пигментов. Фитопланктон концентрировался из 0.5 л воды путем фильтрации через мембранный фильтр № 6 (1969 и 1970 гг.), а в 1971 г. фильтрат повторно пропусклся еще через фильтр № 5 для задержки мелких форм. Оба фильтра помещались в склянку с 5 мл фильтрата и консервировались подкисленным формальновым фиксатором (Кузьмин, 1971).

Количественная обработка проб фитопланктона производилась по ранее описанной методике (Кузьмин, Елизарова, 1967). Численность клеток водорослей определялась в счетной камере типа Пажотта объемом 0.01 см³ или типа Учинская объемом 0.016 см³.

Содержание пигментов в единице биомассы фитопланктона рассчитывалось графическим способом — по эмпирическим кривым соотношения между обоими показателями. Кривые строились по данным, полученным в разные периоды вегетационного сезона, характеризующиеся определенным типом фитопланктона. При этом результаты измерения пигментов и биомассы наносились на график, где все данные разбивались на несколько групп. Для каждой группы находилась точка, соответствующая среднеарифме-

тическому значению из входящих сюда величин биомассы и концентрации пигмента. Крыная проводилась по этим средним точкам.

Чтобы содержание пигмента, приходящегося на единицу биомассы фитопланктона, в разные периоды было сравнимо, оно рассчитывалось для среднего значения одних и тех же пределов биомассы: 0—0,5, 0,5—1, 1—2 мг/л — при слабом развитии фитопланктона и 0—2, 2—4, 4—6, 6—8 мг/л — при умеренном и сильном.

Фитопланктон условно назывался диатомовым или синезеленым, если диатомовые или синезеленые водоросли составляли не менее 70% биомассы. В остальных случаях фитопланктон считался смешанным.

В работах по пигментам, посвященным изучению фитопланктона как первичного продуцента органического вещества, обычно приводятся данные лишь по хлорофиллу *a*, имеющему особое значение для фотосинтеза. Этим можно ограничиться и при использовании концентраций пигментов для оценки биомассы фитопланктона, так как хлорофилл *a* является самым распространенным и наиболее точно измеряемым пигментом водорослей. Но некоторые авторы (Ahlgren, 1970) считают целесообразным учитывать и дополнительные пигменты, такие как хлорофилл *a* и *c*, и на единицу биомассы фитопланктона рассчитывать суммарный хлорофилл. В данной работе на единицу биомассы рассчитывался как хлорофилл *a*, так и суммарный.

Все формы хлорофиллов, анализируемых стандартным методом (UNESCO, 1966), определяются вместе с продуктами их превращения, которые, как отмечалось, искажают результаты определения. Существующие в настоящее время методы, в том числе использованный в данной работе (Lorenzen, 1967), позволяют получить свободный от некоторых дериватов только хлорофилл *a*. В этом случае учитывается лишь сумма феофитина *a* и феофорбида *a* (так называемых феофигментов). Заметим, что содержание чистого хлорофилла *a* не может быть вычислено простым вычитанием количества феофигментов из величины хлорофилла *a*, измеренной стандартным методом. Последняя меньше истинной суммы: занижено содержание феофигментов, вычисляемых по коэффициенту экстинкции хлорофилла. Поэтому чистый хлорофилл *a* мы вычисляли по формуле Лоренцера (Lorenzen, 1967).

Результаты исследований

Содержание хлорофилла (общий и хлорофилл *a*). В самом начале вегетационного сезона, когда диатомовый фитопланктон находится в стадии нарастания, состав доминирующих видов довольно однороден. В планктоне Волжского и Моложского плёсов чаще всего преобладал *Stephanodiscus hantzschii* Grun., второе место занимала *Melosira italica* ssp. *subarctica* O. Müll. В Главном и Шекснинском плёсах к ним присоединяется *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., который иногда доминировал.

Более разнообразен видовой состав фитопланктона был в период максимального развития диатомовых. Почти во всех плёсах, за исключением Моложского, к этому времени появляются *Asterionella formosa*, Hass. и *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. Изредка, особенно *A. formosa*, они преобладают по биомассе, но чаще встречаются в смеси со *Stephanodiscus hantzschii*, *S. binderanus*, *M. italica* ssp. *subarctica* и *S. astraea* (Ehr.) Grun., составляя все же основную часть биомассы диатомовых. В Моложском же плёсе в заметных количествах продолжали вегетировать *S. hantzschii* и *M. italica* ssp. *subarctica*.

Данные, характеризующие содержание хлорофилла в фитопланктоне этого периода, представлены на рис. 2—3.

Наиболее тесная связь между коррелирующими величинами наблюдалась в случае чистого хлорофилла *a* (рис. 2, III и 3, III). Это обусловлено тем, что весной воды водохранилища, особенно его речных плёсов, содержат максимальное количество взвесей (см. гл. «Гидрология» в кн.: Рыбинское водохранилище, 1972). Входящие в их состав детрит и другие компоненты растительного происхождения могут быть источником весьма значительного количества феофигментов. В период максимального развития весеннего фитопланктона (рис. 3) корреляция между хлорофиллом и биомассой выражена слабее, чем в период нарастания (рис. 2). Одной из причин этого можно считать упомянутую выше большую неод-

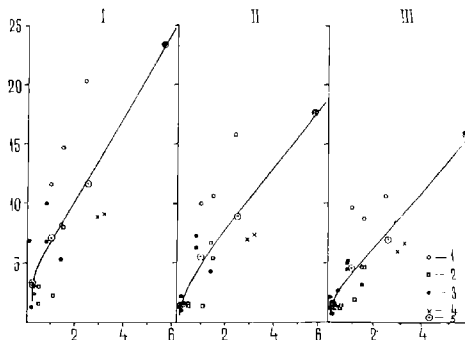


Рис. 2. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для весеннего диатомового фитопланктона в период его нарастания I — суммарный хлорофилл, II — хлорофилл *a*, III — чистый хлорофилл *a*. Биомасса >50%: 1 — *Stephanodiscus hantzschii*, 2 — *Melosira italica* или *M. italica ssp. subarctica*, 4 — *S. binderanus*, 3 — разные формы, 5 — средние точки.

По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л; по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л.

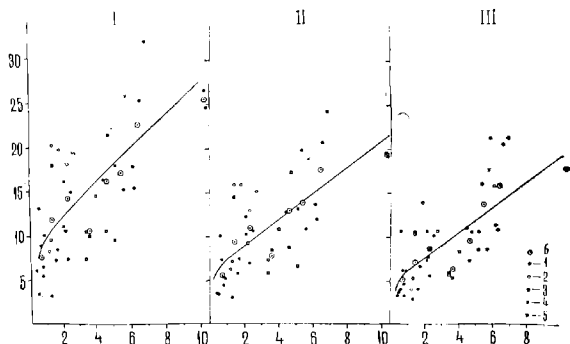


Рис. 3. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для весеннего диатомового фитопланктона в период максимума развития I—III — как на рис. 2. Биомасса >50%: 2 — *Stephanodiscus hantzschii*, 3 — *Melosira italica ssp. subarctica* или *M. italica*, 4 — *S. binderanus*, 5 — *Diatoma elongatum* или *Asterionella formosa*, 6 — средние точки.

По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л; по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л.

нородность видового состава водорослей. Разные водоросли могут содержать в единице своей биомассы неодинаковое количество хлорофилла.

Расположение точек на обоих рисунках (рис. 2 и 3) и построенные по ним кривые указывают на криволинейный характер зависимости содержания хлорофилла от биомассы водорослей в продолжение всего времени развития весеннего диатомового фитопланктона. Особенно резкий скачок можно отметить при биомассе около 2 мг/л. Содержание хлорофилла, приходящегося на единицу биомассы водорослей, рассчитанное по снятым с кривых данным, приведено ниже.

Из приведенных данных видно, что с увеличением биомассы фитопланктона содержание хлорофилла уменьшается. Показательно, что в пределах величин биомассы 2—6 мг/л в период нарастания диатомового планктона и в период максимума его развития содержание хлорофилла в 1 мг сырых водорослей оказалось весьма близким. Например, при биомассе 2—4 мг/л в том и другом случае оно равнялось для суммарного хлорофилла соответственно 4,6 и 4,8, для хлорофилла *a* — 3,5 и 3,5 и для чистого хлорофилла *a* — 2,9 и 3,0 мкг/мг биомассы. Вероятно, это обусловлено тем, что фитопланктон с биомассой более 2 мг/л, собранный в самом начале периода вегетации и рассматриваемый на стадии нарастания, был уже близок к достижению максимума развития. Некоторое различие в содержании хлорофилла намечается при низких биомассах — менее 2 мг/л. Например, хлорофилла *a* в период нарастания в 1 мг водорослей содержалось 4,7 мкг, а во время максимума — 7,5 мкг. Однако эти расхождения, по-видимому, мало достоверны из-за большого разброса, который наблюдается среди данных (рис. 2 и 3), полученных при биомассе фитопланктона менее 2 мг/л.

	Биомасса, мг/л	Σ хлоро- филла, мкг/мг биомассы	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/мг биомассы	Чистый* хлорофилл <i>a</i> , мкг/мг биомассы
Период нарастания диа- томовых	0—2	6,9	4,7	4,1
	2—4	4,6	3,5	2,9
	4—6	4,0	3,1	2,7
Максимум развития диа- томовых	0—2	9,7	7,5	6,2
	2—4	4,8	3,5	3,0
	4—6	3,6	2,7	2,4
	6—8	3,2	2,4	2,2

В июне — июле фитопланктон водохранилища остается довольно разнообразным по своему видовому составу. Продолжают развиваться в основном те же водоросли, которые встречались и в период максимума развития весеннего фитопланктона. Однако численность их невелика, и общая биомасса фитопланктона не превышает 2,5 мг/л. В Главном плёсе водохранилища преобладала *Asterionella formosa*. Ей сопутствовали *Diatoma elongatum*, *Tabellaria fenestrata* var. *asterionelloides* Grun., *Melosira islandica* O. Müll. В Волжском плёсе доминирующими по численности и по биомассе были *Stephanodiscus astraea*, *S. hantzshii* и *S. binderaanus*. Вместе с ними встречались *Tabellaria fenestrata*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* Kitt. В Моложском плёсе основную биомассу по-

прежнему создавали *Melosira italica* ssp. *subarctica*, *M. italica* (Ehr.) Kütz., а также *M. granulata* (Ehr.) Ralfs. Фитопланктон Шекснинского плёса состоял из смеси *Asterionella formosa*, *Melosira italica* ssp. *subarctica*, *Tabellaria fenestrata*, *Stephanodiscus binderanus*.

Данные, характеризующие зависимость содержания хлорофилла от биомассы диатомового фитопланктона в период летнего спада его развития, приведены на рис 4. Их разброс оказался наименьшим в случае с хлорофиллом *a*, а не с чистым хлорофиллом *a*, как это было весной. Это обусловлено главным образом методическими погрешностями определения чистого хлорофилла в слабых растворах из бедного фитопланктона этого периода. Повысить экстинкцию можно было бы увеличением объема фильтруемой воды, но зачастую осуществить это бывает трудно из-за обилия в воде взвесей.

Содержание хлорофилла в 1 мг биомассы диатомового фитопланктона периода летнего спада его развития приведено ниже. Следует отметить, что и этот период характеризуется снижением содержания хлорофилла в единице веса водорослей по мере нарастания последнего. Однако оно несколько выше, чем весной. В этом можно убедиться, сопоставив содержание хлорофилла при наиболее типичных для обоих периодов биомассах водорослей: 2—6 мг/л — для весеннего и 0.5—1.0 — для летнего.

Биомасса, мг/л	Σ хлорофилла, мкг/мг биомассы	Хлорофилла <i>a</i> , мкг/мг биомассы	Чистый хлорофилл <i>a</i> , мкг/мг биомассы
0—0.5	16	8.8	8.8
0.5—1.0	7.3	5.1	4.5
1.0—2.0	4.3	4.3	3.5
0—2.0	6.6	4.7	4.0

В конце лета в развитии фитопланктона наблюдается вторая вспышка. В это время при благоприятных условиях в массе развиваются синезеленые водоросли. Но в верхнем слое некоторых участков водоема

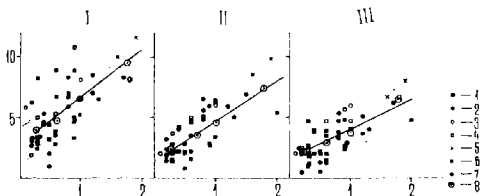


Рис. 4. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для диатомового фитопланктона периода летнего спада его развития I—III — как на рис. 2. Биомасса > 50%: 1 — *Asterionella formosa*, 3 — *Melosira italica* ssp. *subarctica*, 4 — *M. islandica*, 5 — *Stephanodiscus binderanus*, 6 — *Tabellaria fenestrata*, 7 — *S. astraea*, 2 — разные формы, 8 — средние точки.

По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л; по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л.

значительную часть биомассы дают диатомовые, главным образом виды рода *Stephanodiscus*: *S. hantzschii*, *S. binderanus*, *S. astraea*, *S. subtilis* (V. Goor) A. Cl., а иногда *Melosira italica* и *M. islandica*.

Из результатов измерения в воде концентраций хлорофилла и величин биомассы диатомового фитопланктона в этот период (рис. 5) видно, что криволинейная зависимость, хотя и слабая, прослеживается, на что указывает падение содержания хлорофилла в единице биомассы с увеличением последней. Это можно видеть из приведенных ниже данных.

Биомасса, мг/л	Σ хлорофилла, мкг/мг биомассы	Хлорофилла <i>a</i> , мкг/мг биомассы	Чистый хлорофилл <i>a</i> , мкг/мг биомассы
0—2	8.3	6.0	5.4
2—4	4.7	3.7	3.2
4—6	4.0	3.3	2.8

При наиболее характерных для этого периода биомассах фитопланктона (2—6 мг/л) величины исследуемого показателя оказались близкими к полученным для весеннего диатомового планктона.

В период интенсивного развития синезеленых (август — сентябрь) по всему водохранилищу в массе встречались *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs и *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. Им сопутствовали *Coelosphaerium dubium* Grun., *M. aeruginosa* f. *viridis* (A. Br.) Elenk., *Anabaena lemmermannii* P. Richt., *A. spiroides* Kleb., *A. scheremetievi* Elenk., *Oscillatoria agardhii* Gom.

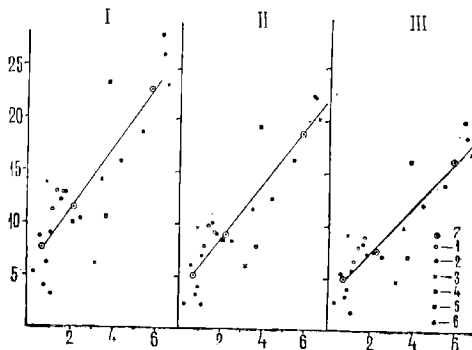


Рис. 5. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для летнего диатомового фитопланктона

I—III — как на рис. 2. Биомасса > 50%:

1 — *Stephanodiscus hantzschii*, 3 — *S. binderanus*, 4 — *S. subtilis*, 5 — *Melosira islandica*, 6 — *M. granulata*, 2 — разные формы, 7 — средние точки.

По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л; по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л.

Полученные в это время данные по хлорофиллу и биомассе фитопланктона приведены на рис. 6. Следует отметить одинаковую степень разброса точек, относящихся к разным формам хлорофилла. На рис. 2—5 наиболее тесной была связь между биомассой и чистым хлорофиллом *a*. Исключение составляли лишь данные, полученные при низкой биомассе, когда точность измерения феопигментов невелика. В данном случае хорошо выраженную зависимость между биомассой и суммарным хлорофиллом можно объяснить отсутствием у синезеленых дополнительных хлорофиллов, которые измеряются с большей, чем хлорофилл *a*, ошибкой, и таким образом влияют на точность определения общего хлорофилла. Примерно одинаковая теснота связи биомассы водорослей с хлорофиллом *a* и чистым хлорофиллом *a* обусловлена низким содержанием в воде продуктов распада, что характерно для периода «цветения», вызываемого синезелеными. Как известно, массовое появление этих водорослей в верхнем горизонте воды приурочено к периоду наименьшего перемешивания водных масс. Поэтому в это время в воде содержится сравнительно мало посторонних взвесей, являющихся дополнительным источником феопигментов. В наших исследованиях неоднократно во время массового развития синезеленых наблюдались самые низкие величины содержания феофитина.

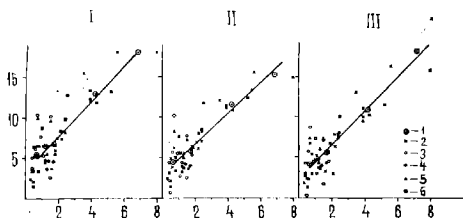


Рис. 6. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для синезеленого фитопланктона

I—III — как на рис. 2. Биомасса >50%: I — средние точки, 2 — *Aphanizomenon flos-aquae*, 3 — *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium* или их смесь, 4 — смесь *A. flos-aquae*, *M. aeruginosa*, *C. dubium* с преобладанием *A. flos-aquae*, 5 — смесь *M. aeruginosa*, *A. flos-aquae* с преобладанием *M. aeruginosa*, 6 — смесь *A. flos-aquae*, *Anabaena spiroides*, *A. lemmermannii*, *A. scheremetievi* с преобладанием *A. flos-aquae*.

По оси ординат — концентрация хлорофилла мкг/л, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л.

Среднее содержание хлорофилла в единице биомассы фитопланктона в период массового развития синезеленых приводится ниже.

Как видно, для фитопланктона из синезеленых водорослей тоже характерна криволинейная зависимость между содержанием хлорофилла и биомассой водорослей, поскольку с возрастанием биомассы его содержание в единице последней падает. При наиболее типичных для этого периода биомассах (2—6 мг/л) содержание хлорофилла в 1 мг сырых водорослей оказалось ниже, чем это отмечено у диатомового планктона периода летнего спада.

Биомасса, мг/л	Σ хлорофилл, мкг/мг биомассы	Хлорофилл а, мкг/мг биомассы	Чистый хлорофилл а, мкг/мг биомассы
0—2	5.5	4.7	4.4
2—4	3.3	2.8	2.8
4—6	2.8	2.5	2.5
6—8	2.6	2.2	2.4

Осенью (середина сентября — октябрь), когда ведущее место в планктоне снова занимают диатомовые, основную часть биомассы чаще всего создавал один вид водорослей — *Stephanodiscus binderanus*. В других случаях к последнему присоединялись *Melosira italica*, *M. italica* ssp. *subarctica*, *M. islandica*, *Stephanodiscus subtilis*, *S. astraea*, *Fragilaria crotonensis*.

Расположение точек на графике, относящихся к осеннему диатомовому планктону (рис. 7), довольно компактное и указывает на хорошо выраженную криволинейную связь между хлорофиллом и биомассой водорослей, которую в первом приближении можно считать за логарифмическую.

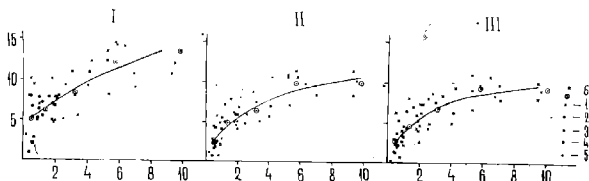


Рис. 7. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для осеннего диатомового фитопланктона

I—III — как на рис. 2. Биомасса > 50%: 1 — *Stephanodiscus binderanus*, 3 — *S. subtilis*, 4 — *Melosira islandica*, 5 — *M. italica* ssp. *subarctica*, 2 — разные формы, 6 — средние точки.

По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л.

Содержание хлорофилла в 1 мг биомассы осеннего диатомового планктона, рассчитанное по данным рис. 7, оказалось следующим.

Биомасса, мг/л	Σ хлорофилл, мкг/мг биомассы	Хлорофилл а, мкг/мг биомассы	Чистый хлорофилл а, мкг/мг биомассы
0—2	5.9]	3.7	3.7
2—4	2.9	2.2	2.3
4—6	2.2	1.7	1.7
6—8	1.8	1.4	1.3

Сопоставляя эти величины с полученными выше для фитопланктона из синезеленых, можно отметить, что содержание хлорофилла, приходящегося на единицу биомассы, стало ниже.

В зимнем планктоне основную часть биомассы в подавляющем большинстве случаев составляла *Melosira islandica*, реже эта же водоросль вместе с *M. italica*. Общая биомасса фитопланктона в этот период не превышала 2 мг/л, а концентрация хлорофилла *a* — 4 мкг/л. Как видно из рис. 8, точки для концентраций хлорофилла и общей биомассы зимнего фитопланктона оказались сгруппированными вдоль прямой линии, а разброс их сравнительно невелик. Наиболее тесная корреляция наблюдалась между биомассой и хлорофиллом *a*, а не с чистым хлорофиллом, как при анализе большей части данных, рассмотренных выше. Это можно объяснить большими погрешностями определения феопродуктов и зависящего от них чистого хлорофилла *a*, которые неизбежны при низких концентрациях пигментов.

Содержание хлорофилла в единице веса зимнего фитопланктона (см. ниже) в противоположность выше рассмотренным данным характеризуется повышением по мере нарастания биомассы. Правда, из-за малочисленности данных ($n=12$) здесь возможна большая ошибка.

По содержанию хлорофилла в единице биомассы водорослей при наиболее типичных для данного периода значениях (0—2 мг/л) зимний фитопланктон оказался близким с осенним.

Основную биомассу в смешанном планктоне составляли *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. aeruginosa* f. *viridis*, *Coelo-*

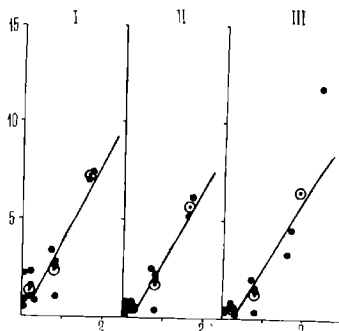


Рис. 8. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для зимнего диатомового фитопланктона

По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л. Обведенные кружки — средние точки

Биомасса, мг/л	Σ хлорофилла, мкг/мг биомассы	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/мг биомассы	Чистый хлорофилл <i>a</i> , мкг/мг биомассы
0,5—1,0	3,6	2,5	2,3
1,0—2,0	3,9	3,1	2,9
0—2,0	3,8	2,8	2,6

sphaerium dubium, *Stephanodiscus binderanus*, *S. astraea*, *S. subtilis*, *S. hantzschii*, *Melosira italica*.

Результаты измерения приведены на рис. 9 в случае преобладания диатомовых и на рис. 10 в случае преобладания синезеленых.

Содержание хлорофилла в единице биомассы смешанного фитопланктона приведено ниже.

Содержание хлорофилла в единице биомассы как в случае преобладания диатомовых, так и синезеленых, оказалось почти одинаковым. Кроме того, оно сходно с таковым у весенне-летнего диатомового фитопланктона. Это естественно, так как пробы смешанного фитопланктона относились в большинстве случаев тоже к весенне-летнему сезону.

Диатомовые и синезеленые — преобладающие водоросли Рыбинского водохранилища. Но в течение всей вегетации планктона в незначительных количествах присутствуют самые разнообразные зеленые водоросли. По сравнению с другими водорослями зеленые характеризуются повышенным содержанием хлорофилла (Пырина, Елизарова, 1971). Поэтому весьма важно определить их влияние на содержание пигментов, приходящееся на единицу биомассы всего фитопланктона, так как присутствие даже небольшого количества зеленых может заметно увеличить его. Это неоднократно отмечалось нами при анализе хлорофилла в фитопланктоне с повышенным содержанием зеленых водорослей.

	Биомасса, мг/л	Хлорофилл, мкг/мг биомассы	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/мг биомассы	Чистый хлоро- филл <i>a</i> , мкг/мг биомассы
С преобладанием диатомовых	0—2	7.4	5.5	4.3
	2—4	4.3	3.4	3.3
	4—6	4.6	2.8	2.4
С преобладанием синезеленых	0—2	7.3	5.4	5.0
	2—4	4.1	3.4	3.0
	3—5	3.6	3.1	2.7

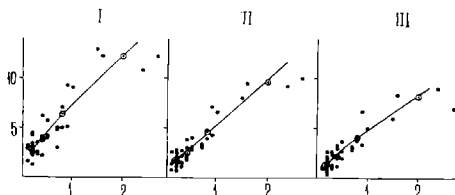


Рис. 9. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для смешанного фитопланктона с преобладанием диатомовых

I—III — как на рис. 2. По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л. Обведенные кружками — средние точки.

Поскольку в исследованных нами пробах зеленые водоросли не были преобладающей по биомассе группой, анализировались те пробы, в которых эти водоросли составляли не менее 20% от общей биомассы.

В большинстве своем такие пробы были собраны летом и иногда весной и осенью. Основную биомассу в таких смешанных пробах составляли диатомовые — около 60% проб, второе место занимали синезеленые — примерно 20%. Значительную часть биомассы зеленых водорослей составляли протоккокковые, из которых наиболее часто встречались *Pedia-*

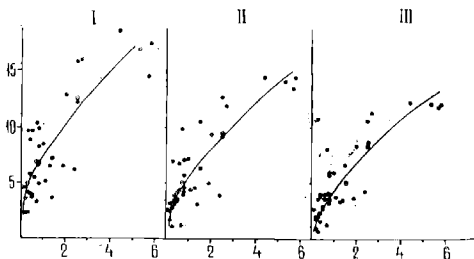


Рис. 10. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для смешанного фитопланктона с преобладанием синезеленых

I—III — как на рис. 2. По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л. Обведенные кружки — средние точки.

rum boryanum (Turp.) Menegh., *P. duplex* Meyen, *Coelastrum microporum* Naeg., *Coenocystis planctonica* Korsch., *Scenedesmus apiculatus* (W. et W.) Chod., *S. quadricauda* (Turp.) Breb., *Oocystis borgei* Snow, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood; иногда вольвоксовые: виды рода *Chlamydomonas* Ehr., *Eudorina elegans* Ehr., *Pandorina morum* (Müll.) Bory, *Gonium pectorale* Müll.; конъюгаты: *Mougeotia elegantula* Wittrock, *Euastrum* sp., *Staurastrum* s.; из улотриковых — *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Pr.-Lavr.

Результаты анализа фитопланктона с зелеными водорослями (рис. 11) показали сравнительно небольшой разброс точек для всех форм хлорофилла, и особенно для хлорофилла *a*. Ниже приводится содержание хлорофилла в единице биомассы такого фитопланктона, рассчитанное по кривым рис. 11.

По ним видно, что фитопланктон с зелеными водорослями содержит несколько больше хлорофилла, чем наиболее богатый этим пигментом летний планктон периода спада в развитии диатомовых. Отметим, что оба эти типа фитопланктона фактически взяты в один и тот же период, но отобраны пробы с повышенным содержанием зеленых. Таким образом, эти типы фитопланктона наиболее сопоставимы.

Содержание хлорофилла *c*. Хлорофилл *c* относится к так называемым дополнительным пигментам. Он отмечен не у всех водорослей и специфичен лишь для некоторых систематических групп. В Рыбинском водохранилище из них в массе встречаются только диатомовые. Хотя они присутствуют в течение всей вегетации фитопланктона, установить более или менее отчетливую связь между их биомассой и содержанием хлорофилла *c* удалось лишь для двух периодов — весны и конца лета (рис. 12). В диатомовом фитопланктоне периода летнего спада его развития эта зависимость плохо обнаруживалась, причиной чего следует считать малую достоверность данных по хлорофиллу *c* при низкой кон-

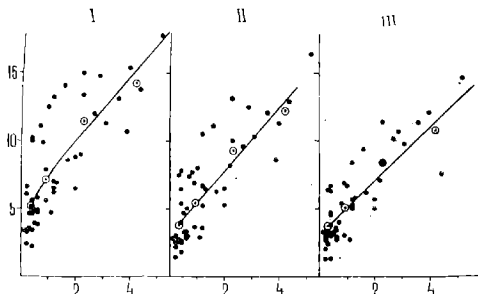


Рис. 11. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла для зеленого фитопланктона

I—III — как на рис. 2.

По оси ординат — концентрация хлорофилла, мкг/л; по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л. Обведенные кружки — средние точки.

Биомасса, мг/л	С хлорофилла, мкг/мг биомассы	Хлорофилла <i>a</i> , мкг/мг биомассы	Чистый хлорофилл <i>a</i> , мкг/мг биомассы
0—0.5	12.0	8.0	6.0
0.5—1.0	7.9	5.6	5.1
1.0—2.0	6.5	5.1	4.3
0—2	7.3	5.4	4.8

центрации в экстракте, что повышает ошибку спектрофотометрического определения дополнительных пигментов. Погрешность измерения хлорофилла *c* может достигать $\pm 40\%$. В связи с этим же в летнем диатомовом планктоне искомая связь была установлена только для проб, имеющих биомассу выше 1 мг/л. В то же время с этих позиций трудно объяснить причину большого разброса данных по хлорофиллу *c*, полученных на пробах осеннего диатомового фитопланктона, биомассы которого были высокими. Возможно, этот пигмент больше зависит от внешних факторов, чем хлорофилл *a*.

Данные по содержанию хлорофилла *c* в единице биомассы диатомовых, полученные как и для хлорофилла *a* графическим способом (рис. 12), приводятся ниже.

Тип фитопланктона	Биомасса диатомей, мг/л				
	0—2	0—3	2—4	4—6	6—8
Весенний диатомовый в стадии нарастания . . .	0.9	—	0.6	0.5	—
Весенний диатомовый при максимуме развития	1.4	—	0.8	0.6	0.5
Летний диатомовый	—	0.7	0.6	0.5	—

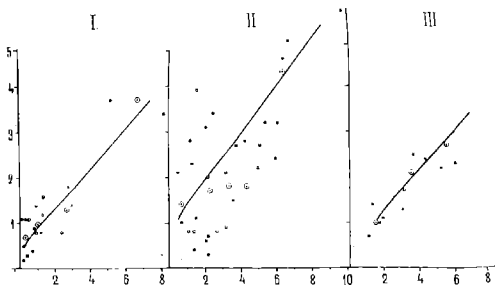


Рис. 12. Соотношение между биомассой и содержанием хлорофилла s для диатомовых водорослей

I — диатомовый фитопланктон в период нарастания весной,
 II — диатомовый фитопланктон в период максимума весной,
 III — летний диатомовый фитопланктон. Условные обозначения те же, что на рис. 2, 3, 5 соответственно.
 По оси ординат — концентрация хлорофилла s , мг/л , по оси абсцисс — биомасса диатомовых, мг/л . Обведенные кружки — средние точки.

Как видно, содержание хлорофилла s характеризуется близкими величинами, особенно для биомасс, превышающих 2 мг/л , и составляет 0.5—0.8 мг на 1 мг сырых водорослей.

Содержание общих растительных каротиноидов. Изучение содержания каротиноидов в растительном планктоне не менее важно, чем определение хлорофилла. Известно, что на неблагоприятное воздействие среды растение отвечает усилением каротиногенеза (Озолина, Мочалкин, 1972), и, кроме того, при этом быстрее разрушается хлоро-

Тип фитопланктона	Биомасса, мг/л							
	0—0.5	0.5—1	1—2	0—2	2—4	3—5	4—6	6—8
Диатомовый								
Весенний в период нарастания	—	—	—	4.1	2.4	—	2.0	—
Весенний в максимуме развития	—	—	—	5.2	2.6	—	2.1	1.8
Летний в период спада	8.4	5.1	4.1	4.5	—	—	—	—
В конце лета	—	—	—	3.2	2.4	—	2.3	—
Осенний	—	—	—	3.0	1.7	—	1.3	1.0
Зимний	—	1.7	1.9	1.8	—	—	—	—
Синезеленый	—	—	—	4.7	3.1	—	2.7	2.6
Смешанный								
С преобладанием диатомовых	—	—	—	5.0	2.7	—	2.0	—
С преобладанием синезеленых	—	—	—	4.1	2.8	2.6	—	—
Фитопланктон с зелеными	5.6	4.9	3.7	4.6	—	—	—	—

Примечание: (—) — отсутствие данных.

филл. Таким образом, по соотношению каротиноидов и хлорофилла можно судить о состоянии растительной клетки, что и рекомендует Маргалеф (Margaleff, 1960) применительно к оценке физиологического состояния фитопланктона. Содержание каротиноидов (мк SPU) в 1 мг сырых водорослей, полученное с помощью изображенных на рис. 13—20 кривых, приведено выше.

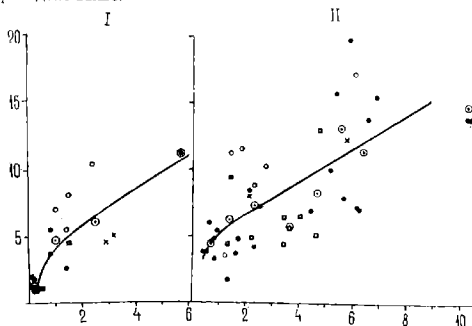


Рис. 13. Соотношение между биомассой и содержанием общих каротиноидов для весеннего диатомового фитопланктона

I — фитопланктон в период нарастания, II — фитопланктон в период максимума. Условные обозначения те же, что на рис. 2 и 3 соответственно. По оси ординат — концентрация каротиноидов, мк SPU/л, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л. Обведенные кружки — средние точки.

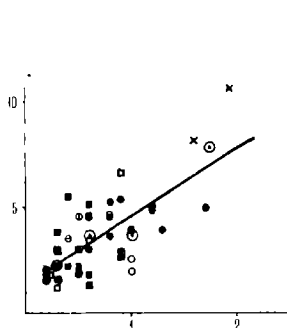


Рис. 14. Соотношение между биомассой и содержанием общих каротиноидов для диатомового фитопланктона в период летнего спада его развития. Условные обозначения те же, что на рис. 4.

По оси ординат — концентрация каротиноидов, мк SPU/л, по оси абсцисс — биомасса, мг/л. Обведенные кружки — средние точки.

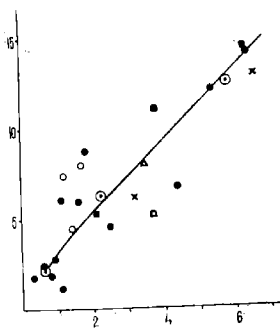


Рис. 15. Соотношение между биомассой и содержанием общих каротиноидов для летнего диатомового фитопланктона. Условные обозначения те же, что на рис. 5.

По оси ординат — концентрация каротиноидов, мк SPU/л, по оси абсцисс — общая биомасса. Обведенные кружки — средние точки.

Из приведенных данных следует, что количество каротиноидов, приходящееся на 1 мг водорослей, уменьшается с возрастанием биомассы. В сезонном аспекте можно отметить следующее. Летом, в период спада развития фитопланктона, содержание каротиноидов в водорослях несколько выше по сравнению с весенним периодом, как отмечается при наиболее типичных в эти сроки биомассах—соответственно 0—2 и 2—6 мг/л. Одной из причин повышенного содержания желтых пигментов в водорослях в этот период могло быть ухудшение их физиологического

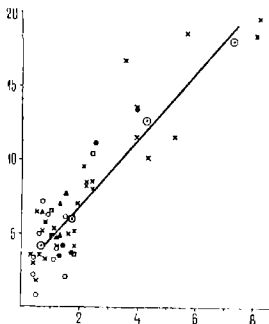


Рис 16. Соотношение между биомассой и содержанием общих каротиноидов для синезеленого фитопланктона. Условные обозначения те же, что на рис. 6.

По оси ординат — концентрация каротиноидов, мкг СПУ/л, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л. Обведенные кружками — средние точки.

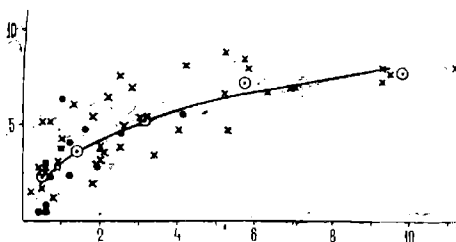


Рис. 17. Соотношение между биомассой и содержанием общих каротиноидов для осеннего фитопланктона. Условные обозначения те же, что на рис. 7.

По оси ординат — концентрация каротиноидов, мкг СПУ/л, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л. Обведенные кружками — средние точки.

состояния после весенней вспышки, что привело к усилению каротинонеза, об этом же говорит и увеличение отношения каротиноиды/хлорофилл a — с 0.7 весной до 0.9 в первой половине лета. Вероятно, этим же объясняется сравнительно более высокое содержание каротиноидов в фитопланктоне с зелеными, который развивался в то время. Заметного поступления каротиноидов из других источников, например из зоопланк-

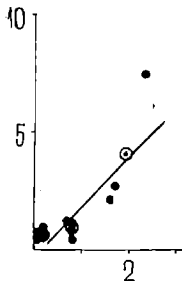


Рис. 18. Соотношение между биомассой и содержанием общих каротиноидов для эпимного диатомового фитопланктона

По оси ординат — концентрация каротиноидов, $\mu\text{г SPU/l}$, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л . Обведенные кружки — средние точки.

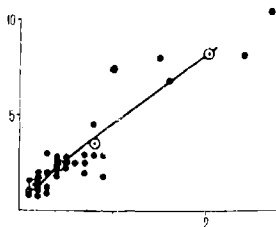


Рис. 19. Соотношение между биомассой и содержанием общих каротиноидов для фитопланктона с зелеными

По оси ординат — концентрация каротиноидов, $\mu\text{г SPU/l}$, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л . Обведенные кружки — средние точки.

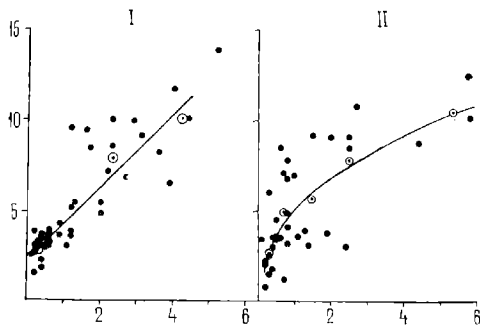


Рис. 20. Соотношение между биомассой и содержанием общих каротиноидов для смешанного фитопланктона

I — с преобладанием диатомовых, II — с преобладанием синезеленых. По оси ординат — концентрация каротиноидов, $\mu\text{г SPU/l}$, по оси абсцисс — общая биомасса, мг/л . Обведенные кружки — средние точки.

тона или илов, не было, так как корреляция каротиноидов с биомассой растительного планктона была весьма тесной (рис. 14, 19).

В период массового появления синезеленых содержание каротиноидов в единице биомассы снижается. Однако оно выше, чем у диатомовых весной в период их массового развития. Осенью содержание каротиноидов в единице биомассы было минимальным.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В большинстве работ, касающихся вопроса о содержании пигментов в единице биомассы водорослей (Tucker, 1949; Ahlgren, 1970; Пырина, 1963; Левшина, 1964; Елизарова, 1970; Аксенова, 1971), указывается на существование прямой корреляции между содержанием хлорофилла и биомассой фитопланктона. Криволинейная форма связи отмечалась Т. М. Михеевой (1970) на примере фитопланктона евтрофного оз. Дриьяти. Согласно ее данным, прямая зависимость между содержанием пигментов и расчетной биомассой существует только до определенного предела биомассы порядка 20 мг/л, с которого начинается уменьшение количества хлорофилла *a*, приходящегося на единицу веса водорослей. Подобная форма зависимости выявлена и нами: почти в каждый период по мере нарастания биомассы снижалось содержание пигментов в расчете на единицу биомассы. Однако при наиболее характерных биомассах это снижение не было резким. Вероятно, поэтому большая часть точек располагалась на графике вдоль прямолинейного отрезка кривой.

Согласно нашим исследованиям, содержание пигментов в единице биомассы фитопланктона не является постоянной величиной и зависит от сезона года. Осенью были отмечены самые низкие его величины. Подобное явление отмечалось Маргалефом (цит. по: Ahlgren, 1970), изучавшим фитопланктон морского залива, Райтом (Wright, 1959), Калфом с соавторами (Kalf et al., 1971), исследовавшими содержание хлорофилла *a* в единице биомассы фитопланктона высокоширотного оз. Чар.

Вопрос о содержании пигментов в разных типах естественного фитопланктона затрагивается лишь в сравнительно небольшом числе работ. Так, Маргалефом (Margaleff, 1960) было установлено разное содержание пигментов в диатомовом планктоне и планктоне, состоящем главным образом из динофлагеллят. Алгрен (Ahlgren, 1970), изучавшая общий хлорофилл в фитопланктоне евтрофного оз. Норвикен (Швеция), отмечала повышенное его содержание у криптонад по сравнению с синезелеными. Н. Ф. Лавровская (1969) наблюдала значительное увеличение содержания хлорофилла в воде рыбоводных прудов, когда появлялись протококковые, и снижение — во время развития криптонад.

Наши исследования касались лишь двух типов фитопланктона — диатомового и синезеленого. Они оказались достаточно близки по содержанию хлорофилла *a* в единице биомассы, что видно из приведенных ниже следующих данных.

Тип фитопланктона	Биомасса, мг/л		
	2-4	4-6	6-9
Диатомовый			
Весенний максимум	3.5	2.7	2.4
Летний максимум	3.7	3.3	..
Осенний максимум	2.2	1.7	1.4
Синезеленый	2.8	2.5	2.2

Как видно, у диатомовых в периоды их интенсивного развития (биомасса 2—6 мг/л) содержание хлорофилла *a* в 1 мг расчетной биомассы колеблется в пределах 1.7—3.7 мкг (0.17—0.37%). В 1 мг биомассы фитопланктона из синезеленых при той же степени развития содержится 2.5—2.8 мкг этого пигмента или 0.25—0.28%. Сходство водорослей этих систематических групп отмечалось И. Л. Пыриной (1967) и по их фотосинтетической активности.

Фонден (Fondén et al., 1968) приводит величину 0.31% для весеннего диатомового фитопланктона оз. Веттерн (Швеция). Это согласуется с нашими данными, приведенными в настоящей работе, тоже для весенних диатомовых водорослей Рыбинского водохранилища. Т. М. Михеева (1970) приводит величину 0.16% хлорофилла *a* в расчетной биомассе летнего фитопланктона оз. Дривяты, где постоянно около 30% биомассы составляют синезеленые. Эта цифра несколько ниже полученной нами для фитопланктона, в котором водоросли указанной систематической группы составляют более 70% биомассы. По данным Ахлгрен (Ahlgren, 1970), в единице расчетной биомассы синезеленого фитопланктона оз. Норвикен содержится 0.9% общего хлорофилла. Эта величина превышает полученную нами, но поскольку Норвикен — евтрофное озеро, то в его фитопланктоне могли быть в заметном количестве зеленые водоросли, отличающиеся повышенным содержанием хлорофилла.

О содержании фотосинтетических пигментов у разных видов водорослей одной и той же систематической группы по нашим данным ничего определенного сказать нельзя, так как удалось собрать все же недостаточное число проб с преобладанием водорослей одного вида.

Результаты настоящей работы позволяют сделать следующее общее заключение о содержании фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища.

При оценке содержания зеленых пигментов наиболее показателен чистый хлорофилл *a*. Лишь в периоды слабого развития фитопланктона, когда увеличивается погрешность определения феофитина, становится более показательным хлорофилл *a*. Содержание хлорофилла в единице биомассы фитопланктона не остается постоянным на протяжении всего времени развития последнего и падает по мере ее нарастания. Однако в периоды достаточно интенсивного развития как диатомовых, так и синезеленых, когда биомасса достигает 2—6 мг/л, содержание хлорофилла *a* в фитопланктоне довольно близкое: 0.17—0.37% для диатомовых и 0.25—0.28% для синезеленых в расчете от сырой биомассы. Заметный спад отмечен осенью.

Данные по содержанию хлорофилла *c* в единице биомассы диатомовых водорослей колебались гораздо больше, в связи с чем этот пигмент пока не может считаться достаточно достоверным критерием их биомассы.

Отчетливо выражена зависимость между биомассой растительного планктона и содержанием каротиноидов. По установленному на основании этой зависимости содержанию желтых пигментов в единице биомассы фитопланктона удастся проследить за их сезонной динамикой, характеризующейся некоторым подъемом в начале лета, когда идет на убыль развитие весеннего диатомового фитопланктона.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксенова Е. И. 1971. О сравнительном аспекте использования хлорофильного метода. Гидробиол. ж., 4.
Вилберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск. Изд. АН БССР.

- Елизарова В. А. 1970. Некоторые данные о содержании хлорофилла в фитопланктоне Онежского озера. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 8.
- Елизарова В. А. 1971. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 12.
- Елизарова В. А. 1973. Некоторые данные о составе и содержании растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. Гидробиол. ж., 2.
- Згуровская Л. Н., Кустенко Н. Г. 1968. Влияние аммиачного азота на деление клеток, фотосинтез и накопление пигментов у *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros* sp. и *Prorocentrum micans*. Океанол., т. VIII, вып. 1.
- Згуровская Л. Н., Кустенко Н. Г. 1969. Влияние питательного азота в различных концентрациях на фотосинтез, содержание хлорофилла и деление клеток у некоторых водорослей. Биол. науки, № 4.
- Ковалева Т. М. 1970. Содержание хлорофилла в планктоне Аравийского моря. Биология моря. Тр. ИНБЮМ, вып. 21.
- Кузьмин Г. В., Елизарова В. А. 1967. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 19.
- Кузьмин Г. В. 1971. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского. Дис. на соиск. ученой степени канд. биол. наук.
- Лавровская Н. Ф. 1969. Динамика содержания хлорофилла, сестона и окисляемости органического вещества в воде нагульных прудов в зависимости от разных методов внесения удобрений. Тр. ВНИИПРХ, XVI.
- Левшина Н. А. 1964. Содержание хлорофилла в планктоне реки Москвы. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 2.
- Михеева Т. М. 1970. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. В сб.: Биол. продуктивность эвтрофного озера. Изд. «Наука», М.
- Озолина И. А., Мочалкин А. И. 1972. Роль пигментов в защитно-приспособительных реакциях растений. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.
- Пырина И. Л. 1963. Предварительные итоги применения спектрофотометрического метода для определения пигментов пресноводного фитопланктона. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6(9).
- Пырина И. Л. 1967. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла. В сб.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутр. водоемов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 19.
- Пырина И. Л., Елизарова В. А. 1971. Спектрофотометрическое определение хлорофиллов в культурах некоторых водорослей. В сб.: Биол. и продуктивность пресноводных организмов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24).
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Изд. «Наука», Л.
- Соколова С. А., Соловьева А. А. 1971. Первичная продукция в губе Дальнейской (Прибрежье Мурман) в 1967 г. Океанол., II, № 3.
- Сущеня Л. М., Финенко З. З. 1964. К изучению продуктивности планктона тропической части Атлантического океана. Содержание пигментов в планктоне. Океанол., 4, № 5.
- Ahlgren G. 1970. Limnological studies of lake Norrviken a eutrophicated swedish lake. II. Phytoplankton and its production. Schweizerische zeitschrift Hydrol. 32, 2.
- Currie R. J. 1962. Pigments in zooplankton faeces. Nature, London, 193 (4819).
- Czeczuga B. 1958. Badania ilosci chlorofilu w fitoplanktonie jezio Rajgrodzkich. Acta soc. bot. Polon., 27, N 4.
- Flemer D. A. 1970. Primary production in the Chesapeake Bay. Chesapeake sci. 11, N 2.
- Fondén R., Grönberg B., Tolstoy A. 1968. Bakteriehait, växtplankton och klorofyll i Vättern 1966 och 1967. Scripta limnol. upsal. 1968. Collect. 4 B. Uppsala, 212/1—212/51.
- French C. S. 1967. Changes with age in the absorption spectrum of chlorophyll "a" in a diatom. Arch. Mikrobiol., 59.
- Gillbricht M. 1969. Calculations in marine planktology. Practical and theoretical problems. Internat. Rev. Hydrobiol., 54(5).
- Hickman M., Round F. E. 1970. Primary production and standing crops of epipsammic and epipelagic algae. Brit. Phycol. J., 5, N 2.
- Humphrey G. F. 1963. Seasonal variations in plankton pigments in waters off Sydney. Aust. J. mar. Freshwater Res., 14, 24.

Jenkins P. G. 1955. Seasonal changes in the phytoplankton as indicated by spectrophotometric chlorophyll estimations 1952—1953. Deep. Sea Res., Suppl. 3.

Jørgensen E. G. 1969. The adaptation of plankton algal. IV. Light adaptation in different algal species. *Physiol. plantarum*, 22, N 6.

Kalff J., Welch H., Holmgren S. 1971. Pigment cycles in two high-arctic canadian lakes. *Limnologorum conventus XVIII*. Session in Leningrad. August 19—26, 1971. Abstracts of communications.

Lorenzen C. J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12(2).

Lund J. W. G. 1970. Primary production. *Water Treatment and Examination*, v. 19.

Margalef R. 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. *Rapports et Procès-verbaux des réunions de la C. I. E. S. M.*, XV, 2.

Moss B. 1968. Studies on the degradation of chlorophyll and carotenoids in fresh waters. *New Phytol.*, 67.

Tucker A. 1949. Pigment extraction as a method of quantitative analysis of phytoplankton. *Trans. Amer. Microscop. Soc.*, 68(1).

Unesco 1966. Determination of photosynthetic pigments. *Monogr. oceanogr. meth.*, 1. Paris.

Wright J. C. 1959. Limnology of Canyon Ferry Reservoir. II. Phytoplankton standing crop and primary production. *Limnol. and Oceanogr.*, 4(3).

ФИТОПЛАНКТОН В НИЖНЕМ ПЛЕСЕ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЗИМОЙ

Сведения о развитии фитопланктона в Иваньковском водохранилище зимой в литературе отсутствуют, однако они представляют определенный интерес, особенно в связи с проблемой влияния подогретых вод на гидробионтов. В настоящей работе рассматриваются данные по обилию фитопланктона, собранные в пяти рейсах в Иваньковском водохранилище в январе и марте 1968—1969 гг., а также в марте 1970 г.

Пробы отбирались батометром Рутнера объемом 1.5 л с трех горизонтов — поверхностного, срединного и придонного. В отводящем канале и Мошковичском заливе, а также на прилегающем к нему мелководье пробы брались с одного горизонта — 0.5 м, так как стратификация на этом участке в зимний период отсутствует. Схема разрезов и станций приведена на рис. 1. Отобранный материал фиксировался видоизмененным фиксатором Утермеля (Кузьмин и Елизарова, 1967). Пробы концентрировались путем фильтрации через мембранные фильтры № 6 (Гусева, 1959). Подсчет клеток водорослей в пробах проводился в камере



Рис. 1. Схема разрезов и станций.
Римские цифры — номера разрезов, арабские — станций.

Нажотта объемом 0.05 мл. Биомасса рассчитывалась стандартными методами (Яшнов, 1934; Кузьмин и Елизарова, 1967).

Видовой состав фитопланктона изучаемого участка в зимний период не богат. Всего нами обнаружено 170 видов, разновидностей и форм водорослей, среди которых диатомовые насчитывают 80 видов и разновидностей, зеленые (в основном протококковые) — 55, синезеленые — 18, эвгленовые — 11, пирофитовые — 3, золотистые — 3.

Наибольшее таксономическое разнообразие планктонных водорослей отмечено в устье Мошковичского залива (разрез VIII), наименьшее — в отводящем канале и начале залива. Сравнительно высокое таксономическое разнообразие отмечено в районе разреза IV (табл. 1). Таким образом, в районе воздействия подогретых вод видовое разнообразие фитопланктона в зимнее время заметно увеличивалось.

Таблица 1
Количество видов и внутривидовых форм фитопланктона
в Ивановском водохранилище зимой

Группы водорослей	Разрез I	Ст. 3	Разрез VIII	Разрез IX	Разрез IV
Диатомовые	39	35	57	49	43
Зеленые	15	6	27	23	24
Синезеленые	5	8	7	4	6
Эвгленовые	2	2	2	2	2
Пирофитовые	2	1	2	1	1
Золотистые	2	2	2	2	2
Всего	65	54	97	81	78

Наиболее заметно здесь увеличивалось разнообразие диатомовых и зеленых (особенно протококковых) водорослей, причем наибольшее разнообразие протококковых отмечено здесь в 1968 г., диатомовых — в 1970 г. По-видимому, это связано с тем, что проточность отводящего канала и Мошковичского залива возросла в 1970 г. по сравнению с 1968 г. в связи с увеличением объема сбрасываемых подогретых вод. Как известно, диатомей более приспособлены к обитанию в условиях высокой проточности, чем протококковые.

В период проведения наблюдений, как правило, доминировали диатомовые. Однако в январе 1968 г. значительно развились синезеленые, при этом около 20% биомассы водорослей приходилось на долю *Coelosphaerium dubium*. В районе водозабора в значительном количестве развивались протококковые, чаще всего виды из рода *Scenedesmus*.

Влияние подогретых вод заметно сказывалось на наборе наиболее массовых видов фитопланктона. В районе водозабора массовыми видами были *Melosira italica*, *M. granulata*, *Asterionella formosa*, но уже в начале отводящего канала к ним часто присоединялись *Synedra acus*, *S. ulna*, *Diatoma elongatum*, *Fragilaria capucina*. По нашим наблюдениям, эти водоросли в зимнее время в массе развивались в перифитоне Мошковичского залива, и особенно отводящего канала, откуда они выносились в толщу воды. В пределах залива заметно увеличивалось обилие *Melosira islandica*, *M. ambigua*, *Surirella ovata*. Эти же виды диатомей, как правило, преобладали на мелководных участках полыньи за пределами

Мошковичского залива. В районе разрезов III—IV по сравнению с таковым I—II заметно увеличивалась биомасса *Melosira italica*, а также видов, характерных для устья залива и мелководных участков полыньи, — *Surirella ovata* и *Melosira islandica*.

Биомасса планктонных водорослей на исследованном участке в зимнее время была сравнительно невелика. Минимальная биомасса за период наблюдений отмечена в районе разреза III, (0.8 мг/м^3) вне зоны воздействия подогретых вод в январе 1969 г., а максимальная (около 500 мг/м^3) — в районе полыньи в марте 1970 г.

Вне зоны воздействия подогретых вод в течение зимы наблюдалось постепенное снижение биомассы водорослей, параллельно увеличению толщины льда и снежного покрова. Но на участках, подверженных влиянию подогретых вод, значительного снижения биомассы водорослей в течение зимнего периода не происходило.

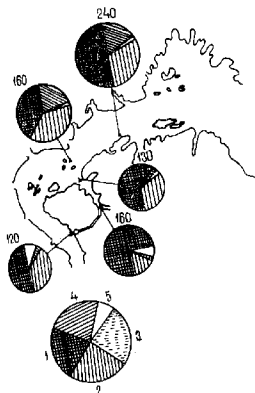


Рис. 2. Биомасса фитопланктона в январе 1968 г.

1 — диатомовые, 2 — зеленые, 3 — синезеленые, 4 — эвгленовые, 5 — прочие. Цифры — величина биомассы, мг/м^3

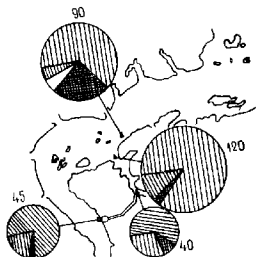


Рис. 3. Биомасса фитопланктона в марте 1968 г.

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

Зимой 1967—1968 гг., когда мощность ГРЭС была ниже проектной, обследованию подвергался лишь участок водохранилища, непосредственно прилегающий к электростанции. Биомасса фитопланктона в это время была сравнительно высокой, причем, как отмечалось выше, значительную роль играли синезеленые. Биомасса последних уменьшалась в пределах Мошковичского залива, а биомасса диатомовых и зеленых возрастала. Снижение биомассы синезеленых, по-видимому, вызвано сравнительно высокой скоростью течения на этом участке. За пределами Мошковичского залива влияние подогретых вод на развитие фитопланктона проявлялось менее отчетливо, чем в последующие годы наблюдений, тем не менее биомасса водорослей, за исключением синезеленых, в районе разрезов IX и IV была выше, чем в районе водозабора (рис. 2, 3).

Зимой 1968—1969 гг. биомасса фитопланктона в районе водозабора была значительно ниже, чем зимой 1967—1968 гг., тогда как в районе подогрева существенного снижения биомассы водорослей по сравнению с предыдущей зимой не наблюдалось. В планктоне преобладали диатомовые и зеленые водоросли. Лишь на отдельных станциях значительную долю от общей биомассы составляли эвгленовые, преимущественно крупные формы из родов *Euglena* и *Phacus*. Однако по численности эвгленовые значительно уступали диатомовым и зеленым. Существенное увеличение биомассы водорослей в потоке теплых вод наблюдалось уже к устью Мошковичского залива, а максимальное развитие фитопланктона — в районе плотины.

Объем сбрасываемой с ГРЭС воды увеличился к этому времени до 50 м³/сек. Под влиянием подогретых вод находилась большая часть Иваньковского плёса. В январе биомасса фитопланктона на участке от III до VI разреза была выше, чем в районе разрезов I и II. Как показывает съемка, проведенная в марте, влияние подогретых вод ощущалось и в приплотинном плёсе (рис. 4 и 5).

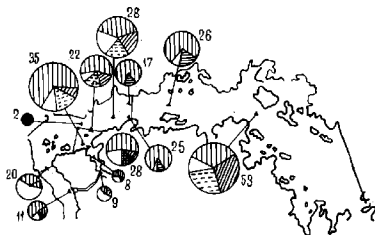


Рис. 4. Биомасса фитопланктона в январе 1969 г.

Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

За пределами плотины теплые воды распространялись преимущественно в придонном слое водоема. В придонных горизонтах на расстоянии 3—5 км от устья Мошковичского залива отмечено и наибольшее обилие фитопланктона (рис. 5 и 6).

В связи с увеличившимся забором воды для водоснабжения ГРЭС в последние годы в периоды с минимальным расходом воды в районе Иваньковской плотины стало возможным частичное подмешивание подогретых вод на водозаборе (Курдина, 1971). С этой особенностью гидрологического режима водохранилища, по-видимому, и связана необычно высокая биомасса фитопланктона в узком придонном слое воды в районе водозабора (рис. 5). При этом состав фитопланктона в районе водозабора был сходен с составом в районе разрезов IV—V. Подмешивание подогретых вод к охлаждающим было, однако, нерегулярным и обычно не отражалось на составе и численности фитопланктона в воде, проходящей через конденсаторы электростанции.

В марте 1970 г., как и в предыдущем году, влияние подогретых вод отчетливо прослеживалось на значительной акватории водохранилища. В связи с некоторыми изменениями в характере распространения подогретых вод, вызванными увеличением их объема, повышение температу-

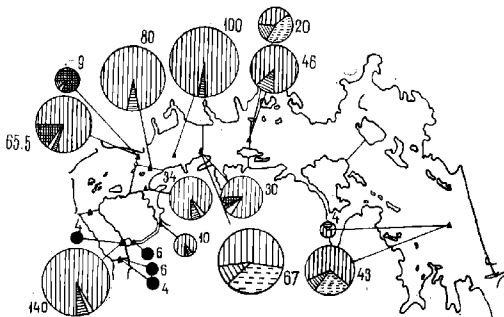


Рис. 5. Биомасса фитопланктона в марте 1969 г. На русловых станциях.
Верхние кружочки — поверхностный слой, нижние — придонный. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

ры воды в придонных горизонтах отмечалось и на участке, расположенном выше разреза III. В результате сравнительно высокая биомасса фитопланктона была отмечена в марте в районе дер. Заборье (рис. 6, разрез II). Любопытной особенностью в районе разрезов IV и V в марте 1970 г. было присутствие в верхних горизонтах значительного количества эвгленовых водорослей. В это время здесь наблюдалась отчетливая обратная стратификация температуры. Не менее отчетливая стратификация отмечена и по составу фитопланктона: на поверхности преобладали эвгленовые, у дна — диатомовые. Увеличение объема сбрасываемой подогретой воды привело к значительному утончению, а в отдельные периоды даже к стравливанию льда на этих участках. Связанное с этим увеличение освещенности в водной толще, по-видимому, и было причиной развития эвгленовых водорослей.

Данные по численности, биомассе и видовому разнообразию — важные характеристики планктонного сообщества. Однако за последнее де-

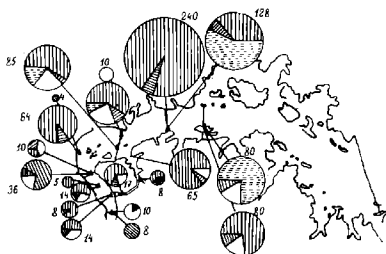


Рис. 6. Биомасса фитопланктона в марте 1970 г.
Условные обозначения те же, что и на рис. 5.

сятилетие возросло стремление к более полному отражению его структурных особенностей. С этой целью применяются различные индексы.

Нами для трех зимних рейсов был рассчитан индекс биocenотического разнообразия (D) по формуле, предложенной Маргалевым (Margalef, 1958):

$$D = - \sum_{i=1}^{\omega} \frac{n_i}{N} \log \frac{n_i}{N},$$

где ω — количество обнаруженных в пробе видов, n_i — биомасса каждого из них, N — суммарная биомасса.

Поскольку на величину (D) может влиять количество видов, обнаруженных в пробе, мы устанавливали также значения D/D_{\max} (Федоров, 1970), причем D_{\max} рассчитывали как максимальное значение D при данном видовом разнообразии в пробе. Для сопоставления этих характеристик с температурой воды на различных горизонтах, численностью, биомассой и видовым разнообразием были рассчитаны коэффициенты парной корреляции. Расчеты проведены на ЭВМ «Наир». В качестве исходного материала для расчетов взяты все значения рассматриваемых переменных, относящихся к русловым станциям водохранилища. В табл. 2 приводится пример исходных данных для расчетов, а результаты расчетов приведены в табл. 3. Полученные данные свидетельствуют о том, что значения индекса биocenотического разнообразия D в большинстве случаев тесно связано с численностью и биомассой. Следует отметить, что корреляция между величиной D , с одной стороны, и численностью и биомассой, с другой, положительная, что казалось бы противоречит представлениям Маргалева (Margalef, 1963). Однако следует учесть, что в зоне воздействия подогретых вод наряду с увеличением биомассы резко возрастает видовое разнообразие фитопланктона, по отношению к которому величина индекса D в данном случае более чувствительна, чем считается обычно. Зависимость величины D от видового разнообразия фитопланктона во всех случаях оказалась очень тесной (табл. 3).

Величина индекса D/D_{\max} в гораздо меньшей степени зависит от количества видов в пробе. В зоне воздействия подогретых вод не обнаружено определенных изменений этого показателя — уменьшения или увеличения.

Таким образом, концепция Маргалева, согласно которой повышение биомассы сопровождается снижением значений индекса биocenотического разнообразия, в какой-то мере служащего показателем «сложности» или «организованности» сообщества, в данном конкретном случае неприменима. Она в общем применима для биocenозов с развитыми конкурентными взаимоотношениями между видами, которые, несомненно, оказывают большое влияние на структуру сообщества. В рассматриваемом нами случае конкурентные отношения в фитопланктоне за источники питания и энергии, на наш взгляд, практически отсутствуют, так как обилие отдельных видов контролируется абиотическими факторами, и прежде всего низкой освещенностью и температурой. Это подтверждается тем, что при возрастании значений освещенности и температуры в зоне воздействия подогретых вод численность и биомасса фитопланктона резко возрастают. Однако в условиях значительной проточности, создающейся в водохранилище в зимнее время при сработке его уровня, а также вследствие заглубления потока подогретых вод за пределами толщины фитопланктон вряд ли достигает зрелых стадий экологической сукцессии, характеризующихся наличием конкуренции за источники

Температура (°C), численность (тыс. кл./л), биомасса (мг/м³), видовое разнообразие и индексы биотенотического разнообразия на русловых станциях в январе 1969 г.

Показатели	Водозабор			Разрез II			Разрез III			Разрез IV		Разрез V			Разрез VI		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	1	2	3	1	2	3
Температура	0.3	1.3	2.3	0.3	1.7	2.7	0.5	2.9	2.5	1.0	1.8	0.3	2.2	3.0	0.5	3.0	3.2
Численность	71	9	14	24	15	9	28	65	33	125	34	121	252	83	118	397	152
Биомасса	10	6	8	17	5	3	2	13	6	26	24	28	47	18	42	18	23
Видовое разнообразие . .	8	6	4	8	5	3	4	9	7	11	7	15	16	13	18	14	16
Индекс разнообразия																	
(D)	2.45	1.28	1.08	2.28	1.76	0.94	1.26	2.73	2.32	1.93	1.68	3.26	2.86	3.12	3.07	3.24	3.32
D/D _{max}	0.82	0.50	0.54	0.76	0.76	0.59	0.63	0.86	0.83	0.56	0.60	0.83	0.72	0.84	0.74	0.85	0.83

Примечание. 1 — поверхность, 2 — середина, 3 — дно.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции

Показатели	Январь 1969 г.					Март 1969 г.					Март 1970 г.				
	χ	E	N	D	D/D_{\max}	χ	E	N	D	D/D_{\max}	χ	E	N	D	D/D_{\max}
Температура	0.270	0.111	0.046	0.137	0.199	0.004	0.665	0.683	0.647	0.363	0.636	0.391	0.810	0.771	0.164
Численность	—	0.525	0.702	0.661	0.411	—	0.139	0.194	0.120	0.040	—	0.701	0.776	0.619	0.125
Биомасса	—	—	0.851	0.618	0.175	—	—	0.774	0.679	0.215	—	—	0.632	0.488	0.235
Видовое разнообра- зие	—	—	—	0.894	0.512	—	—	—	0.890	0.377	—	—	—	0.925	0.048
D	—	—	—	—	0.828	—	—	—	—	0.734	—	—	—	—	0.356

Примечание: χ — численность, E — биомасса, N — видовое разнообразие, D — индекс биологического разнообразия, D/D_{\max} — отношение индекса биологического разнообразия к максимально возможному его значению. Значение на 0,05 уровне коэффициента корреляции подчеркнuto.

энергии. В этих условиях взаимосвязь между обилием фитопланктона и индексом биоценотического разнообразия положительна.

Достаточно тесная корреляция между температурой воды и показателями обилия фитопланктона наблюдалась лишь в марте 1969 и 1970 гг. Отсутствие значимой положительной корреляции между температурой воды и биологическими показателями в январе 1969 г. подчеркивает роль световых условий для развития фитопланктона зимой. Начало зимы 1969 г. было малоснежным, в толщу воды проникало количество света, достаточное для развития водорослей в поверхностных горизонтах, несмотря на низкую температуру воды.

Таким образом, проведенные наблюдения показывают, что на прилегающем к Конаковской ГРЭС участке водохранилища возрастают видовое разнообразие, численность и биомасса фитопланктона. Распределение фитопланктона по акватории Иваньковского плёса тесно связано с распределением подогретых вод. Наряду с увеличением численности и биомассы в районе воздействия подогретых вод наблюдается увеличение индекса биоценотического разнообразия фитопланктона.

ЛИТЕРАТУРА

Гусева К. А. 1959. К методике учета фитопланктона. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2(5).

Кузьмин Г. В., Елизарова В. А. 1967. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 19.

Курдина Т. Н. 1971. Изменение гидрологического режима Иваньковского водохранилища под влиянием сбросных вод Конаковской ГРЭС. Симпозиум по влиянию подогр. вод теплостанций на гидр. и биол. водоемов. (Тез. докл.). Борок.

Федоров В. Д. 1970. Биотическое разнообразие фитопланктонного сообщества и его продукционные характеристики. Биол. науки, № 2.

Яшнов В. А. 1934. Инструкция по сбору и обработке планктона. ВНИРО, М.
Margalef R. 1958. Spatial heterogeneity and temporal succession of phytoplankton. Proc. Symposium Perspectives in Mar. Biol., Univ. Calif. Press.

Margalef R. 1963. On certain unifying principles in ecology. Amer. Naturalist, 97, 897.

В. А. ЭКЗЕРЦЕВ, Л. И. ЛИСИЦЫНА, И. В. ДОВБНЯ

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПРОДУКЦИЯ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Угличское водохранилище создано в 1940 г. Сведения о растительности мелководий первых лет существования этого искусственного водоема имеются в работе Б. М. Себенцова и Е. В. Мейспер (1947), В. И. Жадина и С. В. Герда (1961). В 1957 и 1958 гг. одним из авторов настоящего сообщения было проведено подробное обследование растительности водохранилища (Экзерцев, 1960; Экзерцева, 1961; Экзерцев и Экзерцева, 1963). Повторное изучение литорали водоема осуществлено в 1971 г., причем основное внимание в этот раз было обращено на флористический состав и продукцию растительности. Геоботанические исследования проводились по общепринятой методике. Площади основных растительных ассоциаций определялись глазомерной съемкой. Пробы фитомассы отбирались с 1 м² в 5—10-кратной повторности для каждой ассоциации. Всего взято около 150 укосов. Учитывалась только надземная масса. Определялась сырой, воздушно-сухой и абсолютно-сухой вес. В лабораторных условиях у доминирующих растений выяснено соотношение органической и минеральной фракций, определены азот, фосфор и калий. Минеральная фракция определялась путем сухого озоления в муфельной печи при температуре 400—450°, углерод рассчитывался по общему количеству органического вещества (Захаренкова, 1961), азот определялся методом Кельдаля, фосфор—колориметрическим методом в форме P₂O₅, калий — методом пламенной фотометрии в форме K₂O. Фитомасса учитывалась в июле и начале августа в период, когда она близка к годовой продукции. Поэтому, зная фитомассу в период цветения и площади основных формаций, с достаточной степенью точности можно определить годовую продукцию растительного покрова мелководий всего водоема.

При составлении конспекта флоры использовались данные наших обследований и гербария Института биологии внутренних вод АН СССР. Воспользоваться материалами гербария БИНА, МГУ и Ярославского пединститута не представилось возможным, так как сборы макрофитов с мелководий Угличского водохранилища в них отсутствуют.

В настоящий конспект вошли только травянистые растения, обитающие в зоне мелководий водохранилища. Растения из зоны подтопления не учитывались. В течение лета на водохранилище наблюдается некоторое падение уровня. Поэтому в составе его флоры встречаются гигрофильные и даже мезофильные виды, способные переносить временное затопление. Виды расположены по системе, принятой в последнем издании «Флоры средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

Необходимые сведения о гидрологии, морфометрии и грунтовом комплексе Угличского водохранилища можно получить в работах Т. Н. Курдиной (1959), Н. В. Буторина (1959) и В. П. Курдина (1963). Факторы, определяющие распространение макрофитов на этом водоеме, рассмотрены в предыдущем сообщении (Экзерцев и Экзерцева, 1963).

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ

Equisetaceae — Хвощовые

Equisetum arvense L. — хвощ полевой. Встречается на водохранилище в незначительном количестве на границе зоны затопления. Растет единично в фитоценозах осоки острой и хвоща приречного.

Equisetum palustre L. — хвощ болотный. В литорали Угличского водохранилища встречается редко. Растет единично в зарослях гидрофитов.

Equisetum fluviatile L. — хвощ приречный. Один из самых массовых видов на водоеме. Его заросли широко распространены в верховьях заливов по низким берегам и в межостровных протоках. Образует односоставные ассоциации или как содоминант встречается в фитоценозах осоки острой и манника большого. Кроме того, растет единично в зарослях других гидрофитов. Занимает участки с глубинами до 80 см с илстыми, торфянистыми, реже с песчаными грунтами.

Polypodiaceae — Многоножковые

Thelypteris palustris (A. Gray) Schott — телиптерис болотный. В зоне временного затопления редок. Растет на сфагновых или заболоченных участках.

Ranunculaceae — Лютиковые

Caltha palustris L. — калужница болотная. Встречается на мелководьях, повсеместно на торфянистых грунтах. Ранней весной образует небольшие чистые заросли. Летом можно обнаружить лишь отдельные экземпляры в зарослях осок, манника большого и хвоща приречного. Распространяется на глубину до 20 см.

Ranunculus circinatus Sibth. — лютик жестколистный. Один из массовых видов. Образует односоставные подводные заросли. Часто растет и в сообществах других погруженных растений на глубине 40—130 см. Грунты — преимущественно жидкие серые илы.

Ranunculus divaricatus Schrank — лютик расходящийся. Растение редкое на водоеме. Отмечен в реке Пуда (приток р. Кашинки) Кашинского района Калининской обл., в зарослях роголистника темно-зеленого на глубине 50 см.

Ranunculus sceleratus L. — лютик ядовитый. Изредка можно встретить на участках с нарушенным растительным покровом и в осочниках на глубине до 40 см, на илстых грунтах.

Ranunculus lingua L. — лютик длиннолистный. Изредка по заливам и заболоченным участкам в осочниках и ассоциациях хвоща приречного. Растет на глубине до 50 см на вязких илстых грунтах.

Ranunculus flammula L. — лютик жгучий. Встречается изредка в поясе осок, обычно единичными экземплярами. Грунты — торфянистые.

Ranunculus reptans L. — лютик стелющийся. Редкий вид. Найден нами только в заливе у г. Белый Городок Калининской обл. на обсохшем

песчаном берегу в зарослях ситняка игольчатого. В водоемах области встречается спорадически.

Ranunculus repens L. — лютик ползучий. Обычный вид. Часто можно встретить в осочниках и ассоциациях манника большого на илистом или песчаном грунте.

Thalictrum lucidum L. — василистник светлый, *Th. flavum* L. — василистник желтый, *Th. simplex* L. — василистник простой. Все три вида растут повсюду в зоне временного затопления. Встречаются рассеянно по ивнякам, осочникам, зарослям хвоща приречного. Отмечены только на участках с глубинами до 5 см.

Ceratophyllaceae — Роголистные

Ceratophyllum demersum L. — роголистник темно-зеленый. Обычное широко распространенное по всему водохранилищу растение. Встречается в верховьях заливов по защищенным участкам с вязким илистым грунтом до глубины 130 см. Образует как самостоятельные фитоценозы, так и встречается единично в ассоциациях хвоща приречного, урути колосистой и кувшинки чистобелой.

Nymphaeaceae — Кувшинковые

Nymphaea candida Presl — кувшинка чистобелая. В настоящее время получила широкое распространение на водоеме. Растет на глубине 70—200 см, предпочитая илистые грунты и защищенные участки. Образует чистые сообщества или отдельными пятнами располагается в зарослях камыша озерного, телореза алоэвидного, манника большого. Большие площади фитоценозов кувшинки чистобелой сосредоточены в заливах по рр. Кашинке и Медведице. На более ранней стадии существования водоема (Экзерцев, 1960; Экзерцев и Экзерцева, 1963) ассоциации кувшинки чистобелой на Угличском водохранилище были довольно редки.

Nuphar lutea (L.) Smith — кубышка желтая. Как и предыдущий вид встречается часто и в тех же местообитаниях.

Rosaceae — Розоцветные

Potentilla anserina L. — лапчатка гусиная, *P. erecta* (L.) Raeusch. — лапчатка прямостоячая. Обе лапчатки встречаются в зоне затопления редко. Произрастают единичными особями в верхнем поясе осочников.

Comarum palustre L. — сабельник болотный. Обнаружен повсюду по низким заболоченным берегам в верховьях заливов на глубине до 20 см с торфянистыми грунтами. Встречается преимущественно как сопутствующий вид в ассоциациях осоки острой и хвоща приречного.

Geum rivale L. — гравилат речной. В зоне затопления редок. Растет отдельными экземплярами по границе затопления в фитоценозах хвоща приречного.

Filipendula denudata (Presl) Fritsch — лабазник обнаженный, *F. ulmaria* (L.) Maxim. — лабазник вязолистный. Встречаются довольно часто по сырым берегам зарастающих заливов, иногда в воде на незначительной глубине.

Leguminosae — Бобовые

Виды семейства бобовых плохо переносят затопление и нехарактерны для зарастающих мелководных водохранилищ. Из этого семейства

по границе зоны временного затопления изредка можно встретить лишь *Trifolium repens* L. — клевер ползучий, *Vicia sepium* L. — горошек заборный, *Lathyrus pratensis* L. — чину луговую. Все они единичными особями растут в фитоценозах гидрофитов.

Urticaceae — Крапивные

Urtica dioica L. — крапива двудомная. Довольно распространенное растение в зоне временного затопления. Растет единично в ивняках, осочниках, зарослях хвоща приречного на глубине до 10 см. Грунты — илистые или торфянистые.

Polygonaceae — Гречишные

Rumex thyrsiflorus Fingerh. — щавель пирамидальный. Редкий вид как на водоеме, так и в Калининской обл. Был найден в заливе по р. Нерль в зарослях гидрофитов.

Rumex maritimus L. — щавель приморский. Вид редкий для Калининской обл. Редок он и на водохранилище. Собран нами на мелководьях в 5 км ниже г. Кимры и у дер. Спирова Кимрского района Калининской обл.

Rumex confertus Willd. — щавель густой. Довольно часто встречается в верховьях заливов, по берегам водоема. Растет единичными особями в ассоциациях гидрофитов. Предельная глубина произрастания 10 см.

Rumex aquaticus L. — щавель водный. Весьма распространенное растение. На Угличском водохранилище расеянно встречается в зарослях осоки острой, хвоща приречного, манника большого. Растет на глубине до 40 см. Грунты — илистые или торфянистые.

Rumex hydrolapathum Huds. — щавель прибрежный. Для водохранилища очень редкий вид. Отмечен нами только в заливе ниже Белого городка Калининской обл., на краю манниковой сплавины.

Rumex crispus L. — щавель курчавый. Изредка встречается в зоне временного затопления в верхнем поясе осочников. Растет единичными экземплярами.

Rumex pseudonatronatus Borb. — щавель ложносолончаковый. В литорали Угличского водохранилища редок. Встречен однажды в Греховом ручье в 5 км выше г. Углича Ярославской обл.

Polygonum amphibium L. — горец земноводный. Распространен очень широко по рекам, заливам, межостровным протокам. Растет единично или образует ярус плавающих растений в зарослях гидрофитов. Занимает участки с глубиной от 80 до 170 см с илистыми или песчаными грунтами.

Polygonum bistorta L. — горец змеиный. В зону временного затопления попадает редко. Растет единичными особями в зарослях прибрежно-водной растительности на незначительной глубине, обычно на торфянистых грунтах.

Polygonum scabrum Moench — горец шероховатый. Встречается довольно редко и в незначительном количестве как сопутствующий вид среди гидрофитов. Распространяется на глубине 5—10 см с илистой или торфянистой почвой.

Polygonum hydropiper L. — горец перечный, *P. minus* Huds. — горец малый. Растут повсеместно, но в незначительном количестве в зарослях осоки острой или хвоща приречного на илистых и торфянистых грунтах.

Caryophyllaceae — Гвоздичные

Stellaria palustris Retz. — звездчатка болотная. Обычное растение в зоне временного затопления. Растет единично в осочниках.

Geraniaceae — Гераниевые

Geranium palustre L. — герань болотная. В зоне временного затопления растет редко, как сопутствующий вид в ассоциациях осоки острой и хвоща приречного. Встречается на торфянистых или илистых почвах на глубине 5—10 см.

Elatinaceae — Повойничковые

Elatine hydropiper L. — повойничек водяной перец. Встречается редко. Растет небольшими подводными лужайками среди других растений на илистом или песчаном грунте. Приурочен к глубине от 5 до 50 см.

Violaceae — Фиалковые

Viola epipsila Ledeb. — фиалка сверху-голая. Изредка встречается по заболоченным участкам водохранилища в ассоциациях хвоща приречного и осоки вздутой. Предпочитает торфянистые прунты.

Cruciferae — Крестоцветные

Rorippa islandica (Oeder) Borb. — жерушник исландский, *R. sylvestris* (L.) Bess. — жерушник лесной. В зоне временного затопления водохранилища встречаются изредка и в незначительном количестве, на глубине до 5 см.

Rorippa amphibia (L.) Bess. — жерушник земноводный. Широко распространенное растение. Ранней весной образует чистые заросли. Летом единичными особями или пятнами можно встретить в фитоценозах мариинки большого, хвоща приречного, а также на сплавинах. Глубина произрастания 15—40 см, грунты — торфянистые или илистые.

Cardamine pratensis L. — сердечник луговой. Изредка встречается на кратковременно затопляемых участках в зарослях гигрофитов.

Lythraceae — Дербенниковые

Lythrum salicaria L. — дербенник иволистник. Весьма обычный вид. Встречается рассеянно почти во всех ассоциациях воздушно-водных растений. Растет на глубине 5—25 см, чаще на илистой почве.

Onagraceae — Кипрейные

Epilobium hirsutum L. — кипрей волосистый. В зоне временного затопления Угличского водохранилища редок. Встречен нами в устье р. Медведицы на глубине 10 см с песчаным грунтом в ассоциации осоки острой.

Epilobium palustre L. — кипрей болотный. Из кипреев наиболее распространенный на водоеме. В незначительном количестве можно встретить в большинстве ассоциаций воздушно-водной растительности. Растет на глубине 5—10 см на илистой почве.

Epilobium adenocaulon Hausskn. — кипрей железистостебельный. Очень редкое растение для Калининской обл. Найден нами в устье

р. Медведицы Кимрского района Калининской обл. на влажном песчаном грунте в ассоциации тростника обыкновенного.

Haloragaceae — Сланогодниковые

Myriophyllum verticillatum L. — уруть мутовчатая. На водохранилище встречается редко и в небольшом количестве по топким участкам с жидким илистым или торфянистым грунтом. Такое же распространение имеет и в других водоемах области. Нами уруть мутовчатая отмечена в заливе ниже г. Белый Городок и в заливе по р. Нерль Калининской обл.

Myriophyllum spicatum L. — уруть колосистая. Массовый вид. Является одним из доминантов растительного покрова. Встречается как чистыми зарослями, так и в сообществах рдеста плавающего, пронзеннолистного, телореза алоэвидного и других водных растений. Растет на глубине 40—150 см. В предыдущие годы заросли урути колосистой занимали большие площади. В настоящее время в верховьях заливов вытесняются фитоценозами телореза алоэвидного.

Callitrichaceae — Болотниковые

Callitriche hermaphrodita Juslen. emend. Schinz et Thell. — болотник обоеполюй. На ранней стадии существования водохранилища был распространен широко. В настоящее время встречается изредка. Растет небольшими луговинками в фитоценозах лютика жестколистного, рдеста гребенчатого на глубине 30—60 см.

Callitriche polymorpha Loenng. — болотник изменчивый, *C. palustris* L. emend. Druce — болотник обыкновенный. Оба вида встречаются часто по заводям в верховьях заливов. Интенсивно начинают развиваться в конце лета, после снижения уровня воды.

Umbelliferae — Зонтичные

Cicuta virosa L. — вех ядовитый. Встречается часто. Обычно растет единичными особями в фитоценозах воздушно-водных растений или на сплавинах, на глубине 5—60 см. Грунты — торфянистые или илистые.

Sium latifolium L. — поручейник широколистный. Распространен на водохранилище повсеместно в поясе воздушно-водных растений. Глубина произрастания от 5 до 40 см.

Oenanthe aquatica (L.) Poig. — омежник водный. В незначительном количестве встречается в зарослях гидрофитов и гидрофитов по всему водоему на глубине до 60 см с вязким илистым грунтом. Был очень обилен в первые годы существования водохранилища.

Peucedanum palustre (L.) Moench — горичник болотный. Изредка встречается на границе зоны затопления, единичными экземплярами в ассоциациях осоки острой, манника большого и хвоща приречного.

Primulaceae — Первоцветные

Hottonia palustris L. — турча болотная. Редкое растение на водохранилище. Встречена нами в заливе по р. Медведица и в заливе у с. Красное.

Lysimachia thyrsiflora L. — вербейник кистевидный. Один из самых обычных видов в зоне временного затопления. Растет по заболоченным участкам водохранилища и на сплавинах, на глубине 10—40 см на торфянистом или илистом грунте. Самостоятельных фитоценозов не созда-

ет, встречается рассеянно в зарослях осоки острой, манника большого или хвоща приречного.

Lysimachia nummularia L. — вербейник монетчатый. Отмечается часто по берегам водоема в зарослях гигрофитов у воды и в воде.

Lysimachia vulgaris L. — вербейник обыкновенный. Встречается повсеместно. Единичными особями растет в большинстве ассоциаций гигрофитов на глубине 5—10 см.

Menyanthaceae — Вахтовые

Menyanthes trifoliata L. — вахта трехлистная. Изредка и в незначительном количестве встречается по заболоченным участкам водохранилища или на сплавилах.

Solanaceae — Пасленовые

Solanum dulcamara L. — паслен сладко-горький. Встречается в зоне временного затопления довольно часто. Растет единично в осочнике или маннике большом. Хорошо переносит длительное затопление.

Scrophulariaceae — Норичниковые

Scrophularia nodosa L. — норичник шишковатый. В зоне временного затопления встречается редко, растет единичными экземплярами в зарослях гигрофитов.

Veronica beccabunga L. — вероника поручейная. Собрана нами в заливе ниже г. Белый Городок в ассоциации манника большого. Редкое растение на водоеме. *V. anagallis-aquatica* L. — вероника ключевая. В литорали Угличского водохранилища редкий вид. Найдена нами лишь в заливе по р. Кашинка на участке с нарушенной растительностью на сырой илистой почве.

Veronica longifolia L. — вероника длиннолистная. Встречается довольно часто по сырым заболоченным участкам водоема. Растет рассеянно в осочниках, в зарослях хвоща приречного, на глубине до 10 см. Грунты — чаще всего илистые.

Pedicularis palustris L. — мытник болотный. Часто всюду водохранилищу. Растет на границе зоны затопления по краю осочников иногда в значительном количестве.

Lentibulariaceae — Пузырчатковые

Utricularia intermedia Haupе — пузырчатка средняя. Очень редкое растение для Калининской обл. и на водохранилище. Нами найдено в заливе ниже г. Белый Городок в ассоциации осоки вздутой и в заливе по р. Нерль в фитоценозе манника большого, на глубине 15—25 см, грунты — торфянистые.

Utricularia vulgaris L. — пузырчатка обыкновенная. Встречается довольно часто на участках с малопроточной водой. Образует небольшие чистые заросли или растет в сообществе других макрофитов. Занимает участки с глубинами 20—30 см, наибольшая глубина ее распространения 130 см.

Бoraginaceae — Бурачниковые

Myosotis caespitosa K. F. Schultz — незабудка дернистая, *M. palustris* Lam. — незабудка болотная. Обычны в литорали Угличского водохранилища. Растут в осочнике, хвоще или маннике большом на глубине до 20 см.

Labiatae — Губоцветные

Scutellaria galericulata L. — шлемник обыкновенный. Распространен повсеместно по заболоченным берегам заливов. Встречается как сопутствующий вид в большинстве ассоциаций воздушно-водных растений. Глубина произрастания 5—20 см. Грунты — чаще илстые.

Glechoma hederacea L. — будра плющевидная. В зоне временного затопления встречается редко. Растет рассеянно в верхнем поясе осоchnиков на сырых или обсыхающих участках с илстым или торфянистым грунтом.

Prunella vulgaris L. — черноголовка обыкновенная. Изредка на границе зоны затопления. Растет по осоchnикам на сыром илстом или торфянистом грунте.

Stachys palustris L. — чистец болотный. Часто встречается в верховьях заливов или на сплавинах. Растет рассеянно в ассоциациях осоки острой или вздутой, хвоща приречного и манника большого на глубине 5—20 см, на илстых или торфянистых грунтах.

Lycopus europaeus L. — зюзник европейский. Единичными экземплярами или группами встречается в большинстве ассоциаций воздушно-водных растений. Заметной роли в зарастании водоема не играет. Распространяется на глубину 5—15 см.

Mentha arvensis L. — мята полевая. Широко распространенный на водохранилище вид. Рассеянно или небольшими группами растет в фитоценозах осоки острой, манника большого и хвоща приречного. Глубина произрастания 3—15 см, грунты преимущественно илстые.

Plantaginaceae — Подорожниковые

Plantago major L. — подорожник большой. Встречается изредка по границе зоны временного затопления. Растет единичными экземплярами в зарослях гидрофитов.

Rubiaceae — Мареновые

Galium palustre L. — подмаренник болотный. Широко распространенный вид в литорали Угличского водохранилища. Является сопутствующим видом большинства ассоциаций воздушно-водных растений. Растет также и на сплавинах. Распространяется на глубину 5—25 см с илстыми или торфянистыми грунтами.

Galium uliginosum L. — подмаренник топяной. Изредка можно встретить на топких участках водоема с торфянистым или илстым грунтом. Растет единичными особями в фитоценозах хвоща приречного или манника большого.

Valerianaceae — Валериановые

Valeriana exaltata Mikan — валериана возвышенная. В зоне временного затопления встречается довольно редко в верховьях заливов. Растет единичными экземплярами в зарослях гидрофитов.

Compositae — Сложноцветные

Gnaphalium uliginosum L. — сушеница топяная. Редко встречается по заболоченным топким участкам водоема. Растет единично в осоchnиках на вязких илстых грунтах.

Bidens tripartita L. — череда трехраздельная, *B. cernua* L. — череда поникшая. Обычные виды. Рассеянно или пятнами растут по сырым топ-

ким берегам рек и заливов, в зарослях прибрежных макрофитов. Хорошо переносят длительное затопление. Занимают участки с глубинами от 5 до 50 см с илистыми или торфянистыми грунтами.

Achillea cartilaginea Ledeb. — тысячелистник хрящеватый. Довольно распространенное растение в зоне временного затопления водохранилища. Растет рассеянно в ассоциациях манника большого или осоки острой. Хорошо переносит затопление. Встречается на глубине 10—20 см, предпочитает илистые грунты.

Tanacetum vulgare L. — пижма обыкновенная. В зоне временного затопления встречается редко. В небольшом количестве растет по краю осочников.

Tussilago farfara L. — мать-и-мачеха обыкновенная. Ранней весной можно встретить повсеместно по берегам водоема, но в воду заходит редко.

Butomaceae — Сусаковые

Butomus umbellatus L. — сусак зонтичный. Часто по всему водохранилищу. Растет небольшими куртинками среди полупогруженной растительности. Встречается на глубине 15—60 см, оптимальная глубина распространения 15—40 см.

Hydrocharitaceae — Водокрасовые

Hydrocharis morsus-ranae L. — водокрас обыкновенный. Довольно распространенное растение. Встречается иногда в большом количестве в защищенных участках в зарослях воздушно-водных растений.

Stratiotes aloides L. — телорез алоэвидный. В настоящее время распространен на водохранилище очень широко в верховьях заливов и межостровных протоков. Занимает участки с глубинами 40—90 см с вязким илистым грунтом. Играет большую роль в зарастании водохранилища.

Elodea canadensis Michx. — элодея канадская. Встречается довольно часто. Чистых сообществ не создает. Пятнами растет среди лютика жестколистного, телореза алоэвидного, роголистника темно-зеленого на глубине до 90 см на илистых грунтах.

Alismataceae — Частуховые

Alisma plantago-aquatica L. — частуха подорожниковая. Принадлежит к числу распространенных растений на водоеме. Рассеяно встречается во многих ассоциациях гидрофитов. Растет на глубине 5—80 см, в основном на илистых грунтах. В прошлые годы частуха подорожниковая доминировала на водохранилище. В настоящее время вытеснена более конкурентно способными видами.

Sagittaria sagittifolia L. — стрелолист обыкновенный. Как и предыдущий вид встречается повсеместно. Образует чистые заросли или встречается как содоминант или сопутствующий вид в сообществах других макрофитов. Глубина произрастания 5—60 редко 100—110 см, развивается как на илистых, так и на песчаных и торфянистых грунтах.

Juncaginaceae — Ситниковидные

Triglochin palustris L. — триостренник болотный. Изредка по сырым участкам водоема. Встречается в незначительном количестве в зарослях гидрофитов.

Potamogeton pectinatus L. — рдест гребенчатый. На Угличском водохранилище распространен очень широко. В открытых плёсах создает чистые ассоциации, в защищенных участках встречается как сопутствующий вид в фитоценозах манника большого, рдеста пронзеннолистного, стрелолиста обыкновенного. Занимает участки с глубинами 30—80 см преимущественно с песчаным грунтом.

Potamogeton compressus L. — рдест сплюснутый. Встречается часто, но в незначительном количестве на участках с малоподвижной водой в сообществах погруженных макрофитов. Растет на глубине 20—80, иногда 110 см на вязком илистом грунте.

Potamogeton obtusifolius Mert. et Koch — рдест туполистный. Вид редкий на водоеме. В незначительном количестве встречается в фитоценозах водных растений.

Potamogeton friesii Rupr. — рдест Фриса. Отмечен в заливе ниже г. Белый Городок Кимрского района Калининской обл. Не указывается для этой области во «Флоре средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964). Кроме того, найден в Греховом ручье (5 км выше Углича), где он растет небольшим пятном на глубине 80 см. Это его новое местонахождение в Ярославской обл.

Potamogeton berchtoldii Fieb. — рдест Берхтольда. Встречается в литорали водоема редко. Растет среди других рдестов, роголистника темно-зеленого или лютика жестколистного на глубине 15—20 см.

Potamogeton crispus L. — рдест курчавый. Растение редкое на водоеме. Собран нами в р. Дубна Калининской обл. на глубине 60 см. Однако в области это растение довольно распространенное.

Potamogeton natans L. — рдест плавающий. Обычное широко распространенное по всему водоему растение. Образует небольшие чистые заросли. Встречается на глубине 40—140 см на илистых грунтах.

Potamogeton perfoliatus L. — рдест пронзеннолистный. Растет повсеместно как в открытых, так и в защищенных участках. Создает чистые ассоциации или встречается как содоминант в сообществах рдеста блестящего, стрелолиста обыкновенного, телореза алоэвидного. Занимает участки с глубинами 40—130 см с илистыми или песчаными грунтами.

Potamogeton lucens L. — рдест блестящий. Является массовым видом на водоеме. Образует чистые заросли в открытых плёсах и в защищенных участках с илистыми и песчаными грунтами. Распространяется на глубину от 30 до 150 см.

Zannichellia palustris L. — занникеллия болотная. Очень редкое растение для Калининской обл. Обнаружена в р. Пуда (приток Кашинки) Кашинского района Калининской обл. на глубине 20 см, на вязком илистом грунте в зарослях погруженных макрофитов.

Iridaceae — Касатиковые

Iris pseudacorus L. — касатик айровидный. Часто растет по сырым заболоченным участкам водохранилища и на сплавилах с торфянистым или илистым грунтом на глубине 5—10 см. Обычно встречается небольшими куртинками в фитоценозах тростника обыкновенного, манника большого, осоки острой и вздутой.

Orchidaceae — Орхидные

Orchys incarnata L. — ятрышник мясокрасный. Изредка встречается на границе зоны затопления, растет рассеянно в зарослях гидрофитов.

Araceae — Ароидные

Acorus calamus L. — аир обыкновенный. На Угличском водохранилище встречается изредка. Растет обыкновенно чистыми куртинами среди манника большого или хвоща приречного. Глубина произрастания 10—80 см, грунты предпочитает илистые.

Calla palustris L. — белокрыльник болотный. Встречается часто. Растет в верховьях заливов по болотистым топким участкам и на сплавинах на глубине до 20 см. Чистых зарослей не образует, бывает содоминантом или сопутствующим видом в сообществах манника большого, осоки острой и вздутой.

Lemnaceae — Рясковые

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. — многокоренник обыкновенный. Растет повсеместно. В зарослях полупогруженных видов образует ярус плавающих растений.

Lemna trisulca L. — ряска трехдольная. Растет повсюду в фитоценозах погруженной растительности, но в незначительном количестве. В прошлые годы развивалась в массе и играла значительную роль в зарастании водоема.

Lemna minor L. — ряска маленькая. Встречается в тех же местообитаниях, что и многокоренник обыкновенный, но в меньшем количестве.

Sparganiaceae — Ежеголовниковые

Sparganium erectum L. — ежеголовник прямой. Встречается часто, растет обычно куртинами на глубине до 70 см, предпочитая илистые грунты.

Sparganium glomeratum Laest. — ежеголовник скученный. Обнаружен на берегу р. М. Пудица Кимрского района Калининской обл. среди осоки вздутой, на глубине 5 см на торфянистом грунте. Не указывается для Калининской обл. во «Флоре средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964) и во «Флоре Калининской обл.» М. Л. Невского (1947—1952).

Sparganium simplex Huds. — ежеголовник простой. Встречается изредка. Растет небольшими пятнами или одиночными экземплярами в ассоциациях осоки вздутой, манника большого, стрелолиста обыкновенного на глубине от 5 до 90 см.

Typhaceae — Рогозовые

Typha latifolia L. — рогоз широколистный. Встречается хотя и повсеместно, но в незначительном количестве. Чистые заросли невелики по размеру, чаще всего растет рассеянно в фитоценозах манника большого, хвоща приречного и осоки острой. В прошлые годы площади, занимаемые рогозом широколистным на водохранилище, были значительны, и его роль в зарастании водоема велика. В настоящее время он вытесняется другими видами. Заходит в воду на глубину до 90 см.

Typha angustifolia L. — рогоз узколистный. Встречается довольно часто. Растет чистыми куртинами или в сообществах воздушно-водных макрофитов на глубине 20—80 см, предпочитает песчаные грунты.

Juncus filiformis L. — ситник нитевидный. Часто по всему водохранилищу. Растет рассеянно среди гидрофитов на сыром илистом грунте.

Juncus effusus L. — ситник развесистый. Встречается изредка по низкому затопленным участкам водоема. Растет кочками среди осоки вздутой или хвоща приречного, иногда на глубине до 10 см.

Juncus bufonius L. — ситник лягушачий. Изредка на границе зоны затопления, по краю осочников, иногда в воде.

Juncus articulatus L. — ситник членистый. Обычный вид в литорали водохранилища. Рассеяно встречается в ассоциациях гидрофитов у границы затопления на небольших глубинах.

Juncus compressus Jacq. — ситник сплюснутый. Изредка встречается как сопутствующий вид в фитоценозах гидрофитов по всему водохранилищу.

Сурегасеае — Осоковые

Eriophorum polystachyon L. — пушица многоколосковая. Встречается в зоне временного затопления водоема редко по болотистым участкам. Растет отдельными экземплярами или небольшими дернинками в ассоциациях манника большого или осоки острой.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — ситняг игольчатый. Встречается часто по всему водохранилищу. Образует подводные лугвинки в зарослях гидрофитов на глубине от 5 до 50 см на песчаных или илистых грунтах.

Eleocharis palustris (L.) R. Br. — ситняг болотный. Принадлежит к числу самых обычных растений. Образует небольшие чистые заросли, распространяясь на глубину до 30 см. Растет на песчаных и илистых грунтах.

Eleocharis mamillata Lindb. fil. — ситняг сосочковый. Редкий вид на водоеме. Отмечен в устье р. Нерль.

Eleocharis intersita Zinserl. — ситняг промежуточный. Изредка растет небольшими куртинами среди манника большого и других макрофитов. Заходит в воду на глубину 25—50 см.

Scirpus sylvaticus L. — камыш лесной. Встречается довольно часто по берегам рек и зарастающих заливов, заходя в воду на глубину до 50 см. Образует небольшие куртины в ассоциациях стрелолиста обыкновенного, осоки острой, хвоща приречного или манника большого.

Scirpus radicans Schkuhr — камыш укореняющийся. Довольно распространенное растение в литорали водохранилища. Растет обычно куртинами среди макрофитов, заходя в воду на глубину до 70 см.

Scirpus lacustris L. — камыш озерный. Встречается повсеместно. Образует большие чистые заросли, распространяется на глубину до 150 см, растет на илистых и песчаных грунтах. Играет большую роль в зарастании водоема.

Scirpus tabernaemontanii Gmel. — камыш Табернемонтана. Редкое растение для Ярославской обл. Найден на водохранилище в заливе у с. Красное Угличского района, Ярославской обл. на глубине 50 см.

Blasmus compressus (L.) Panz. ex Link — блюмус сжатый. Вид редкий для Калининской обл. Собран в заливе по р. Кашинка Кашинского района Калининской обл. в осочнике.

Carex echinata Murr. — осока ежисто-колючая. Растение крайне редкое для Калининской обл. Найдена на берегу р. Пудица Кимрского района Калининской обл. на влажном торфянистом грунте в сообществе гидрофитов.

Carex canescens L. — осока сероватая. Встречается на водоеме редко. Растет в верхнем поясе крупноосочников.

Carex diandra Schrank — осока двутычиковая. Встречается изредка. Растет кочками среди прибрежно-водных растений на незначительной глубине, на илистой или торфянистой почве.

Carex contigua Норре — осока соседняя. Встречается редко на границе зоны затопления в фитоценозах гидрофитов.

Carex panicea L. — осока просыная. Редко можно встретить по краю крупноосочников на сырых участках водоема.

Carex flava L. — осока желтая. Изредка. По сырым берегам заливов, растет рассеянно среди гидрофитов.

Carex pseudocyperus L. — осока ложносывевидная. Встречена нами в заливе по р. Кашинка в ассоциации хвоща приречного и на манниково-сплавине в устье р. Нерль. Растет небольшими кочками, предпочитает торфянистые почвы. Вид редкий на водохранилище.

Carex hirta L. — осока коротковолосистая. Изредка растет одиночными экземплярами по границе зоны затопления в ассоциациях гидрофитов на влажной илистой или торфянистой почве.

Carex rostrata Stokes — осока вздутая. Довольно распространенное растение. Создает чистые заросли или встречается как содоминант в фитоценозах хвоща приречного, манника большого и осоки острой. Распространяется на глубину до 30 см, растет на торфянистых грунтах.

Carex vesicaria L. — осока пузырчатая. Обычный вид, встречающийся по всему водохранилищу. Чистые заросли если и образует, то они невелики по размеру, чаще растет рассеянно в сообществах гидрофитов. Распространяется на глубину до 30 см.

Carex caespitosa L. — осока дернистая. Изредка и в незначительном количестве встречается в зарослях прибрежно-водных растений на обсыхающих участках водоема.

Carex aquatilis Wahlb. — осока водяная. Собрана нами в заливе ниже г. Белый Городок Калининской обл. в ассоциации осоки вздутой, на глубине 25 см, прунт — торфянистый. Этот вид на водоеме редок, нечасто встречается осока водяная и во всей области.

Carex acuta L. — осока острая. Встречается очень часто по всему водохранилищу. Является одним из основных доминантов растительного покрова. Образует чистые заросли. Распространяется до 90 см, предпочитая торфянистые почвы.

Carex nigra (L.) Reichard — осока черная. Встречается изредка по границе зоны временного затопления как сопутствующий вид в сообществах гидрофитов.

Gramineae — Злаковые

Phragmites communis Trin. — тростник обыкновенный. Образует большие заросли по берегам рек и заливов в межостровных протоках. Занимает участки с глубинами 20—150 см.

Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. — манник большой. Самый массовый вид на водоеме. Заросли его распространились очень широко по всему водохранилищу. Занимает участки с глубинами от 5 до 90 см, максимальная глубина произрастания 140 см. Создает чистые ассоциации или как содоминант встречается в фитоценозах гидрофитов. Предпочитает илистые грунты, но растет и на песчаных.

Glyceria fluitans (L.) R. Br. — манник плавающий. В предыдущие годы заросли его были довольно большие. В настоящее время встречается хотя и часто, но в незначительном количестве. Растет обычно пятнами

в сообществах хвоща приречного, осоки вздутой и других гигрофитов на торфянистых и илистых грунтах.

Poa palustris L. — мятлик болотный. Растет повсеместно по краю осочников на незначительной глубине.

Dactylis glomerata L. — сжа сборная. В зоне временного затопления встречается редко. Растет по сырым участкам водосма в зарослях гигрофитов.

Leersia oryzoides (L.) Sw. — леерсия рисовидная. Была найдена в заливе ниже г. Белый Городок Кимрского района, Калининской обл. и в Греховом ручье (5 км выше Углича) Ярославской обл. Это ее новые местонахождения в Калининской и Ярославской областях.

Scolochloa festucaecea (Willd.) Link — тростянка овсяничная. Редкий вид для Калининской обл. На Угличском водохранилище она образует большие заросли в устье р. Медведицы Кимрского района и в заливе ниже г. Белый Городок того же района. Глубина произрастания 60—80 см, грунты — илстые или лесные.

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. — луговик дернистый. Растет на границе зоны затопления в зарослях прибрежных макрофитов.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth — вейник наземный. Встречается в литорали водоема довольно часто, хотя считается сухолюбным растением. Растет неширокой полосой выше осочников, иногда рассеянно в ассоциациях осоки острой и вздутой.

Calamagrostis canescens (Web.) Roth — вейник сероватый. Встречается часто. Растет пятнами или рассеянно среди осоки острой или манника большого по сырым участкам водохранилища, заходя в воду на глубину до 5 см.

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey et Schreb. — вейник незамечаемый. Встречается на водоеме редко, в верховьях заливов или на сплавилах.

Agrostis tenuis Sibth. — полевица тонкая. Редко на границе зоны затопления в верхнем поясе осочников.

Agrostis stolonifera L. — полевица побегообразующая. Довольно распространенное растение в литорали водохранилища. Растет по сырым участкам в сообществах двукисточника тростниковидного, хвоща приречного или манника большого. Распространяется на глубину до 20 см, грунты предпочитают илстые.

Phleum pratense L. — тимopheвка луговая. Изредка встречается на границе зоны затопления в ассоциациях гигрофитов.

Alopecurus geniculatus L. — лисохвост коленчатый, *A. aequalis* Sobol. — лисохвост короткоствольный. Оба вида изредка встречаются в верховьях заливов. Растут дернинками в ассоциациях гигрофитов. В воду заходят на небольшую глубину.

Typhoides arundinacea (L.) Moench — двукисточник тростниковидный. Растет повсеместно на границе зоны временного затопления, распространяясь на глубину до 20 см. Образует самостоятельные ассоциации, а также встречается в сообществах других воздушно-водных растений.

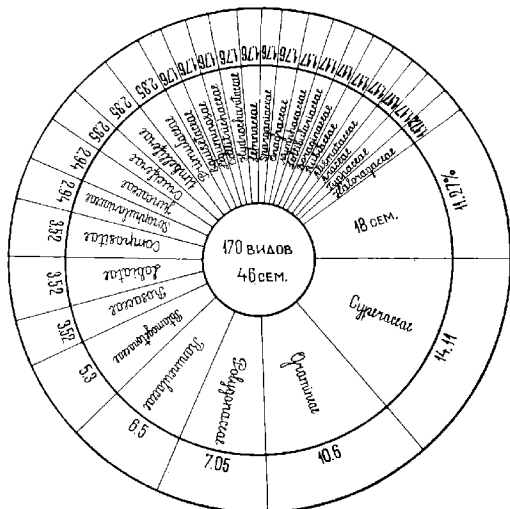
Zizania latifolia L. — рис многолетний. Введен в культуру. Большие заросли его сосредоточены в устье р. Нерль. Растет на глубине 40—60 см.

Из мхов на Угличском водохранилище найдены *Fontinalis antipretica* (L.) Hedw., *Ricciocarpus natans* (L.) Corda., *Riccia fluitans* L. Все они очень редки на водоеме и встречены нами лишь однажды в заливе у г. Белый Городок Калининской обл.

Анализ флоры. Создание каскада водохранилищ на Волге влечет затопление поймы на всем протяжении этой реки, в результате чего погибает вся существовавшая там растительность. Одновременно на огромных пространствах волжских водохранилищ возникает мелководная, частично осушенная зона. В этой зоне происходит формирование нового растительного покрова. В течение десятилетий идет отбор видов, способных существовать в своеобразных условиях среды: колеблющегося уровня и интенсивных изменений трофических свойств затопленных почв. Формирование новой флоры водохранилища осуществляется за счет флоры окружающих территорий. Однако как в систематическом, так и в экологическом отношении она отличается от флоры естественных водоемов данной области. Рассмотрим некоторые ее черты на примере Угличского водохранилища.

В зоне мелководий Угличского водохранилища нами зарегистрировано 167 видов высших сосудистых растений из 46 семейств и три вида мхов (учитывались только травянистые растения). Это число видов нельзя считать окончательно установленным, естественно, что со временем оно будет уточняться.

Анализируя флору в систематическом отношении (см. рисунок), можно отметить, что наиболее полно по видовому составу представлены следующие семейства: *Cyperaceae* — 14.1% от всего состава флоры; *Gramineae* — 10.6%; *Polygonaceae* — 7.0%; *Ranunculaceae* — 6.5%; *Potamogetonaceae* — 5.3%; *Rosaceae*, *Labiatae*, *Compositae* — по 3.5%;



На долю этих семейств приходится 55% видов флоры, остальные 36 семейств представлены каждое небольшим числом видов, чаще всего одним — двумя.

Чтобы выяснить какие семейства из растительности окружающей территории приспособились к существованию в новых специфических условиях мелководий водохранилища, мы сопоставили флору Угличского водохранилища с флорой Калининской и Ярославской областей, где оно расположено (табл. 1). Располагая семейства областей и водоема по степени убывания в них числа видов, можно обнаружить, что семейства *Cyperaceae* и *Gramineae* имеют наибольшее число видов в окружающей флоре и наиболее полно освоили условия колеблющегося уровня мелководий. Семейства *Compositae*, *Rosaceae*, *Cruciferae*, *Caryophyllaceae*, стоящие на 3-м, 4-м и 5-м местах во флорах области, на водохранилище занимают последние места, т. е. входящие в них виды плохо переносят условия переменного обводнения и не способны существовать в зоне временного затопления. На мелководьях водохранилища по числу видов ведущее значение получают семейства *Polygonaceae*, *Ranunculaceae* и *Potamogetonaceae*.

Таблица 1

Семейства, представленные наибольшим числом видов на Угличском водохранилище, в Калининской и Ярославской областях

Ярославская обл.		Калининская обл.		Угличское водохранилище	
семейство	количество видов	семейство	количество видов	семейство	количество видов
<i>Gramineae</i>	100	<i>Gramineae</i>	79	<i>Cyperaceae</i>	24
<i>Compositae</i>	94	<i>Cyperaceae</i>	71	<i>Gramineae</i>	18
<i>Cyperaceae</i>	81	<i>Rosaceae</i>	53	<i>Polygonaceae</i>	12
<i>Rosaceae</i>	63	<i>Cruciferae</i>	47	<i>Ranunculaceae</i>	11
<i>Cruciferae</i>	55	<i>Caryophyllaceae</i>	44	<i>Potamogetonaceae</i>	10
<i>Caryophyllaceae</i>	48	<i>Compositae</i>	43	<i>Rosaceae</i>	6
<i>Scrophulariaceae</i>	42	<i>Polygonaceae</i>	40	<i>Labiatae</i>	6
<i>Ranunculaceae</i>	41	<i>Scrophulariaceae</i>	40	<i>Compositae</i>	6
<i>Labiatae</i>	34	<i>Ranunculaceae</i>	39	<i>Scrophulariaceae</i>	5
<i>Umbelliferae</i>	32	<i>Papilionaceae</i>	34	<i>Juncaceae</i>	5

По отношению к условиям среды растения зоны временного затопления делятся на 4 экологические группы (табл. 2).

Таблица 2

Экологический состав флоры

Экологическая группа	Количество видов	%
Гидатофиты	29	17,4
Гидрофиты	41	24,5
Гигрофиты	65	38,9
Мезофиты	32	19,2
Всего	167	100,0

Гидатофиты или настоящие водные растения составляют около 18%. Из них наиболее часто на водохранилище встречаются *Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens*, *P. pectinatus*, *Stratiotes aloides*, *Myriophyllum spicatum*, *Ranunculus circinatus* и другие растения, играющие значительную роль в зарастании водоема.

Гидрофиты или воздушно-водные растения представлены на водохранилище большим числом видов, чем предыдущая группа (41 вид или 24%). Основными доминантами из этого типа являются *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviale*, *Scirpus lacustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Phragmites communis*.

К гигрофитам или растениям влажных местообитаний относится почти половина всего видового состава флоры. Но в зарастании водохранилища они играют подсобную роль, встречаясь рассеянно в фитоценозах гидрофитов.

Наконец, на водохранилище имеется группа мезофильных растений, приспособившихся к условиям избыточного увлажнения. По числу видов они превышают количество гидатофитов. Однако растения этой группы отмечены на водохранилище единичными экземплярами в ассоциациях других экологических групп и по существу не играют никакой роли в сложении растительности мелководий.

По продолжительности жизни большинство растений зоны временного затопления — многолетники — 151 вид (90,4%). Однолетников зарегистрировано 12 видов (7,2%), двухлетников 4 (2,4%) вида.

При сравнении флоры Угличского водохранилища с флорой других водохранилищ и озер следует отметить, что видовой состав искусственных водоемов Верхней и Средней Волги довольно близок (табл. 3). Об этом свидетельствуют большое число общих видов и сравнительно высокий коэффициент общности состава.

Таблица 3

Сравнение флоры Угличского водохранилища с флорой водохранилищ Верхней и Средней Волги и озера Ярославской области (взяты только травянистые растения)

	Водохранилища				Озера Ярославской обл.
	Угличское	Иваньковское	Горьковское	Рыбинское	
Всего видов . . .	167	199	221	171	108
Количество общих видов . .	—	137	146	123	89
Коэффициент общности, % (по Жакару) .	—	59,8	60,3	57,2	47,8

Флора естественных водоемов значительно беднее флоры водохранилища. Так, на более чем 10 озерах Ярославской обл., по общей площади превышающих Угличское водохранилище, отмечено нами только 108 видов. Естественно, что и коэффициент общности флоры озер по сравнению с таковым водохранилища невысок.

Для выяснения экологических групп растений с наибольшим сходством их видового состава в водоемах Верхней и Средней Волги вычислен коэффициент общности по группам. Из табл. 4 видно, что наибольшая общность наблюдается у гидрофильных и гидатофильных растений. Коэффициент общности флористического состава гидрофильных и осо-

Таблица 4

Коэффициент общности флоры Угличского водохранилища с флорой водоемов Верхней и Средней Волги по экологическим группам, %
(по Жакару)

Экологическая группа	Водохранилища			Озера Ярославской области
	Иваньковское	Рыбное	Горьковское	
Гидатофиты	72.2	73.5	69.2	60.0
Гидрофиты	78.7	86.3	78.2	81.4
Гигрофиты	59.1	53.5	61.5	44.1
Мезофиты	37.9	28.3	40.9	8.6

бенно мезофильных видов довольно низок, что свидетельствует о случайном нахождении этих видов на мелководьях.

В литорали Угличского водохранилища обнаружен 1 вид, новый для Калининской обл.

Sparganium zlomeratum Laest. — собран на берегу р. М. Пудница Кимрского района Калининской обл. Не указывается для Калининской обл. во «Флоре средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964) и во «Флоре Калининской области» М. Л. Невского (1947—1952).

Кроме того, установлены новые местонахождения для следующих редких видов растений.

Rumex thyrsiflorus Fingerh. — обнаружен на берегу р. Нерль Кимрского района Калининской обл. Редкий вид для области (Невский, 1947—1952).

Rumex maritimus L. — собран на острове в 5 км ниже г. Кимры Калининской обл. Редкий вид для области (Невский, 1947—1952).

Epilobium adenocaulon Hausskn. — встречен на острове в устье р. Медведицы Кимрского района Калининской обл. Очень редкий вид для области (Невский, 1947—1952).

Utricularia intermedia Haupе — отмечена нами в заливе ниже г. Белый Городок Кимрского района Калининской обл. Очень редкий вид для области (Невский, 1947—1952).

Potamogeton friesii Rupr. — обнаружен в Греховом ручье в 5 км выше г. Углича Ярославской обл. Редкий вид для области (Богачев, 1961).

Zannichellia palustris L. — найдена в р. Пуды Кашинского района Калининской обл. Крайне редкий вид для области (Невский, 1947—1952).

Scirpus tabernaemontanii Gmel. — найден нами в заливе у с. Красное Угличского района Ярославской обл. Очень редкий вид для области (Богачев, 1961).

Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link — найден нами в заливе по р. Кашинка Кашинского района Калининской обл. Редкий вид для области (Невский, 1947—1952).

Carex echinata Murr. — встречена на берегу р. М. Пудница Кимрского района Калининской обл. Крайне редкий вид для области (Невский, 1947—1952).

Leersia oryzoides (L.) Sw. — собрана в заливе ниже г. Белый Городок Кимрского района Калининской обл. и в Греховом ручье в 5 км выше г. Углича Ярославской обл. Редкий вид для Калининской и Ярославской областей (Невский, 1947—1952; Богачев, 1961).

Scolochloa festuacea (Willd.) Link — отмечалась в заливе ниже

г. Бельский Городок и в устье р. Медведицы Кимрского района Калининской обл. Крайне редкий вид для области (Невский, 1947—1952).

Растительность. Растительный покров литорали Угличского водохранилища описан ранее (Экзерцев и Экзерцева, 1963). За тринадцать лет, прошедших с момента первого обследования, в его составе, структуре и распределении произошли некоторые изменения. Сукцессионные процессы не прекращаются и в настоящее время. Одной из причин быстрой смены травянистой водной растительности являются интенсивное заболачивание мелководий водохранилища, переработка берегов и расселение древесных и кустарниковых фитоценозов на большинстве пологих прибрежий этого водоема. Ниже мы остановимся на этих изменениях.

Летом 1971 г. растительность Угличского водохранилища была представлена четко обособленными, равномерно сложными фитоценозами, располагавшимися поясами вдоль берегового склона. Преобладали монодоминантные и флористически бедные сообщества. В сравнении с предыдущим обследованием возросло постоянство флористического состава ассоциаций, исчезли случайные виды, а структура стала более четкой. Основные площади заросших мелководий были сосредоточены по заливам и на защищенных участках мелководий межостровных протоков в районе рр. Нерли и Медведицы. Окончание формирования берегового песчаного шлейфа обеспечило возможность создания вдоль большинства открытых прибрежий водохранилища пояса зарослей *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, которого ранее не было. По всему водохранилищу вплотную к границе зоны затопления пышно разрослась лесная растительность, заметно затеняющая и угнетающая гидрофильные фитоценозы верхнего пояса макрофитов. Большие площади пологих прибрежий заняли ивняки, вытеснившие заросли крупноосочников.

Заметные изменения произошли в распределении растительности в зависимости от характера биотопа. Так, в верховьях заливов на месте ассоциаций *Glyceria maxima* и *Myriophyllum spicatum* стали господствовать фитоценозы *Equisetum fluviatile*, *Stratiotes aloides*, местами увеличились площади манниково-хвощовых сплавин. Участки, подверженные умеренному волнобою в средних частях заливов, заняли ассоциации *Glyceria maxima* и *Potamogeton perfoliatus*. На значительных площадях прибойной зоны расширились заросли *Phragmites communis*. В заливах по рекам распространились комплексные группировки, состоящие из куртин *Scirpus lacustris*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*. В настоящее время общая площадь заросших мелководий Угличского водохранилища равна 1230 га, что составляет около 5% от площади всего водохранилища; из них 70% занято воздушно-водной растительностью и только 30% собственно водной (табл. 5).

Широкое распространение на водоеме получили ассоциации с господством *Glyceria maxima*, занимающие 23.2% от общей площади зарастания, *Equisetum fluviatile* — 8.8%, *Phragmites communis* — 15.6%, *Stratiotes aloides* — 8.9%, *Potamogeton pectinatus* — 8.4%, *P. perfoliatus* — 7.0%. Большие площади мелководий заросли манниково-хвощовыми и белокрыльничково-хвощовыми сплавинами (12.3%).

На ряде участков литорали появились ранее не встречавшиеся формации *Nuphar lutea*, *Scolochloa festuacea*, *Typha angustifolia*. Одновременно наметилось сокращение площадей фитоценозов *Myriophyllum spicatum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Carex acula*. Сообщества же с господством *Glyceria fluitans*, *Typha latifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Elodea canadensis* и *Lemna trisulca* практически исчезли. Последние фитоценозы относятся к конкурентно нестойкой пионерной растительности

Площади основных формаций растительности Угличского водохранилища

	Заросли	1958 г.		1971 г.	
		Площадь, га	% от общей площади зарослей	Площадь, га	% от общей площади зарослей
Постоянные	<i>Carex acuta</i>	168,8	12,6	41,5	3,4
	<i>Glyceria maxima</i>	336,1	25,1	286,0	23,2
	<i>Equisetum fluviatile</i>	54,5	4,1	108,5	8,8
	<i>Scirpus lacustris</i>	3,2	0,2	60,1	4,9
	<i>Phragmites communis</i>	164,4	12,2	192,6	15,6
	<i>Sagittaria sagittifolia</i>	52,7	3,9	10,9	0,9
	<i>Nymphaea candida</i>	2,1	0,2	2,8	0,2
	<i>Potamogeton natans</i>	4,5	0,35	3,2	0,3
	<i>P. lucens</i>	19,9	1,5	6,8	0,6
	<i>P. pectinatus</i>	4,5	0,35	103,9	8,4
	<i>P. perfoliatus</i>	85,0	6,3	86,9	7,0
	<i>Myriophyllum spicatum</i>	162,7	12,2	29,2	2,4
	<i>Stratiotes aloides</i>	8,9	0,6	110,0	8,9
	Растительность славин	120,0	8,9	151,2	12,3
Исчезнувшие	<i>Glyceria fluitans</i>	13,7	1,0	—	—
	<i>Typha latifolia</i>	59,0	4,4	—	—
	<i>Alisma plantago-aquatica</i>	71,5	5,4	—	—
	<i>Elodea canadensis</i>	1,2	0,1	—	—
	<i>Lemna trisulca</i>	8,4	0,6	—	—
Ново появившиеся	<i>Typha angustifolia</i>	—	—	5,0	0,4
	<i>Scolochloa festuacea</i>	—	—	7,3	0,6
	<i>Nuphar lutea</i>	—	—	21,5	1,7
	<i>Polygonum amphibium</i>	—	—	0,9	0,1
	<i>Ranunculus circinatus</i>	—	—	1,5	0,1
	<i>Ceratophyllum demersum</i>	—	—	0,2	—
Всего		1341,1	100	1230	100

широко распространены лишь в начальный период становления водохранилища. В то же время расширение зарослей *Equisetum fluviatile*, *Scolochloa festuacea*, *Stratiotes aloides*, *Nuphar lutea* и славинной растительности свидетельствует о том, что эндогенные сукцессии на водохранилище приводят к интенсивному заболачиванию отчлененных мелководий. За 13 лет площади болотных группировок на этом искусственном водоеме увеличились в 2 раза.

Продукция. Несмотря на то, что изучению продукции растительного покрова естественных и искусственных водоемов уделяется все большее и большее внимание (Боруцкий, 1950; Щербаков, 1950; Катанская, 1954, 1960; Экзерцев, 1958; Захаренкова, 1959, 1970; Welzel, 1964;

Westlake, 1965; Корелякова, 1970, 1972; Распопов, 1971), данные о роли макрофитов в жизни водоемов различного типа и круговороте веществ в них еще очень малочисленны. Почти полностью отсутствуют материалы о годовой продукции гидрофильной растительности в равнинных водохранилищах, а в частности в волжских. Впервые продукция растительности Угличского водохранилища определена в 1958 г. Служба 13 лет мы решили повторно провести такое же определение, полностью сохраняя методику предыдущего исследования.

Прежде всего остановимся на фитомассе основных растительных группировок. В табл. 6 приведены средние показатели фитомассы с 1 м², а также ее максимальные и минимальные величины в воздушно-сухом весе. Наибольшая средняя фитомасса наблюдается у сообществ с господством *Stratiotes aloides*, *Phragmites communis*, *Typha angustifolia*, *Equisetum fluviatile*. Эти же фитоценозы стоят на первом месте по величине максимального количества зеленого вещества, создаваемого из единицы площади.

Таблица 6

Фитомасса основных растительных формаций Угличского водохранилища
(воздушно-сухой вес, г/м²)

Сообщество с господством	1971 г.		1958 г.	
	Минимальная	Средняя	Максимальная	Средняя
<i>Carex acuta</i>	540	716	1068	404
<i>Glyceria maxima</i>	552	716	1160	336
<i>Equisetum fluviatile</i>	516	784	1196	465
<i>Phragmites communis</i>	524	975	1340	540
<i>Scolochloa festucacea</i>	376	565	760	—
<i>Typha angustifolia</i>	773	855	1058	468
<i>Scirpus lacustris</i>	468	705	1060	421
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	160	207	245	256
<i>Potamogeton lucens</i>	150	241	300	100
<i>P. pectinatus</i>	55	87	102	82
<i>P. perfoliatus</i>	8	103	185	167
<i>Ranunculus circinatus</i>	95	259	468	—
<i>Myriophyllum spicatum</i>	152	253	400	198
<i>Nuphar lutea</i>	95	127	186	—
<i>Potamogeton natans</i>	91	170	242	203
<i>Polygonum amphibium</i>	52	89	138	—
<i>Ceratophyllum demersum</i>	452	575	832	—
<i>Stratiotes aloides</i>	828	1151	1644	302

Менее продуктивны фитоценозы *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *Polygonum amphibium* и *Sagittaria sagittifolia*. Колебания между максимальной и минимальной фитомассами в большинстве ассоциаций незначительны и не превышают трехкратной величины, что свидетельствует об однородности растительности водохранилища. На вновь созданных водоемах с молодым растительным покровом разница минимальной и максимальной фитомассы одной и той же ассоциации может достигать 10—12-кратной величины (Корелякова, 1972).

Ко времени последнего обследования водохранилища (табл. 6)

продуктивность большинства ассоциаций возросла. Наиболее ярко проявляется это у сообществ, интенсивно расселяющихся на водоеме: *Stratiotes aloides purum*, *Typha angustifolia purum*, *Phragmites communis purum*, *Equisetum fluviatile purum*.

Если принять данные по фитомассе в период цветения за годовую продукцию, то имея площади основных растительных сообществ, можно вычислить годовую продукцию наземной части травянистой растительности всего водоема. На Угличском водохранилище она равна 61933.1 т в сыром, 8317.8 т в воздушно-сухом и 7493.2 т в абсолютно сухом весе (табл. 7). При введении поправочного коэффициента для большинства ассоциаций 1.1, а для ассоциации *Glyceria maxima*—2 (Экзерцева, 1972) годовая продукция с поправкой на отпад будет соответственно равна 86363.9, 11446.7 и 9312.0 т.

Восемьдесят процентов годовой продукции макрофитов или 6080 т (в абсолютно—сухом весе) (табл. 7) приходится на долю воздушно-водной растительности и растительности сплавины. Наибольшую продукцию создают заросли манника большого, тростника обыкновенного и хвоще-манниковые сплавины.

Годовая продукция собственно-водной растительности составляет только 20% или 1412 т (абсолютно—сухой вес). Основным поставщи-

Таблица 7

Продукция растительности (в т) Угличского водохранилища в 1971 г.

Заросли	Сырой вес	Воздушно-сухой вес	Абсолютно сухой вес	Органическое вещество	Углерод	Азот	Фосфор (P ₂ O ₅)	Калий (K ₂ O)
<i>Carex acuta</i>	920.6	297.1	270.6	259.5	129.7	5.95	0.78	3.56
<i>Glyceria maxima</i>	16897.2	2047.7	1841.0	1730.5	865.3	55.23	5.34	24.30
<i>Equisetum fluviatile</i> . .	4517.6	850.6	755.4	641.4	320.7	14.35	2.72	19.94
<i>Phragmites communis</i>	5116.6	1877.8	1691.3	1550.9	775.5	38.89	3.04	18.26
Сплавины хвощево-манниковые	7577.2	1136.6	1033.3	929.7	464.8	25.23	3.3	20.46
<i>Scolochloa festuacea</i>	145.1	41.2	36.9	35.4	17.7	0.92	0.12	2.34
<i>Typha angustifolia</i> . . .	240.5	42.7	39.6	37.6	18.8	0.63	0.13	0.18
<i>Scirpus lacustris</i> . . .	1963.3	423.7	391.3	371.3	185.6	7.92	1.29	8.44
<i>Sagittaria sagittifolia</i> .	351.8	22.5	21.3	17.7	8.9	0.60	0.03	0.38
<i>Nuphar lutea</i>	254.1	27.3	24.5	21.7	10.9	0.68	0.31	0.37
<i>Nymphaea candida</i> . . .	27.3	3.5	3.2	2.9	1.4	0.09	0.03	0.004
<i>Potamogeton natans</i> . .	39.3	5.4	4.7	4.3	2.1	0.11	0.01	0.001
<i>Polygonum amphibium</i> . .	6.3	0.8	0.7	0.6	0.3	0.02	0.001	0.012
<i>Potamogeton lucens</i> . .	136.7	16.3	14.5	12.6	6.3	0.36	0.05	0.56
<i>P. pectinatus</i>	913.3	90.3	83.1	64.5	32.3	1.75	0.16	2.88
<i>P. perfoliatus</i>	607.7	89.5	80.3	68.4	34.2	2.25	0.39	2.11
<i>Ranunculus circinatus</i> . .	39.2	3.8	3.5	3.0	1.5	0.07	0.008	0.005
<i>Myriophyllum spicatum</i> .	612.3	73.8	67.3	57.9	29.9	1.12	0.14	0.79
<i>Ceratophyllum demersum</i>	16.4	1.1	1.0	0.8	0.4	0.02	0.004	0.001
<i>Stratiotes aloides</i> . . .	21550.6	1266.1	1129.7	903.8	451.9	31.63	2.82	17.62
Всего	61933.1	8317.8	7493.2	6716.4	3358.2	187.72	20.67	122.21

ком фитомассы в этой группе является формация *Stratiotes aloides* — 1130 т (15%). Продукция сообществ с господством *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. lucens* невелика — 178 т или 2% от общей годовой продукции, хотя и рдесты занимают большие площади мелководий.

Используя данные наших анализов по содержанию азота, фосфора (табл. 8) и калия (Довбня, 1972) в основных доминирующих растениях, можно приближенно подсчитать количество этих веществ в общей годовой продукции. Всего в наземной части растительности Угличского водохранилища ежегодно накапливается 3358 т углерода, 187 т азота, 20 т фосфора (в форме P_2O_5) и 122 т калия (в форме K_2O).

Таблица 8

Содержание золы, азота, фосфора в макрофитах Угличского водохранилища
(в % от абсолютно-сухого вещества)

Виды растений	Зола	Азот	Фосфор
<i>Carex acuta</i>	4.1	2.2	0.29
<i>Glyceria maxima</i>	6.0	3.0	0.29
<i>Equisetum fluviatile</i>	15.1	1.9	0.36
<i>Phragmites communis</i>	8.3	2.3	0.18
<i>Scolochloa festuacea</i>	4.2	2.5	0.34
<i>Typha angustifolia</i>	5.1	1.6	0.35
<i>Scirpus lacustris</i>	5.1	2.0	0.33
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	16.8	2.8	0.17
<i>Potamogeton lucens</i>	13.1	2.5	0.35
<i>P. pectinatus</i>	22.4	2.1	0.19
<i>P. perfoliatus</i>	14.8	2.8	0.49
<i>Ranunculus circinatus</i>	14.0	1.9	0.23
<i>Myriophyllum spicatum</i>	10.7	1.6	0.21
<i>Nuphar lutea</i>	11.4	2.6	0.19
<i>Nymphaea candida</i>	12.5	2.7	0.16
<i>Potamogeton natans</i>	8.9	2.5	0.24
<i>Polygonum amphibium</i>	9.8	2.9	0.20
<i>Ceratophyllum demersum</i>	16.0	2.5	0.47
<i>Stratiotes aloides</i>	20.0	2.8	0.25

Для сравнения с продукцией фитопланктона продукцию макрофитов можно пересчитать на единицу площади и объема всего водохранилища. Тогда высшая водная растительность ежегодно продуцирует на единицу площади и объем водохранилища органического вещества 26.9 г/м² или 5.3 мг/л, углерода — 13.4 г/м² или 2.7 мг/л, азота — 0.75 г/м² или 0.15 мг/л, фосфора — 0.08 г/м² или 0.016 мг/л, калия — 0.49 г/м² или 0.09 мг/л.

В заключение можно отметить, что несмотря на то, что с момента первого обследования степень зарастания мелководий водохранилища изменилась незначительно, общая годовая продукция растительности вследствие эндогенных сукцессий возросла спустя 13 лет почти в 2 раза.

- Богачев В. К. 1961. Определитель растений Ярославской области. Яросл. книжное изд-во.
- Боруцкий Е. В. 1950. Продуктивность прибрежных зарослей макрофитов Глуцкого озера. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 2.
- Буторин Н. В. 1959. К вопросу о проточности Иваньковского и Угличского водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Довбня И. В. 1972. Содержание зольных элементов в прибрежно-водных растениях Горьковского водохранилища. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 15.
- Жадин В. Н. и Герд С. В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. Учпедгиз, М.
- Захаренкова Г. Ф. 1959. Водная растительность озер Нарочанской группы и ее продуктивность. Тр. V научной конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Минск.
- Захаренкова Г. Ф. 1961. Характеристика химического состава продукции макрофитов нарочанских озер. Первичная продукция морей и внутр. вод. Минск.
- Захаренкова Г. Ф. 1970. Водная растительность озера Дривяты. Биологическая продуктивность эвтрофного озера. Изд. «Наука», М.
- Катанская В. М. 1954. Биомасса высшей водной растительности в озерах Карельского перешейка. Тр. Лаб. озеровед. АН СССР, т. III.
- Катанская В. М. 1960. Продуктивность растительного покрова некоторых озер Карельского перешейка. Тр. Лаб. озеровед. АН СССР, т. II.
- Корелякова И. Л. 1970. Химический состав высшей водной растительности Киевского водохранилища. Гидробиол. журн., т. 6, № 5.
- Корелякова И. Л. 1972. Продукция высшей водной растительности Киевского водохранилища. Сб. Киевское водохранилище.
- Курдина Т. Н. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Угличского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2(5).
- Курдин В. П. 1963. Условия формирования грунтового комплекса Угличского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 5(8).
- Масовский П. Ф. 1964. Флора средней полосы Европейской части СССР. Изд. «Колос», Л.
- Невский М. Л. 1947—1952. Флора Калининской области. ч. 1—2. Уч. зап. Калининского гос. пед. ин-та им. Калинина, т. 2, в. 2.
- Распопов И. М. 1971. Макрофиты Онежского озера. В кн.: Растительный мир Онежского озера. Изд. «Наука», Л.
- Себенцов Б. М. и Мейснер Е. В. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Всерос. научно-исслед. ин-та прудового и рыбн. хоз-ва, т. 4.
- Щербаков А. П. 1950. Продуктивность прибрежных зарослей макрофитов Глуцкого озера. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 2.
- Экзерцев В. А. 1958. Продукция прибрежно-водной растительности Иваньковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Экзерцев В. А. 1960. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Экзерцев В. А. и Экзерцева В. В. 1963. Прибрежно-водная и водная растительность Угличского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 6(9).
- Экзерцева В. В. 1961. Продукция прибрежно-водной растительности Угличского водохранилища. Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Экзерцева В. В. 1972. Большой манник (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.) на волжских водохранилищах. Автореф. дисс. Изд. Московского ун-та.
- Westlake D. F. 1965. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18, Suppl.: 229—248.
- Wetzel 1964. Grundfragen der Trink-Brauch und Abwasserbiologie. Vortrage. Leipzig.

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Горьковское водохранилище существует 17 лет. За это время в его литорали сформировалась устойчивая прибрежно-водная и водная растительность. Исчезли случайные группировки, характерные для первых лет создания искусственных водоемов, произошел отбор видов, способных существовать в гидрологических и трофических условиях данного водохранилища.

Изучению растительности мелководий Горьковского водохранилища посвящено сравнительно большое количество работ (Потапов, 1960; Экзерцев, 1962, 1972; Лукина и др. 1963; Экзерцев и Экзерцева, 1966; Лукина, 1968, 1971; Экзерцев и Добвня, 1973, 1974).

Сведений же по флоре Горьковского водохранилища в литературе нет, за исключением данных по отдельным его заливам (Лукина, 1973). Настоящее сообщение является первой попыткой дать краткий аннотированный список видов, способных существовать в условиях затопления. Учитывались только растения, растущие в воде. Растения зоны подтопления в список не включены.

Equisetaceae — хвощовые

Equisetum arvense L. — хвощ полевой. Встречается довольно часто на всем протяжении побережья водохранилища. Растет единично в сообществах полевницы побегообразующей, щучки дернистой, осоки острой. Но более характерен для зоны затопления.

Equisetum sylvaticum L. — хвощ лесной. Редок в зоне временного затопления Горьковского водохранилища. Единичными особями обнаружен в крупноосочниках, по границе затопления.

Equisetum palustre L. — хвощ болотный. Изредка встречается по заболоченным участкам водохранилища. Самостоятельных фитоценозов не создает. В незначительном количестве растет в лоясе осок.

Equisetum fluviatile L. — хвощ приречный. Встречается очень часто. Растет в верховьях заливов по всей акватории водохранилища, в основном, по заболоченным участкам, на опавинах, иногда на песчаных грунтах. Образует устойчивые фитоценозы на глубинах 20—60 см. На меньших и больших глубинах встречается единично в зарослях друшух растений.

Polypodiaceae — многоножковые

Matteuccia struthiopteris (L.) Todaro — страусник обыкновенный.

Единичными экземплярами встречается изредка в фитоценозах гидрофитов.

Dryopteris cristata (L.) A. Gray — щитовник гребенчатый. Встречается, как и предыдущий вид довольно редко на границе зоны временного затопления в зарослях прибрежных растений.

Pinaceae — сосновые

Pinus sylvestris L. — сосна обыкновенная. Редко. Для мелководий подохранилища не характерна, хотя хорошо переносит временное затопление.

Ranunculaceae — лютиковые

Caltha palustris L. — калужница болотная. Встречается часто, растет на глубине 0—20 см по низким заболоченным участкам. Иногда образует чистые сообщества.

Ranunculus circinatus Sibth. — лютик жестколистный. Изредка растет по литорали всего водохранилища в виде чистых сообществ или крапленый в ассоциациях рдестов пронзеннолистного и плавающего, теллореза алоэвидного и стрелолиста обыкновенного. Занимает участки с глубинами 30—90 см, преимущественно с илистыми грунтами.

Ranunculus kauffmannii Clerc — лютик Кауфмана. Редок. Отмечен в заливах по рекам Савихта и Унжа, в зарослях погруженной растительности на глубине 10—40 см.

Ranunculus sceleratus L. — лютик ядовитый. Встречается изредка небольшими группами на отмелях или на участках с нарушенной растительностью.

Ranunculus flammula L. — лютик жгучий. Встречается изредка в фитоценозах гидрофитов на обсыхающем грунте, редко в воде на глубине до 10 см.

Ranunculus repens L. — лютик ползучий. Встречается повсеместно по берегам водохранилища, в зарослях гидрофитов. Растет на участках с глубинами 0—20 см.

Ranunculus polyanthemus L. — лютик многоцветковый. Является редким видом зоны временного затопления, где произрастает, в основном, по границе ее.

Ranunculus acris L. — лютик едкий. В первые годы существования водохранилища довольно часто встречался в литорали. В настоящее время его изредка можно обнаружить в верхнем поясе крупноосочников.

Thalictrum aquilegifolium L. — василистник водосборолистный, *Th. simplex* L. — василистник простой. Оба вида встречаются довольно часто, отдельными особями в зарослях гидрофитов.

Ceratophyllaceae — Роголистные.

Ceratophyllum demersum L. — роголистник темно-зеленый. Очень часто в литорали водохранилища образует небольшие чистые заросли, или же растет в сообществах гидрофитов. Предпочитает участки с илистыми грунтами и глубинами 40—90.

Nymphaeaceae — кувшинковые.

Nymphaea candida Presl — кувшинка чистобелая. Довольно часто в заливах образует чистые заросли или растет в ассоциациях других

водных растений на глубине 100—200 см, преимущественно на илистых грунтах.

Nymphaea tetragona Georgi — кувшинка четырехгранная. Найдена в заливе по р. Кубань, Костромской обл. и в заливе по р. Черная Заводь, Ярославской обл. Вид ранее для этих областей не указывался.

Nuphar lutea (L.) Smith — кубышка желтая. Довольно часто встречается в верховьях заливов по рекам. Растет пятнами среди зарослей гидрофитов на глубине до 2 м, в основном на илистых грунтах.

Nuphar pumila (Timm) DC. — кубышка малая. Редкий вид на водоеме. Найден лишь в Костромском плесе, где растет в небольшом количестве в ассоциации хвоща приречного на глубине 140 см.

Saxifragaceae — камнеломковые

Chrysosplenium alternifolium L. — селезеночник очереднolistный. Встречается изредка в верховьях заливов на влажном топком грунте среди гидрофитов.

Parnassiaceae — белозоровые.

Parnassia palustris L. — белозор болотный. Изредка встречается по границе затопления.

Grossulariaceae — крыжовниковые.

Ribes nigrum L. — смородина черная. Растет по низким заболоченным участкам водоема в явняке и крупноосочнике.

Rosaceae — розоцветные

Potentilla anserina L. — лапчатка гусиная. Произрастает довольно часто у воды, иногда в воде на незначительной глубине, в зарослях осоки, вейника и других макрофитов.

Potentilla erecta (L.) Raeusch. — лапчатка прямостоячая. Встречается редко по обсыхающим участкам мелководий в зарослях гидрофитов.

Potentilla norvegica L. — лапчатка норвежская. В литорали водохранилища встречается изредка, растет на участках с нарушенной растительностью на песчаном грунте.

Comarum palustre L. — сабельник болотный. Растет в верховьях заливов по низким заболоченным берегам, на сплавиных и плавающих торфяниках.

Geum rivale L. — гравилат речной. Встречается редко, в верхнем поясе крупноосочников.

Filipendula denudata (Presl) Fritsch — лабазник обнаженный. *F. ulmaria* (L.) Maxim. — лабазник вязолистный. Произрастают по всемо водоему одиночными экземплярами или группами в ассоциациях прибрежных макрофитов, заходя в воду на глубину до 20 см. Грунты илистые или торфянистые.

Rosa majalis Herrm. — роза коричная. В литорали водоема вид очень редкий. Отмечена по сырым берегам его.

Padus racemosa (Lam.) Gilib. — черемуха обыкновенная. Изредка встречается по низким заболоченным берегам водохранилища у воды, иногда в воде.

Leguminosae — бобовые

Trifolium repens L. — клевер ползучий. Встречается довольно часто, в поясе крупноосочников, но в незначительном количестве.

Trifolium pratense L. — клевер луговой. В первые годы существования водоема отмечался в его литорали довольно часто. В настоящее время клевер луговой встречается редко в небольшом обилии по зарастающим заливам.

Vicia cracca L. — горошек мышиный. Редко и единичными экземплярами растет в верхнем поясе зарослей гидрофитов.

Vicia sepium L. — горошек заборный. Как и предыдущий вид встречается в литорали водоема в незначительном количестве и редко.

Lathyrus pratensis L. — чина луговая. Встречается изредка в верховьях зарастающих заливов.

Lathyrus paluster L. — чина болотная. Довольно редко, в верхнем поясе крупноосочников.

Fagaceae — буковые

Quercus robur L. — дуб обыкновенный. Изредка можно встретить по сырым берегам водохранилища и в воде.

Betulaceae — березовые

Betula pendula Roth — береза повислая, *B. pubescens* Ehrh. — береза пушистая. Оба вида редки в зоне временного затопления. Растут по сырым заболоченным берегам водоема.

Alnus glutinosa (L.) Gaertn. — ольха клейкая, *A. incana* (L.) Moench — ольха серая. Редко и в незначительном количестве обнаружены по топким берегам водохранилища.

Urticaceae — крапивные

Urtica dioica L. — крапива двудомная. Изредка встречается в верховьях заболоченных заливов, в фитоценозах хвоща приречного или осоки острой на вязком илистом прунте.

Salicaceae — ивовые

Salix triandra L. — ива трехтычинковая, *S. pentandra* L. — ива пяти-тычинковая, *S. alba* L. — ива белая, *S. acutifolia* Willd. — ива остролистная, *S. viminalis* L. — ива корзиночная, *S. phylicifolia* L. — ива филиколистная, *S. myrsinifolia* Salisb. — ива мирзинолистная, *S. caprea* L. — ива козья, *S. cinerea* L. — ива пепельная, *S. aurita* L. — ива ушастая, *S. rosmarinifolia* L. — ива розмаринолистная. Ивы встречаются по берегам водоема довольно часто. Хорошо переносят затопление. Развиваются на глубине до 20 см.

Populus tremula L. — осина. Изредка отмечена по топким берегам водоема.

Polygonaceae — гречишные

Rumex acetosella L. — щавель малый, или Щавелек. Редко и в незначительном количестве растет в верхнем поясе крупноосочников на влажных грунтах.

Rumex acetosa L. — щавель обыкновенный. В первые годы создания водохранилища был массовым видом. В настоящее время его распространение резко сократилось.

Rumex thyrsiflorus Fingerh. — щавель пирамидальный. Найден в новом устье реки Костромы на песчаной отмели. Ранее не был обнаружен в Костромской области (Маевский, 1964).

Rumex maritimus L. — щавель приморский. Собран на песчаном берегу у г. Плеса и у деревни Воронино Ивановской области. Вид редкий на водохранилище и в Ивановской области (Алявдина, Виноградова, 1972).

Rumex confertus Willd. — щавель густой. Встречается довольно часто по всему водохранилищу, в сообществах осоки острой, манника плавающего и других гидрофитов на глубине от 0 до 30 см на различных типах грунтов.

Rumex aquaticus L. — щавель водный. Встречается часто по берегам водохранилища, является сопутствующим видом в сообществах прибрежной растительности.

Rumex hydrolapathum Huds. — щавель прибрежный. Редкий вид. Найден в заливе по р. Яхра, Горьковской обл. (Лукина, 1973) и в заливе Черная Заводь, Ярославской области, в ассоциации манника большого на глубине 10 см. Это новое местонахождение в области.

Rumex crispus L. — щавель курчавый. Редко и в незначительном количестве встречается по границе зоны временного затопления.

Rumex pseudonatronatus Bogrb. — щавель ложносолончаковый. Встречается в тех же местообитаниях и количествах, что и предыдущий вид. Располагается по границе зоны временного затопления.

Polygonum amphibium L. — горец земноводный. Встречается часто. Образует чистые сообщества или растет пятнами среди других макрофитов. Занимает участки с глубинами 10—90, редко 250 см.

Polygonum bistorta L. — горец змеиный, или раковые шейки. Редко и единичными экземплярами в зарастающих заливах, на сырой почве и в воде.

Polygonum aviculare L. — горец птичий. В зоне временного затопления отмечался в значительном количестве лишь в первые годы после заполнения водохранилища. В настоящее время этот вид вытеснен более влаголюбивыми растениями.

Polygonum persicaria L. — горец почечуйный. Встречается довольно редко по сырым участкам водохранилища в поясе крупноосочников.

Polygonum scabrum Moench — горец шероховатый. Очень обилен был в первые годы после заполнения водохранилища. В настоящее время встречается значительно реже в сообществах гидрофитов на небольшой глубине на илистых или песчаных грунтах.

Polygonum lapathifolium L. — горец щавелелистный. Встречен лишь однажды в литорали Горьковского расширения.

Polygonum hydropiper L. — горец перечный. Встречается часто небольшими куртинами в прибрежной растительности на глубине до 20 см.

Polygonum minus Huds. — горец малый. Является более редким видом. Обитает в тех же условиях, что и предыдущий.

Caryophyllaceae — гвоздичные

Stellaria palustris Retz. — звездчатка болотная. Весьма редкий для водохранилища вид. Растет единично в крупноосочниках на глубинах до 20 см.

Stellaria crassifolia Ehrh. — звездчатка толстолистная. Встречается редко на незаросшей песчаной отмели берега в заливе по р. Яхра (Лукина, 1973).

Sagina procumbens L. — мшанка лежачая. Изредка встречается по нарушенным участкам в прибрежных сообществах, на илистом уплотненном грунте в верхней части залива р. Яхра (Лукина, 1973).

Geraniaceae — гераниевые.

Geranium pratense L. — герань луговая. Нехарактерное растение в зоне затопления. Попадает туда случайно. Растет в верхнем поясе крупноосочников.

Elatinaceae — повойничковые.

Elatine hydropiper L. — Повойничек водяной перец. Встречается изредка небольшими подводными луговинками на глубине 20—50 см., на илистых или песчаных грунтах.

E. triandra Schkuhr — повойничек трехтычинковый. Обнаружен в заливах по рекам Немда Костромской обл. и Мера Ивановской обл., среди погруженных макрофитов на глубине 10—30 см. Этот вид не указывается для Ивановской обл. (Маевский, 1964; Аляздина, Виноградова, 1972).

Cruciferae — крестоцветные

Rorippa islandica (Oeder) Borb. — жерушник исландский. Встречается довольно часто по низким заболоченным берегам водоема в ассоциациях осоки острой или хвоща приречного. Местом обитания являются торфянистые и илистые грунты и глубины от 0 до 20 см.

Rorippa amphibia (L.) Bess. — жерушник земноводный. Растет всюду по заливам водохранилища, на глубине 0—40 см, в ассоциациях воздушно-водных растений.

Cardamine pratensis L. — сердечник луговой. Довольно часто встречается по сырым берегам водохранилища в сообществах пифрофитов.

Cardamine amara L. — сердечник горький. Найден в заливе по реке Санихта и Яхра, Горьковской обл. на участке с толким илистым грунтом в сообществе белокрыльника болотного.

Erysimum cheiranthoides L. — желтушник левкойный. Редко и единичными экземплярами встречается в верхнем поясе крупноосочников на сырой почве.

Lythraceae — дербенниковые.

Peplis portula L. — бутерлак портулаковый. Редко. Отмечен в районе устья р. Мера, в заливе по р. Яхра Горьковской обл. (Лукина, 1973) и в литорали островов озерного плеса по границе зоны затопления.

Lythrum salicaria L. — дербенник иволистный. Плакун трава. Очень часто по всему водохранилищу в сообществах гидрофитов на глубине 5—40 см на всех типах грунта.

Onagraceae — кипрейные.

Epilobium hirsutum L. — кипрей волосистый. Изредка встречается по заболоченным участкам водоема в осочнике или веиннике до 20 см глубины.

Epilobium palustre L. — кипрей болотный. Часто по всему водохранилищу, как сопутствующий вид в ассоциациях воздушно-водных растений. Заходит в воду на глубину до 30 см. Растет как на илистых, так и на торфяных грунтах.

Epilobium adenocaulon Hausskn. — кипрей железистостебельный. Довольно часто растет по берегам водохранилища. П. Ф. Маевский (1964) не приводит этот вид для Костромской обл. Нами он собран в пределах области в заливе по р. Кешка и в Костромском плесе у села Спас.

Epilobium roseum (Schreb.) Pers. — кипрей розовый. Встречается по прибрежью залива по р. Яхра, в сообществах осок и манника плавающего. (Лукина, 1973).

Haloragaceae — сланоягодниковые.

Myriophyllum verticillatum L. — уруть мутовчатая. Обычное растение заливов, где образует небольшие чистые сообщества или растет, как содоминант, в ассоциациях других гидрофитов на глубине от 40 до 160 см, преимущественно на илистых грунтах.

Myriophyllum spicatum L. — уруть колосистая. Встречается значительно реже предыдущего вида небольшими пятнами среди рдестов, роголистника темнозеленого или лютика жестколистного, на глубине 40—90, редко 180 см.

Callitricheaceae — болотниковые.

Callitriche hermaphroditica Juslen. emend. Schinz et Thell. — болотник обоеполый. Редко, небольшими дернинками растет в ассоциациях воздушно-водных видов на глубине 10—20 см.

Callitriche polymorpha Loenng. — болотник изменчивый. Встречается изредка единичными экземплярами в зарослях погруженных и воздушно-водных растений, на глубине от 10 до 40 см.

Callitriche palustris L. emend. Druce — болотник обыкновенный. Встречается в тех же местообитаниях, что и предыдущий вид, но значительно чаще.

Hippuridaceae — хвостниковые.

Hippuris vulgaris L. — хвостник обыкновенный. Довольно часто по топким заболоченным участкам водоема. Самостоятельных фитоценозов не создает, растет как сопутствующий вид в ассоциациях осоки острой, белокрыльника болотного и других гидрофитов на глубине 10—50 см.

Umbelliferae — зонтичные.

Cicuta virosa L. — вех ядовитый. Встречается часто по заболоченным берегам заливов, в фитоценозах рогоза широколистного, манника большого, хвоща приречного, осоки острой, частухи подорожниковой на глубине от 5 до 50 см.

Sium latifolium L. — поручейник широколистный. Весьма обыкновенный вид, единично встречающийся в ассоциациях гидрофитов на глубинах 0—40 см.

Oenanthe aquatica (L.) Poir. — омежник водный. Довольно часто по всем мелководным водохранилища. Более обилен был в первые годы после заполнения. В настоящее время растет одиночными экземплярами по сообществам воздушно-водных растений на глубине от 10 до 50 см.

Libanotis intermedia Rupr. — порезник промежуточный. Встречается редко и в незначительном количестве по границе зоны затопления, более характерен для зоны подтопления.

Peucedanum palustre (L.) Moench — горичник болотный. Изредка, единичными экземплярами растет в верхнем поясе крупнокочкошников.

Primulaceae — первоцветные.

Hottonia palustris L. — турча болотная. Изредка и в незначитель-

ном количестве встречается в зарастающих заливах на участках с малопроточной водой, среди погруженной или воздушно-водной растительности на глубине 20—60 см, на илистых грунтах.

Lysimachia thyrsiflora L. — вербейник кистевидный. Довольно часто по заболоченным участкам мелководий. Растет единично в зарослях гидрофитов на глубинах 5—40 см, преимущественно на торфянистых грунтах.

Lysimachia nummularia L. — вербейник монетчатый. Свойственен главным образом для зоны подтопления, однако хорошо развивается и в ассоциациях гидрофитов на глубинах до 40 см.

Lysimachia vulgaris L. — вербейник обыкновенный. Очень часто встречается как сопутствующий вид в сообществах воздушно-водных растений.

Menyanthaceae — вахтовые.

Menyanthes trifoliata L. — вахта трехлистная. Весьма обыкновенна на мелководных водохранилищах. Создает односоставные сообщества или растет как сопутствующий вид в фитоценозах осоки вздутой, хвоща приречного, рогоза широколистного. Глубина произрастания от 5 до 30 см, грунты торфянистые.

Solanaceae — пасленовые.

Solanum dulcamara L. — паслен сладко-горький. Встречается изредка и единичными экземплярами по заболоченным участкам водохранилища в ассоциациях хвоща или манника на небольшой глубине.

Scrophulariaceae — норичниковые.

Scrophularia nodosa L. — норичник шишковатый. Изредка, единичными экземплярами встречается по берегам заливов в осочнике или двукисточнике тростниковидном, у воды, редко в воде на небольшой глубине.

Veronica beccabunga L. — вероника поручейная. Встречается изредка по заболоченным участкам заливов как сопутствующий вид в ассоциациях гидрофитов.

Veronica serpyllifolia L. — вероника тимьянолистная. Найдена нами лишь в заливе по реке Яхра, Горьковской обл., в зарослях манника наплывающего и мятлика болотного, на вязком илистом грунте.

Veronica longifolia L. — вероника длиннолистная. Встречается довольно часто по всему водоему в зарослях гидрофитов.

Veronica scutellata L. — вероника щитковая. Редкий вид для Горьковского водохранилища. Найден только в Костромском плесе на обсыхающем участке, и в заливе по р. Яхра, Горьковской обл. (Лукина, 1973).

Pedicularis palustris L. — мытник болотный. Встречается довольно часто по литорали водоема в верхнем поясе крупноосочников.

Lentibulariaceae — пузырчатковые.

Utricularia vulgaris L. — пузырчатка обыкновенная. Изредка, по зарастающим заливам на участках с малопроточной водой, образует небольшие чистые сообщества или же растет в ассоциациях водных растений на глубине от 10 до 90 см.

Utricularia neglecta Lehm. — пузырчатка незамеченная. Очень редкое растение, собрано на левом берегу речного плеса у деревни Воротино, Ивановской обл.

ном количестве встречается в зарастающих заливах на участках с малопроточной водой, среди погруженной или воздушно-водной растительности на глубине 20—60 см, на илистых грунтах.

Lysimachia thyrsiflora L. — вербейник кистевидный. Довольно часто по заболоченным участкам мелководий. Растет единично в зарослях гидрофитов на глубинах 5—40 см, преимущественно на торфянистых грунтах.

Lysimachia nummularia L. — вербейник монетчатый. Свойственен главным образом для зоны подтопления, однако хорошо развивается и в ассоциациях гидрофитов на глубинах до 40 см.

Lysimachia vulgaris L. — вербейник обыкновенный. Очень часто встречается как сопутствующий вид в сообществах воздушно-водных растений.

Menyanthaceae — вахтовые.

Menyanthes trifoliata L. — вахта трехлистная. Весьма обыкновенна на мелководьях водохранилища. Создает односоставные сообщества или растет как сопутствующий вид в фитоценозах осоки вздутой, хвоща приречного, рогоза широколистного. Глубина произрастания от 5 до 30 см, грунты торфянистые.

Solanaceae — пасленовые.

Solanum dulcamara L. — паслен сладко-горький. Встречается изредка и единичными экземплярами по заболоченным участкам водохранилища в ассоциациях хвоща или манника на небольшой глубине.

Scrophulariaceae — норичниковые.

Scrophularia nodosa L. — норичник шишковатый. Изредка, единичными экземплярами встречается по берегам заливов в осочнике или двуклесточнике тростниковидном, у воды, редко в воде на небольшой глубине.

Veronica beccabunga L. — вероника поручейная. Встречается изредка по заболоченным участкам заливов как сопутствующий вид в ассоциациях гидрофитов.

Veronica serpyllifolia L. — вероника тимьянолистная. Найдена нами лишь в заливе по реке Яхра, Горьковской обл., в зарослях манника наплывающего и мытлика болотного, на вязком илистом грунте.

Veronica longifolia L. — вероника длиннолистная. Встречается довольно часто по всему водоему в зарослях гидрофитов.

Veronica scutellata L. — вероника щитковая. Редкий вид для Горьковского водохранилища. Найден только в Костромском плесе на обсыхающем участке, и в заливе по р. Яхра, Горьковской обл. (Лукина, 1973).

Pedicularis palustris L. — мытник болотный. Встречается довольно часто по литорали водоема в верхнем поясе крупноосочников.

Lentibulariaceae — пузырчатковые.

Utricularia vulgaris L. — пузырчатка обыкновенная. Изредка, по зарастающим заливам на участках с малопроточной водой, образует небольшие чистые сообщества или же растет в ассоциациях водных растений на глубине от 10 до 90 см.

Utricularia neglecta Lehm. — пузырчатка незамеченная. Очень редкое растение, собрано на левом берегу речного плеса у деревни Воропино, Ивановской обл.

Boraginaceae — бурачниковые.

Myosotis caespitosa K. F. Schultz — незабудка дернистая. Редко и в незначительном количестве встречается в осочнике или в зарослях хвоща.

Myosotis palustris Lam. — незабудка болотная. Часто по зарастающим заливам водохранилища в ассоциациях осоки острой и вздутой, ситника питевидного и других растений, распространяясь на глубину до 20 см.

Labiatae — губоцветные.

Scutellaria galericulata L. — шлемник обыкновенный. Встречается всюду на мелководьях, как сопутствующий вид, в ассоциациях воздушно-водных растений.

Glechoma hederacea L. — будра плющевидная. Встречается редко в верхнем поясе крупноосочников. Более характерна для зоны подтопления.

Prunella vulgaris L. — черноголовка обыкновенная. Является редким представителем зоны временного затопления.

Stachys palustris L. — чистец болотный. Широко распространенный вид на мелководьях водоема. Растет в фитоценозах осоки острой, вздутой и пузырчатой, манника большого и хвоща приречного на глубине 0—30 см.

Lycopus europaeus L. — зюзник европейский. Всюду обыкновенно, как сопутствующий вид в сообществах гидрофитов.

Mentha arvensis L. — мята полевая. Встречается часто в зарослях гидрофитов на глубине 0—20 см.

Plantaginaceae — подорожниковые.

Plantago lanceolata L. — подорожник ланцетолистный, *P. major* L. — подорожник большой, *P. media* L. — подорожник средний, — все три вида подорожников встречаются рассеянно в литорали водохранилища по зарастающим заливам, но на глубинах, не превышающих 20 см.

Rubiaceae — мареновые.

Galium palustre L. — подмаренник болотный. Очень обыкновенный, широко распространенный сопутствующий вид, хорошо развивающийся в условиях затопления.

Galium ruprechtii Pobed. — подмаренник Рупрехта. Этот вид встречается редко по заболоченным участкам с торфянистым грунтом.

Galium uliginosum L. — подмаренник топяной. Единичными экземплярами можно встретить в литорали водохранилища в сообществах гидрофитов.

Galium mollugo L. — подмаренник мягкий. В зоне затопления встречается редко, единичными особями у края воды.

Caprifoliaceae — жимолостные.

Viburnum opulus L. — калина обыкновенная. Редко и в незначительном количестве встречается по болотистым берегам заливов.

Valerianaceae — валериановые.

Valeriana exaltata Mikan — валериана возвышенная. В зоне затопления этот вид встречается редко, в сообществах вейника наземного или двуклосточника тростниковидного. Характерен для зоны подтопления.

Erigeron canadensis L. — мелкокопеежник канадский. Единичными экземплярами растет по границе зоны временного затопления.

Gnaphalium uliginosum L. — сушеница топяная. Довольно часто, но в незначительном количестве встречается по топким зарастающим участкам водохранилища, в зарослях прибрежных макрофитов.

Inula britannica L. — девясил британский. Изредка одиночными особями можно встретить в верхнем поясе крупноосочников.

Bidens tripartita L. — череда трехраздельная. Встречается часто в верховьях зарастающих заливов в ассоциациях гидрофитов. Хорошо переносит затопление, растет на глубине до 30 см на торфянистых грунтах.

Bidens cernua L. — череда поникшая. Весьма обыкновенна для тех же местообитаний, что и предыдущий вид.

Achillea cartilaginea Ledeb. — тысячелистник хрящеватый. Часто, встречается по берегам заливов в фитоценозах осоки острой, манника большого или двукисточника тростниковидного, распространяется в воду на незначительную глубину.

Achillea millefolium L. — тысячелистник обыкновенный. Редко и в незначительном количестве по границе зоны временного затопления.

Tanacetum vulgare L. — пижма обыкновенная. Редко единичными экземплярами в верхнем поясе крупноосочников.

Petasites spurius (Retz.) Reichb. — белокопытник чинастоый. Редко, на песчаных отмелях.

Nardosmia angulosa Cass. — нарциссия угловатая. Очень редка. Найдена в пределах Ярославской обл., в Костромском расширении по мелководьям у Лебединого острова в зарослях гидрофитов.

Leontodon autumnalis L. — кулбаба осенняя. В зоне временного затопления растет редко.

Sonchus palustris L. — осот болотный. Редко можно встретить в верхнем поясе крупноосочников.

Crepis paludosa (L.) Moench — скерда болотная. Как и предыдущий вид растет в незначительном количестве по границе зоны временного затопления.

Butomaceae — сусаковые.

Butomus umbellatus L. — сусак зонтичный. Очень обыкновенный широко распространенный вид, образующий чистые сообщества или растущий куртинами на глубинах до 80 см.

Hydrocharitaceae — водокрасовые.

Hydrocharis morsus-ranae L. — водокрас обыкновенный. Встречается очень часто по всем мелководьям, образуя в ассоциациях гидрофитов ярус плавающих растений.

Stratiotes aloides L. — телорез алоэвидный. Часто в верховьях зарастающих заливов создает одноосовые заросли. Растет на глубине от 10 до 130 см.

Elodea canadensis Michx. — элодея канадская. Встречается изредка по всему водохранилищу в ассоциациях воздушно-водных и погруженных растений на глубине от 10 до 200 см преимущественно на илистых грунтах. Массовое распространение имела в первые годы существования искусственного водоема.

Alisma plantago-aquatica L. — частуха подорожниковая. Одно из обыкновенных растений литорали водохранилища. Является сопутствующим видом во всех ассоциациях воздушно-водных растений или создает самостоятельные фитоценозы. Была доминантом в период становления растительности. Приурочена к глубинам от 0 до 60 см.

Sagittaria sagittifolia L. — стрелолист обыкновенный. Обыкновенное массовое растение. В изобилии развивается на мелководьях от уреза воды до 100 см глубины на всех типах грунта.

Juncaginaceae — ситниковидные.

Triglochin palustris L. — триостренный болотный. Редко и в незначительном количестве встречается по болотистым берегам заливов в ассоциациях гидрофитов.

Potamogetonaceae — рдестовые.

Potamogeton pectinatus L. — рдест гребенчатый. Один из массовых видов. Растет зарослями или как сопутствующий вид в ассоциациях водных растений на глубине 30—100 см, преимущественно на песчаных грунтах.

Potamogeton compressus L. — рдест сплюснутый. Встречается довольно часто по заболоченным участкам, но в незначительном количестве в фитоценозах урути мутовчатой, телореза обыкновенного, роголистника темнозеленого и других гидрофитов на глубине 10—90 см на илистых и торфянистых грунтах.

Potamogeton acutifolius Link — рдест остролистный. Собран в заливе по р. Черная Заводь, Ярославской обл. Во «Флоре средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964) не указывается для Ярославской обл., в «Определителе растений Ярославской области» В. К. Богачева (1961) он отмечается, как редкий вид.

Potamogeton obtusifolius Mert. et Koch — рдест туполистный. Редко единичными экземплярами можно встретить в фитоценозах погруженной растительности на глубине 40—80 см на жидких илистых грунтах.

Potamogeton friesii Rupr. — рдест Фриса. Встречается изредка по верховьям заливов в зарослях погруженных растений. Несколько чаще отмечался в первые годы существования водохранилища.

Potamogeton bertholdii Fieb. — рдест Берхтольда. Встречается довольно часто по всему водохранилищу. Ассоциаций не образует, а растет рассеянно в сообществах рдеста гребенчатого, роголистника темнозеленого или урути мутовчатой на глубине 20—80 см.

Potamogeton crispus L. — рдест курчавый. Отмечался в литорали водохранилища в первые годы. В настоящее время в тех же местообитаниях обнаружить этот вид не удалось.

Potamogeton alpinus Balb. — рдест альпийский. Редкий вид. Собран в заливах по р. Санихта Горьковской и р. Мера Ивановской обл. Образует односоставные ассоциации на глубине 100 см.

Potamogeton perfoliatus L. — рдест пронзеннолистный. Одно из обыкновенных доминирующих растений водохранилища. Экологическая амплитуда очень велика. Встречается во всех типах биотопа, но устойчивые фитоценозы создает только на участках с хорошим водообменом. Глубинная приуроченность от 10 до 180 см.

Potamogeton praelongus Wulf. — рдест длиннейший. Очень редкий

вид. Найден в заливе по р. Черная Заводь, Ярославской обл. на глубине 140 см.

Potamogeton heterophyllus Schreb. — рдест разнолистный. Встречался на водоеме в первые годы его существования. В последнее время на мелководьях водохранилища не обнаружен.

Potamogeton natans L. — рдест плавающий. Часто по участкам с болотными водами и торфянистыми грунтами. Является доминантом в ассоциациях гидатофильных растений. Глубинная приуроченность 40—120 см.

Potamogeton lucens L. — рдест блестящий. Весьма обыкновенен на мелководьях водохранилища. Растет на глубине 20—160 см на серых илах. Является доминантом ассоциаций погруженной растительности.

Zannichellia palustris L. — заникеллия болотная. Редкий вид. Собрана в заливе по р. Шача, Костромской обл. и в устье р. Мера Ивановской обл. Ранее этот вид для данных областей не указывался (Маевский, 1964). Обнаружена заникеллия болотная и в пределах Ярославской обл. в заливе по р. Солоница.

Liliaceae — лилейные.

Allium angulosum L. — лук угловатый. Рассеянно встречается по границе зоны временного затопления в зарослях гигрофитов. Вид не характерный для зоны мелководий.

Iridaceae — касатиковые.

Iris sibirica L. — касатик сибирский. Редко и в незначительном количестве встречается в верхнем поясе крупноосочников.

Iris pseudacorus L. — касатик аировидный, или водный. Довольно часто в фитоценозах манника большого, осоки острой или вздутой, хвоща приречного на незначительной глубине.

Orchidaceae — орхидные.

Orchis incarnata L. — ятрышник мясокрасный. В зоне временного затопления встречается редко и в небольшом обилии в верхнем поясе крупноосочников на обсохшем грунте.

Araceae — ароидные.

Calla palustris L. — белокрыльник болотный. Весьма обыкновенен для заболоченных участков водохранилища. Доминирует в фитоценозах или встречается как сопутствующий вид. Постоянно растет и на оплавинах.

Lemnaceae — рясковые.

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid. — многокоренник обыкновенный. Встречается очень часто, образуя ярус плавающих растений в фитоценозах гидрофитов.

Lemna trisulca L. — ряска трехдольная. Очень часто, иногда в большом обилии среди воздушно-водных и погруженных макрофитов.

Lemna minor L. — ряска маленькая. Обыкновенное массовое растение. В изобилии развивается в заросших мелководьях, образуя вместе с многокоренником обыкновенным ярус плавающих растений.

Sparganiaceae — ежеголовниковые.

Sparganium erectum L. — ежеголовник прямой. Встречается часто по всему водоему. Создает небольшие чистые заросли или растет среди других воздушно-водных растений на глубине 10—70 см на илистых или торфянистых грунтах.

Sparganium simplex Huds. — ежеголовник простой. Весьма распространенный вид на водоеме. Приурочен к глубинам до 80 см.

Typhaceae — рогозовые.

Typha latifolia L. — рогоз широколистный. Очень обыкновенный широко распространенный вид. Однако самостоятельных фитоценозов не образует, а встречается единично или небольшими куртинами на глубине 10—80 см.

Typha angustifolia L. — рогоз узколистный. Встречается значительно реже, чем предыдущий вид. Растет большими чистыми массивами на глубине 20—90 см, преимущественно на песчаных грунтах.

Juncaceae — ситниковые.

Juncus filiformis L. — ситник нитевидный. Встречается часто, но в незначительном количестве по болотистым берегам заливов, в воде на незначительной глубине.

Juncus effusus L. — ситник развесистый. Встречается довольно редко по пологим берегам заливов среди мозаичных зарослей тигрофитов.

Juncus conglomeratus L. — ситник окученный. Обнаружен на заболоченных участках мелководий.

Juncus bufonius L. — ситник лягушачий. Встречается часто по всему водохранилищу. Растет по границе зоны временного затопления, на участках с нарушенной растительностью, а также на песчаных отмелях.

Juncus articulatus L. — ситник членистый. Довольно часто небольшими дернинками можно обнаружить в верхнем поясе крупноосошников, заходит в воду на глубину 5—10 см.

Juncus compressus Jacq. — ситник сплюснутый. Изредка в верховьях заболачивающихся заливов в фитоценозах тигрофитов на обсохшей почве, редко — в воде.

Luzula multiflora (Ehrh.) Lej. — описка многоцветковая. Встречается редко и в незначительном количестве по границе зоны временного затопления.

Cyperaceae — осоковые.

Eriophorum polystachyon L. — пушица многоколосковая. Встречается изредка по заболоченным участкам водохранилища в осошнике.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. — ситняг иглолистный. Встречается очень часто по всем мелководьям водоема, образуя небольшие луговинки на глубине от 0 до 50 см на песчаной или илистой почве.

Eleocharis palustris (L.) R. Br. — ситняг болотный. Очень обыкновенный широко распространенный вид. Занимает верхний пояс зоны затопления. Глубинная приуроченность 0—60 см.

Eleocharis mamillata Lindb. fil. — ситняг сосочковый. Собран в заливе по р. Кешка, Костромской обл. Ранее не указывался для области (Маевский, 1964).

Eleocharis intersita Zinserl. — ситняг промежуточный. Изредка по всему водохранилищу куртинами в ассоциациях осоки острой, манника большого и других макрофитов на глубине 0—40 см; на илистом или пес-

чаном грунте. Во «Флоре средней полосы Европейской части СССР». П. Ф. Маевского (1964) этот вид не указывается ни для Горьковской, ни для Ивановской обл. Нами на мелководьях Горьковского водохранилища в пределах этих областей он отмечался неоднократно.

Scirpus sylvaticus L. — камыш лесной. Встречается довольно часто по всему водоему куртинами среди воздушно-водных растений на небольшой глубине.

Scirpus radicans Schkuhr. — камыш укореняющийся. Часто по всему водоему создает небольшие чистые заросли или рассеянно растет в фитоценозах макрофитов на глубине 10—60 см.

Scirpus lacustris L. — камыш озерный. Очень часто образует большие односоставные ассоциации. Растет на глубине от 10 до 160 см на песчаных и илистых грунтах.

Scirpus tabernaemontani Gmel. — камыш Табернемонтана. Очень редкий вид. Собран в заливе в 5 км выше г. Плеса Ивановской обл., где он образует небольшую куртину в сообществе стрелолиста обыкновенного на глубине 40 см. Ранее не указывался для Ивановской обл. (Маевский, 1964; Алявдина и Виноградова, 1972).

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla — клубнекамыш морокой. Редкое растение. Найдено лишь в заливе в 5 км выше г. Плеса, Ивановской обл., и в верховье Костромского плеса, Костромской обл. Не указан для Ивановской обл. (Алявдина и Виноградова, 1972).

Carex leporina L. — осока заячья. Рассеянно встречается по границе зоны временного затопления среди гидрофитов.

Carex echinata Murr. — осока ежисто-колючая. Очень редкий вид найден лишь в литорали озерного плеса в пределах Горьковской области.

Carex canescens L. — осока сероватая. Встречается довольно часто в зарослях гидрофитов на глубине 0—20 см.

Carex diandra Schrank — осока двутычинковая. Редкий на водохранилище вид. Собрана в заливе по р. Шача, Костромской обл., где она растет в ассоциации осок острой по границе затопления.

Carex vulpina L. — осока лисья. Изредка и в незначительном количестве встречается по границе зоны временного затопления в зарослях гидрофитов.

Carex contigua Норре — осока соседняя. Встречается довольно часто, но в незначительном количестве в ассоциациях осок. Глубинная приуроченность до 20 см.

Carex panicea L. — осока просяная. Редко встречается в литорали водоема, преимущественно на заболоченных участках.

Carex flava L. — осока желтая. Изредка растет в поясе гидрофильной растительности.

Carex pseudocyperus L. — осока ложносывидная. Часто по топким заболоченным участкам водоема. Растет пятнами среди хвоща приречного, осок острой, рогоза широколистного на глубине 0—40 см, на торфянистых почвах.

Carex pallescens L. — осока бледноватая. Встречается часто, но в небольшом обилии по границе зоны временного затопления.

Carex hirta L. — осока коротковолосистая. Изредка, обнаружена в зарослях гидрофитов, в воде на небольшой глубине.

Carex rostrata Stokes — осока вздутая. Самый распространенный, повсеместно встречающийся вид. Создает пояс осок или встречается рассеянно среди фитоценозов прибрежно-водных растений, на глубине 0—40 см, на торфянистых грунтах.

Carex rhynchophysa С. А. Меу. — осока вздутоносная. Редкий для водохранилища вид. Собрана только в заливах по рекам Немда и Черная Заводь.

Carex vesicaria L. — осока пузырчатая. Часто встречается по всему водоему пятнами среди других осок или манника большого на глубине 0—20, иногда до 60 см, на торфянистых грунтах.

Carex riparia Curt. — осока береговая. Встречается довольно часто куртинами по тонким заболоченным участкам зарастающих заливов, в ассоциациях осоки острой, белокрыльника болотного, ежеголовника прямого и других макрофитов на глубине 0—40 см.

Carex caespitosa L. — осока дернистая. Довольно часто по всему водохранилищу образует небольшие чистые заросли или кочки, заходит в воду на небольшую глубину.

Carex aquatilis Wahlb. — осока водяная. Встречается изредка куртинами среди осоки острой или вздутой на глубине 5—40 см на торфянистых или илистых почвах. Ранее этот вид не указывался для Костромской и Ивановской обл. (Маевский, 1964; Алявдина, Виноградова, 1972). В пределах указанных областей осока водяная собрана в заливе по р. Стежера, Костромской, в заливе по р. Мера и на островах близ Плеса, Ивановской обл.

Carex acuta L. — осока острая. Обычный массовый вид. Образует чистые сообщества по границе зоны затопления на глубине 0—50 см.

Carex nigra (L.) Reichard — осока черная. Встречается довольно часто, но в незначительном количестве в фитоценозах других осок. Глубина 0—20 см.

Gramineae — злаковые.

Phragmites communis Trin. — тростник обыкновенный. Обыкновенное растение на мелководьях водохранилища. Образует чистые сообщества на глубине от 30 до 150 см на всех типах грунта.

Glyceria lithuanica (Gorski) Lindm. — манник литовский, найден лишь в устье р. Меры Ивановской обл. Растение, очень редкое на водоеме.

Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. — манник большой. Встречается очень часто по речному плесу водохранилища. Образует чистые заросли или растет единично в ассоциациях осок и хвоща приречного. Заходит в воду на глубину до 80 см.

Glyceria fluitans (L.) R. Br. — манник плавающий. Довольно часто по всему водохранилищу. Растет рассеянно в фитоценозах макрофитов.

Festuca pratensis Huds. — овсяница луговая. Очень редко можно встретить на границе зоны временного затопления. Характерна для лугов зоны подтопления.

Poa annua L. — мятлик однолетний. Редко и в небольшом количестве встречается в верхнем поясе крупноосочников.

Poa angustifolia L. — мятлик узколистный. Встречается очень редко в фитоценозах гидрофитов по границе зоны затопления.

Poa pratensis L. — мятлик луговой. Как и предыдущие виды в зоне временного затопления редок. Встречается единично среди осок.

Poa palustris L. — мятлик болотный. Обычный для водохранилища злак, растущий в верхнем поясе, в фитоценозах гидрофитов, на глубине до 20 см.

Beckmannia eruciformis (L.) Host. — бекманния обыкновенная. Опытные посадки этого растения встречаются в заливе по р. Яхра (Лукина, 1973).

Elytorgia repens (L.) Nevski — пырей ползучий. Часто встречался в первые годы существования водохранилища, создавая в воде сплошные заросли. В настоящее время этот вид на водоеме редок.

Leersia oryzoides (L.) Sw. — леерсия рисовидная. Редко куртинами встречается по берегам зарастающих заливов в фитоценозах осоки острой, манника большого, рогоза широколистного. Не указывается это растение для Костромской обл. (Маевский, 1964). Нами в пределах этой обл. леерсия рисовидная была найдена в заливах по р. Кешка и Шача. Редок этот вид и в Ярославской обл., (Богачев, 1961), где собран в заливе по р. Соловица.

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. — луговик дернистый. В настоящее время встречается редко по границе зоны временного затопления. Значительно чаще встречался в первые годы существования водоема.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth. — ве́йник наземный. Встречается часто. Вид широкой экологической амплитуды. Растет полосой по границе с осочниками. Распространяется в воду на глубину до 10 см.

Calamagrostis canescens (Web.) Roth — ве́йник сероватый. Изредка и в незначительном количестве можно встретить на обсыхающих участках мелководий в осочнике.

Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb. — ве́йник незамечаемый. Редко по заболоченным участкам водохранилища в сообществе гидрофитов.

Agrostis gigantea Roth — полевица гигантская. Встречается изредка в зарослях гидрофильной растительности.

Agrostis stolonifera L. — полевица побегообразующая. Обычный злак для верхнего пояса мелководий водохранилища. Образует на поверхности воды сплошные ковры, растет на глубине до 40 см.

Phleum pratense L. — тимopheвка луговая. Встречается часто, но в небольшом обилии по границе зоны временного затопления.

Alopecurus geniculatus L. — лисохвост коленчатый, *A. aequalis* Sobol. — лисохвост равный. Оба эти вида встречаются довольно часто в верхних заливах на отменях и обсыхающих участках водоема.

Echinochloa crus-galli (L.) Beauv. — ежовник, куриное просо. Изредка и единичными экземплярами можно встретить в поясе осок.

Setaria viridis (L.) Beauv. — щетинник зеленый. Редкий для водохранилища вид. Найден лишь в литорали островов озерного плеса, где он единичными особями растет среди зарослей гидрофитов.

Zizania latifolia L. — рис многолетний, *Z. aquatica* L. — рис однолетний. Посадки этих растений встречаются в ряде заливов водохранилища. В условиях описываемого водоема оба вида создают хорошо развитые, равномерно сложенные фитоценозы. Распространяются до 80 см глубины.

Из мхов и печеночников на Горьковском водохранилище были найдены:

Fontinalis antipyretica (L.) Hedw. — фонтиналис противопожарный. Встречается в заливах по рекам Соловица, Шача, Мера и в Костромском плесе, на глубине от 40 до 100 см, на песчаном или илистом грунте в придонном ярусе сообществ погруженных растений.

Riccia fluitans L. — риччия плавающая. Отмечена в заливах по рекам Шача, Мера и Черная Заводь в зарослях воздушно-водных растений.

Ricciocarpus natans (L.) Corda. — риччиокарпус плавающий. Обнаружен лишь в заливе по р. Шача, единично среди полупогруженных макрофитов.

- Алявдина К. П., Виноградова В. И. 1972. Определитель растений. Верхне-Волжское книжное изд.
- Богачев В. К. 1961. Определитель растений Ярославской области. Ярославск. книж. изд.
- Лукина Е. В. 1968. Прибрежно-водная растительность Горьковского водохранилища. Первая конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти.
- Лукина Е. В. 1971. Закономерности распределения растительности на побережье Горьковского водохранилища. Уч. зап. Горьковск. ун-та, 139.
- Лукина Е. В. 1973. Прибрежно-водная и водная флора Яхринского залива Горьковского водохранилища. Уч. зап. Горьковск. ун-та, в. 162, Горький.
- Лукина и др. 1963. К вопросу формирования растительности на побережье Горьковского водохранилища. Уч. зап. Горьковск. ун-та, 63.
- Маевский П. Ф. 1964. Флора средней полосы Европейской части СССР. Л.
- Потапов А. А. 1960. Зарастание мелководий Горьковского и Кузбывшевского водохранилищ и возможность выплода на них комаров, сляней и мошек. Мед. паразит. и паразитар. болезни, 3.
- Экзерцев В. А. 1962. Растительность литорали Горьковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 12.
- Экзерцев В. А. 1972. Зарастание мелководий Горьковского водохранилища. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 14.
- Экзерцев В. А. и Экзерцева В. В. 1966. Продукция прибрежной и водной растительности Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 11(14).
- Экзерцев В. А., Довбня И. В. 1973. О годовой продукции гидрофильной растительности Горьковского водохранилища. Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Листовничное на Байкале.
- Экзерцев В. А., Довбня И. В. 1974. Продукция растительности Горьковского водохранилища. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 24.

И. К. РИВЬЕР

ЗООПЛАНКТОН В РАЙОНЕ СБРОСА ТЕПЛЫХ ВОД КОНАКОВСКОЙ ГРЭС В 1967—1968 гг.

Сведений, касающихся влияния теплых вод на гидробиологический режим водоемов-охладителей, к настоящему времени накоплено немного. Известно, что вблизи электростанций, находящихся на морских и океанских побережьях, неблагоприятное влияние проявляется лишь в самое жаркое время года при прогреве воды выше 30°. Это особенно часто отмечается в субтропических и тропических областях. В умеренных же зонах в теплых водах наблюдается распространение субтропических видов животных и уход холодолюбивых, stenothermных форм из зоны влияния подогретых вод (Naylor, 1965; Warinner, Brehmer, 1966). Сброс теплых вод в реки и внутренние, проточные водоемы умеренной зоны, по мнению некоторых авторов, не оказывает заметного отрицательного влияния на водное население (Арроушшаух, 1965). Однако более тщательное исследование районов, подверженных влиянию теплых вод, обнаруживает изменения гидробиологического режима водоемов-охладителей. Согласно данным, приведенным в работе Пидгайко и др. (1967), летняя температура в таких районах даже в проточных водоемах достигает 30°. В результате такого подогрева биомасса зоопланктона в районе сброса теплых вод оказывается в 2—3 раза ниже, чем в близлежащих районах водоема, что объясняется авторами исчезновением некоторых холодолюбивых форм.

Исследование влияния теплых вод Конakovской ГРЭС на гидробиологический режим близлежащих участков Иваныковского водохранилища было начато в 1967 г. и продолжалось в течение 1968 и 1969 гг. Материал собирался на стандартных станциях в Мошковичском заливе, водозаборном канале, в левобережной пойме у сел. Заборье (разрез II, ст. 2) и мелководьях, прилегающих к устью Мошковичского залива (разрезы III и IX) (рис. 1). В Мошковичском заливе пробы собирались в придонном и поверхностном слоях, а также в прибрежных участках. Изучение вертикального распределения зоопланктона в заливе производилось на суточных станциях. Материал собирался с борта судна планктобатором объемом 10 л, а в мелководных участках — с лодки батометром Рутнера объемом 1,5 л.

Гидробиологический режим залива в настоящее время достаточно изучен (Буторин и Курдина, 1968; Литвинов, 1970). Теплый поток стекает по заливу поверхностным 2-метровым слоем с начальной скоростью 1.0—0.1 м/сек. Наибольшие скорости отмечаются зимой и ранней весной при низком уровне водохранилища. Летом они значительно

снижаются, а на глубине 3—4 м течение практически исчезает. У дна залива существует противотечение со скоростью 0.06—0.07 м/сек. вследствие поступления холодных вод водоохранилища.

Распространяясь по акватории залива, теплые воды захватывают прибрежную зону, где теряют свою скорость, а затем, выливаясь из залива, растекаются на близлежащие мелководья. Здесь они перемешиваются с водами водоохранилища и охлаждаются. Так, на разрезе IX

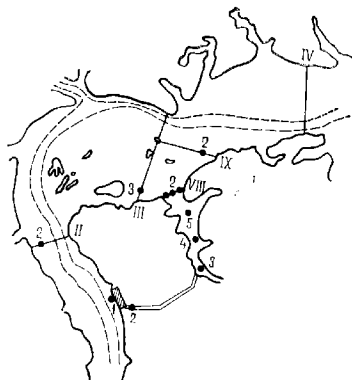


Рис. 1. Схема водоохранилища в районе исследований

Римские цифры — номера разрезов, арабские — номера станций

среднелетние температуры в 1968 г. были ниже, чем в заливе, на 4.2° и выше, чем в районах с естественным прогревом, всего на 2.5°. В наиболее жаркий период в заливе слой температурного скачка исчезает и теплые воды распространяются до дна.

Сложный гидрологический режим залива создает специфические условия для жизни зоопланктона.

В 1967 г. исследования начаты в первых числах мая, когда температура воды в Мошковичском заливе была на 7—8° выше, чем в окружающих районах водоохранилища. В заливе ранее, чем в водоохранилище, появились ветвистоусые, и в конце мая общая биомасса зоопланктона составляла 0.72 г/м³ против 0.49 г/м³ в районе водозаборного канала. Однако с июня в течение всего лета состав и численность зоопланктона в заливе были обедненными по сравнению с другими участками водоохранилища.

Численность *Synchaeta* sp. в заливе в 1967 г. была в 7 раз ниже, чем в районе водозаборного канала. Максимум биомассы всех коловраток в водоохранилище наблюдался в конце июня (рис. 2). В это время в Мошковичском заливе температура воды достигла 28—30°, и в поверхностных слоях отмечалось полное исчезновение всех видов коловраток, за исключением *Keratella quadrata* и *K. cochlearis*, биомасса

которых у поверхности в теплом потоке составляла всего 0.02 г/м^3 , тогда как в районе водозаборного канала биомасса коловраток была значительно выше — 1.09 г/м^3 .

Вертикальное распределение коловраток в заливе своеобразно. Так в конце июня 1967 г., когда температура поверхностных слоев достигала 29.8° , а у дна 19.0° , у поверхности в незначительном количестве встречались лишь *K. cochlearis* и *K. quadrata*, биомасса которых состав-

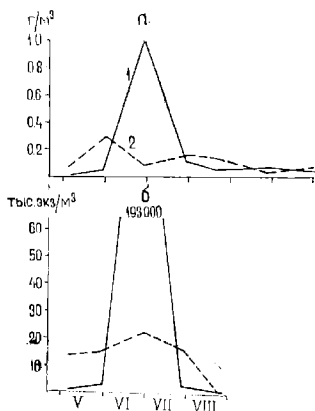


Рис. 2. Динамика биомассы всех коловраток (а) и численности *Synchaeta* (б) в районе водозаборного канала (1) и в Мошковичском заливе (2) в 1967 г.

ляла всего 0.015 г/м^3 , тогда как у дна, кроме этих видов, встречались еще *Asplancha* sp., *Lecane luna* в количестве 0.12 г/м^3 . Подобное явление отмечалось и в конце июля 1967 г. (температура у поверхности была 27.0° , биомасса коловраток 0.01 г/м^3 , температура у дна 21.0° , биомасса 0.33 г/м^3).

Общая биомасса копепоид в заливе в течение лета 1967 г. была несколько выше, чем в районах с естественным подогревом, однако численность руководящей формы *Mesocyclops leuckarti* в заливе оказалась очень низкой (рис. 3). Высокая биомасса копепоид связана с огромным количеством науплиев и копепоидитных стадий в планктоне. В связи с повышенными температурами воды в заливе периоды между пометами у копепоид могут резко сокращаться. Так, у *M. leuckarti* при температуре 27° период между вытуплением науплиев и образованием новой пары яйцевых мешков обычно вдвое короче, чем при 20° . Поэтому потенциальная плодовитость самок при высокой температуре оказывается большей (Монаков, 1958). Наиболее благоприятные условия в Мошковичском заливе в 1967 г. сложились для *Daphnia cucullata*, которая стала руководящей формой среди ветвистоусых и имела большую числен-

ность и биомассу, чем в районе водозаборного канала и мелководий у сел. Городища, где влияние теплых вод отсутствует (рис. 4).

В течение лета 1967 г. изменения в составе и численности зоопланктона отмечались лишь в самом Мошковичском заливе, хотя некоторое

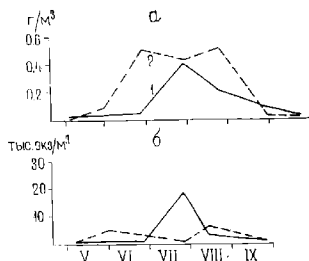


Рис. 3. Динамика биомассы копепоид (а) и численности (б) *Mesocyclops leuckarti* в районе водозаборного канала (1) и Мошковичского залива (2) в 1967 г.

повышение температуры воды наблюдалось и в близлежащих районах (разрезы IX и IV у дер. Корчеви). Общая биомасса зоопланктона в Мошковичском заливе с мая по октябрь была в 2.8 раза ниже величины, наблюдавшейся в прибрежной зоне водохранилища до сооружения Ко-наковской ГРЭС (Мордухай-Болтовская, 1959).

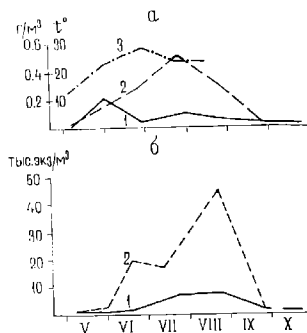


Рис. 4. Динамика биомассы ветвистоусых (а) и численности (б) *Daphnia cucullata* в районе водозаборного канала (1) и в Мошковичском заливе (2) в 1967 г.
3 — температура воды

В 1968 г. наблюдения были начаты лишь с первых чисел июня, когда температура воды в заливе составляла 20.5° и быстро повышалась, достигнув к концу месяца 27.0° , причем произошел прогрев до дна. В этих условиях численность ветвистоусых (*Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *B. longirostris*) оказалась невысокой по сравнению с близлежащими участками (разрез IX) с температурой 21.5° . Максимум численности ветвистоусых вне залива отмечался в конце июня — начале июля и совпал с максимальными летними температурами (рис. 5). В заливе же в это время общая численность

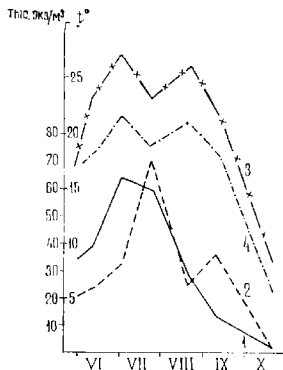


Рис. 5. Динамика численности *Cladocera* в 1968 г. в близлежащих участках — разрезе IX (1), в Мошковичском заливе (2)

3 — температура воды в заливе, 4 — температура в разрезе IX.

ветвистоусых была невелика, а некоторые виды (*B. coregoni* и *B. longirostris*) вообще исчезли. Возрастание численности *Cladocera* в заливе произошло лишь в конце июля при общем (погодном) похолодании, когда температура воды снизилась до $23-24^{\circ}$ (рис. 5). Численность дафний в июле в заливе оставалась все же близкой и в течение всего лета не достигла уровня 1967 г. Кривые динамики численности *D. cucullata* в заливе и в близлежащих участках водохранилища (разрезы III, IX) значительно различаются (рис. 6).

Некоторые стороны биологии *Daphnia cucullata*, живущей в заливе и на прилегающих к нему мелководьях, были изучены более подробно. *D. cucullata* — самый теплолюбивый вид из дафний, максимальная численность которого в озерах и водохранилищах отмечается при наивысших летних температурах и в наиболее прогретом поверхностном слое воды (Мануйлова, 1954, 1957; Щербakov, 1967). В Мошковичском заливе в 1967—1968 гг. вертикальное распределение этого вида было очень своеобразным. Основная масса рачков в течение всего лета сосредотачивалась в придонном слое воды. Особенно велика была разница чис-

ленности дафний у дна и у поверхности при значительном различии температуры этих слоев. Так, в июне — августе 1967 г. и в июле 1968 г. при разнице придонных и поверхностных температур от 6 до 11,0° численность дафний у дна была в 9—250 раз выше, чем в поверхностном слое (рис. 7—9). Это, видимо, связано с активным перемещением рачков из

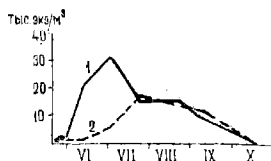


Рис. 6. Динамика численности *D. sicillata* в заливе (1) и на разрезе IX (2) в 1968 г.)

прогретого поверхностного слоя ко дну. При сильном перегреве воды до дна (выше 25°) численность дафний по всей толще воды резко падала, что связано со снижением интенсивности размножения и частичной гибелью рачков. Например, в августе 1967 г. и начале июля — августе 1968 г. при температуре воды 27—28° у поверхности и у дна численность дафний в придонном слое была всего 2500—3300 экз/м³, у поверхности 3000—6000 экз/м³.

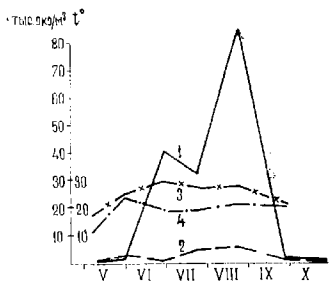


Рис. 7. Численность *D. sicillata* в придонном (1) и поверхностном слое (2) в Мошковичском заливе в 1967 г.

3 — температура поверхностного слоя, 4 — придонного слоя

Было прослежено вертикальное распределение дафний в течение суток при значительной разнице придонной и поверхностной температуры и при гомотермии. Никаких четких вертикальных суточных миграций в обоих случаях проследить не удалось. При разнице температуры у дна и у поверхности в 6,2—7,2° основная масса рачков в течение су-

ток была сосредоточена у дна при гомотермии и температуре 27—28°, их общая численность везде резко снижалась, оставаясь все же более высокой в придонных слоях в любое время суток (рис. 9).

При сравнении численности, состава популяции и роста дафний, живущих в заливе и вне теплого потока (разрезы IX—III), оказалось, что в заливе до конца июня популяция рачков находилась в угнетен-

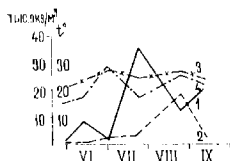


Рис. 8. Численность *D. cucullata* в придонном (1) и поверхностном слое (2) в Мошковском заливе в 1968 г.

ном состоянии. Об этом свидетельствовали низкая общая численность (6500 экз./м³), незначительный процент молодежи (20.5%) и наличие в пробах большого числа старых самок с пустыми выводковыми сумками. В это же время на близлежащих мелководьях с температурой на

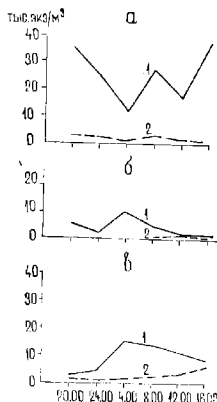


Рис. 9. Численность *D. cucullata* в течение суток в придонном (1) и поверхностном (2) слое при разнице придонной и поверхностной температуре в 7.0 (а), 6.0 (б), 0.5° (в).

6—7° ниже общая численность дафний была более чем в 5 раз выше (около 33000 экз./м³) и процент молодежи достигал 80. Последнее указывало на интенсивность партеногенетического размножения. В конце июля при охлаждении воды в заливе до 23° численность дафний несколько выросла и достигла своего максимума (17500 экз./м³), а количество молодежи увеличилось до 45,7%.

В сентябре температура воды в заливе составляла 23—24° и была на 5° выше, чем в близлежащих участках водохранилища (мелководья близ устья залива, пойма у села Заборье). Тем не менее популяция дафний в заливе в это время перешла к двуполому размножению. Несмотря на более благоприятные температурные условия, молодежи было всего 18%. Остальная часть популяции была представлена крупными самками всего с 1 или 2 партеногенетическими зародышами или формирующимися эфиппиями; 28% популяции составляли самцы и самки с полностью развитыми эфиппиями. В популяциях же *D. cucullata*, живущей вблизи залива (температура воды 18°), основная масса рачков продолжала размножаться партеногенетически. Среди них было 66% молодежи и лишь 10% самцов и гамогенетических самок.

ЛИТЕРАТУРА

Буторин Н. В. и Курдина Т. Н. 1968. Исследование температурных условий Ивановского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. Тр. первой конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Тольятти.

Литвинов А. С. 1970. О динамике сбросных вод в Мошковичском заливе Ивановского водохранилища. Межвузовская науч. конф. по вопр. изуч. влияния водохр. на природу и хоз. окружающих территорий. Калинин.

Мануйлова Е. Ф. 1954. Некоторые данные о динамике численности ветвистых рачков в озерах в связи с термическим и пищевым факторами. Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. инст. АН СССР, вып. II.

Мануйлова Е. Ф. 1957. Значение некоторых особенностей биологии ветвистых рачков в их распределении и формировании фауны новых водоемов. Вопр. экол., 1.

Монаков А. В. 1958. Жизненный цикл *Mesocyclops leuckarti* Claus (Copepoda, Cyclopoida). ДАН СССР, т. 120, № 2.

Мордухай-Болтовская Э. Д. 1959. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1(4).

Пидгайко М. А., Гриць В. Г., Поливанова М. Ф., Виноградская Э. А., Сергеева О. А., Петрух Г. Ф., Бабко М. П. 1967. Гидробиологический режим водоемов-охладителей тепловых электростанций Украины. Гидробиол. журн., № 5.

Щербак А. П. 1967. Озеро Глубокое. Изд. «Наука», М.

Appourchaux M. 1965. Effects de la temperature de l'eau sur la faune et la flore aquatiques L'eau, 52, N 8. Paris.

Naylor E. 1965. Effects of heated effluents upon marine and estuarine organisms. Advances Marine Biol., vol. 3.

Warinner J. E., Brehmer M. Z. 1966. The effects of thermal effluents on marine organisms. Internat. Air and Water Pollut., 10, N 4.

ДОННАЯ ФАУНА ОСУШНОЙ ЗОНЫ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В результате ежегодной сработки уровня, достигающей в Куйбышевском водохранилище 5 м, к весне осушаются опромные площади дна (рис. 1). В последние годы наиболее низкий уровень был отмечен в 1965 г., когда площадь осушной зоны составляла 3330 км².

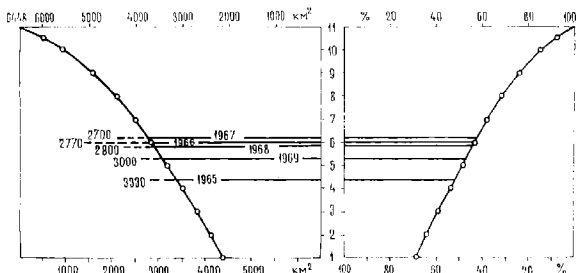


Рис. 1. Зависимость площадей осушной зоны Куйбышевского водохранилища от уровня воды.

По оси ординат — отметки уровня воды; по оси абсцисс — площадь водоема, км²

Заметная сработка уровня начинается осенью, поэтому часть дна обнажается еще до наступления зимы, большая же часть площади осушается зимой и оказывается под мощным слоем льда. Обитающие здесь донные организмы попадают в весьма неблагоприятные условия. На участках, обнажившихся до ледостава, их численность снижается с первых же дней. Судя по литературным данным (Панкратова, 1940; Себенцов и Мейснер, 1947; Грезе, 1960; Боролич, 1962; Константинов, 1969; Paterson, Fernando, 1969), в этот период от обсыхания и выедания птицами погибает 60—70% беспозвоночных животных. Из оставшихся к моменту промерзания грунта живых организмов большая часть погибает в зимний период, и только отдельные виды в небольшом количестве перезимовывают. Из личинок хирономид наиболее выносливы *Glypto-*

tendipes ex gr. *frizekoveni*, *Polypedilum* ex gr. *scalaenum*, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*.

Следует также отметить, что осушная зона имеет очень большое значение в жизни наиболее массовой формы донной фауны водохранилища — моллюска *Dreissena polymorpha*. Согласно данным М. Я. Кирпиченко (1962), в период залития осушной зоны водой в ней происходит интенсивное развитие и рост дрейссены. В период падения уровня воды и осушения она в массе гибнет, что снижает общую численность и биомассу этого моллюска в водохранилище.

В безледный период осушная зона подвергается разрушительному воздействию прибой и постепенно превращается в обширные песчаные пляжи, лишенные какой-либо растительности. Волнение препятствует накоплению детрита и органического вещества, в результате чего в трофическом отношении эта зона оказывается очень бедной. Из-за непрерывного перемещения частиц грунта в ней создаются неустойчивые, мало пригодные для жизни животных условия. Все это обуславливает исключительную бедность населения осушающейся мелководной зоны. Однако, поскольку занятые ею площади огромны, ее влияние на жизнь водоема чрезвычайно велико.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА РАБОТЫ

Изучение осушной зоны Куйбышевского водохранилища проводилось нами в 1966—1969 гг. на трех различных по своему характеру участках Приплатинного плеса (рис. 2): I — открытое мелководье левого берега, II — мелководье, частично защищенное островами от господствующих западных и юго-западных ветров (район биостанции, левый берег), III — мелководье, находящееся на правом берегу, в заливе, широко соединенном с водохранилищем (залив Ахтуши).

На участках I и III наблюдения производились в 1968 г. и 1969 г., на II — в 1966, 1967 и 1969 гг.

В 1969 г. дополнительно три раза были произведены наблюдения на полностью изолированном от влияния водохранилища участке IV, расположенном в верховье Черемшанского залива.

Поскольку к весне уровень снижается до 5 м, пробы на осушной зоне отбирались с глубин 1,3 и 5 м ежемесячно, по две с каждой глубины. Контролем служили всегда находящиеся под водой участки дна с глубины 10 м. Для выемки грунта применялся дночерпатель Петерсена — 0,1 м³ (на 3, 5, 10 м) и штанговый дночерпатель 1/44 м² (на 1 м). Всего было отобрано 223 на количественный и около 20 проб на качественный анализ. Определение малощетниковых червей произведено сотрудником биостанции В. А. Любимым.

Открытое мелководье (участок I)

Левый берег Куйбышевского водохранилища занят пологими песчаными пляжами, образовавшимися в результате размыва берегов. Наиболее характерными для него и обширными по занятым площадям являются открытые мелководья (рис. 2, I).

В первые годы образования водохранилища здесь преобладали глинистые грунты, но в процессе формирования береговой линии они постепенно закосились песком.

В настоящее время в зоне 1—3 м наиболее часто встречается песок с глиной и слегка заиленный песок, на глубине 5 м — заиленный песок с детритом и заиленная почва, на 10 м — заиленная почва и ил.

Зона глубины 1 м. Донное население этой зоны исключительно бедно (табл. I), половина отобранных здесь проб была лишена каких-либо животных. Отдельные зарегистрированные особи были, видимо, принесены во время шторма с соседних участков, так как почти все они

были обнаружены 11 VII 1968 (шторм отмечен 9 VII), а в последующие месяцы отсутствовали.

Относительно часто встречался только бокоплав *Stenogammarus dzjubani*¹ (частота встречаемости 46.7%) и мизиды *Paramysis interme-*



Рис 2. Схематическая карта нижней части Куйбышевского водохранилища.

Места отбора проб: I — открытое мелководье; II — мелководье, частично защищенное островами; III — мелководье, находящееся в заливе, широко соединенном с водохранилищем; IV — мелководье, полностью изолированное от влияния водохранилища.

dia и *P. ulskyi*, но образуемая ими биомасса весьма незначительна. Поэтому среднегодовые значения общей биомассы этой зоны были очень низкими: в 1968 г. 0.32, а в 1969 г. 0.03 г/м² (табл. 2).

Зона глубины 3 м. Условия среды более постоянны: наблюдается частичное отложение детрита и органического вещества, чаще встречаются заиленные грунты. Население более разнообразно (табл. 1). Здесь встречаются (отсутствующие в предыдущей зоне) малощетинковые черви, более чем в 4 раза возрастает встречаемость педофильной личинки *Procladius ferrugineus*, более чем в два раза — ювенональных форм тубифицид и личинок *Cryptochironomus* ex gr. *fuscimanus*, *Chironomus* f. l. *semireductus*, *Ch.* f. l. *thummi*. Но абсолютные величины встречаемости остаются очень низкими и ни у одного вида не достигают 50%.

¹ Ф. Д. Мордухай-Болтовской Ляхов С. М., 1971.

Таблица 1

Состав бентоса осушной зоны открытого мелководья в 1968—1969 гг.

Виды	Наличие на глубине, м		
	1	3	5
<i>Oligochaeta</i>			
<i>Dero</i> sp.	0	+	+
<i>Uncinaxis uncinata</i>	0	+	+
<i>Aulodrilus limnodius</i>	0	+	+
<i>A. pigueti</i>	0	0	+
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	0	0	+
<i>L. helveticus</i>	0	+	+
<i>L. hoffmeisteri</i>	0	+	+
<i>L. claparedeanus</i>	0	0	+
<i>Euliyodrilus hammoniensis</i>	0	0	+
<i>E. moldaviensis</i>	0	+	+
<i>Psammoryctides barbatus</i>	0	0	+
<i>Tubifex tubifex</i>	0	0	+
<i>Tubificidae</i> indet., juv.	0	+	+
Nematoda indet.	0	+	+
<i>Mollusca</i>			
<i>Coretus corneus</i>	+	+	0
<i>Valvata piscinalis</i>	0	0	+
<i>Dreissena polymorpha</i>	0	0	+
<i>Pisidium</i> sp.	0	0	+
<i>Crustacea</i>			
<i>Parameysis intermedia</i>	+	+	0
<i>P. ullskyi</i>	+	+	0
<i>Dikergammarus haemodaphes</i>	+	0	+
<i>Pontogammarus sarsi</i>	+	0	0
<i>Stenogammarus dzjubani</i>	+	+	0
<i>Corophium sowinskyi</i>	+	+	+
<i>Diptera</i>			
<i>Culicoides</i> sp.	0	+	0
<i>Tanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i>	+	0	0
<i>T.</i> ex. gr. <i>gregarius</i>	+	+	+
<i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i>	+	+	+
<i>C.</i> ex. gr. <i>conjugens</i>	0	0	+
<i>C.</i> ex. gr. <i>fuscimanus</i>	+	+	+
<i>Chironomus</i> f. <i>l. semireductus</i>	+	+	+
<i>Ch. l. l. reductus</i>	0	+	+
<i>Ch. l. l. thummi</i>	+	+	+
<i>Polypetillum</i> ex. gr. <i>nubeculosum</i>	0	+	0
<i>P.</i> ex. gr. <i>scalaenum</i>	0	+	+
<i>Psectrocladius</i> ex. gr. <i>psilopterus</i>	+	+	0
<i>Cricotopus</i> ex. gr. <i>silvestris</i>	+	0	0
<i>Plocladius ferrugineus</i>	+	+	+
<i>P. choreus</i>	0	+	0

Примечание. + наличие, (0) — отсутствие животных.

Биомасса бентоса этой зоны остается низкой — 0.37 в 1968 г. и 0.08 г/м² в 1969 г. (табл. 2).

Таким образом, отмеченная многими авторами (Жадин, 1948; Герд, 1949; Мордухай-Болтовокой, 1955; Соколов, 1956; Мордухай-Болтовской и др., 1958; Фенюк, 1961; Бузакова, 1966 и др.) исключительная бедность открытых участков песчаной литорали крупных озер и водохранилищ наблюдается также и в Куйбышевском.

Таблица 2
Среднегодовая биомасса бентоса осушной зоны
открытого мелководья, г/м²

Год	Глубина, м		
	1	3	5
1968	0.32	0.37	3.52
1969	0.03	0.08	2.65

Зона глубины 5 м. На этой глубине влияние волнового перемешивания значительно снижается, вследствие чего происходит частичное накопление илов и отложение вымытых и перенесенных сюда из прибрежной зоны органических веществ и детрита. Для пелофильных организмов создаются благоприятные условия и их биомасса возрастает в десятки раз. Особенно повышается роль олигохет. Из 12 обнаруженных видов два имели частоту встречаемости более 50% и 7 — более 20%. Наиболее многочисленными и распространенными были типичные пелофилы *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Eutyodrilus moldaviensis*. Личинки хирономид играли подчиненную роль, чаще других встречался *Procladius ferrugineus* — частота встречаемости 50%.

Биомасса бентоса в этой зоне в 1968 г. достигала 3.5, а в 1969 г. 2.65 г/м². Ее основу составили олигохеты.

МЕЛКОВОДЬЕ, ЧАСТИЧНО ЗАЩИЩЕННОЕ ОСТРОВАМИ (УЧАСТОК — II)

На этом участке пробы отбирались не только в безледный период, но и во время ледостава. В 1966, 1967, 1969 гг. на осушающихся участках вырезались монолиты ила размером 30×30×15 см, а на участках, находящихся под водой, грунт выбирался штанговым дночерпателем. Было установлено, что там, где воды не было, донные животные отсутствовали, а на участках, покрытых водой, встречались единичные экземпляры олигохет и *Stenogammarus dzjubani*.

Зона глубины 1 м. После весеннего подъема уровня воды песчаное мелководье заселяется очень медленно. В течение всего мая здесь встречаются единичные экземпляры хирономид и олигохет *Isochaetides newaensis*, и только в июне и июле население становится богаче. Однако большинство зарегистрированных видов (табл. 3) имело очень низкие показатели встречаемости и только бокоплав *Stenogammarus dzjubani* был обнаружен в половине отобранных проб.

В развитии малощетинкового червя *Isochaetides newaensis* наблюдались большие колебания: в 1967 г. он был постоянным компонентом донной фауны и имел высокие показатели численности в течение всего сезона наблюдений, а в 1966 и 1969 гг. встречался редко и в небольшом количестве. Колебание численности этого, одного из наиболее крупных,

вида олигохет, не могло не отразиться на величине общей биомассы. В 1967 г. среднесезонная биомасса была 5.12 г/м², тогда как в 1966 г. 0.76, а в 1969 г. 0.53 г/м² (табл. 4).

Таблица 4
Среднегодовая биомасса донных организмов
осушной зоны мелководья, частично защищенного
островами, г/м²

Год	Глубина, м		
	1	3	5
1966	0.76	0.96	0.89
1967	5.12	4.43	2.71
1969	0.53	0.87	1.09

В 1965 г. в прибрежной зоне Приплетинного плеса появилась акклиматизированная в Куйбышевском водохранилище мизид *Paramysis intermedia*, численность ее из года в год возрастает (Бородин, Гавлена, 1967, 1968). Осенью 1966 г. в среднем на 1 м² встречалось 6.4 экз., в 1967 г. — 34, в 1968 г. — 235 экз./м². В 1969 г. численность мизид снизилась до 63 экз./м², что, видимо, связано с неблагоприятными метеорологическими условиями года (поздняя холодная весна, холодное дождливое лето). В 1968 г. начала заметно увеличиваться численность *Paramysis ullskyi*. В 1969 г. он составлял около 10% общего количества мизид. Средняя биомасса этих рачков была 0.1 г/м², или 19% общей биомассы донных животных. Появляются мизиды в прибрежной зоне вскоре после освобождения водоема ото льда, когда других животных здесь почти нет. Поэтому их роль в определении кормовых ресурсов рыб в мелководной зоне, особенно в весеннее время, очень велика.

Зона глубины 3 м. Эта зона заселяется донными животными быстрее предыдущей. В конце мая здесь было обнаружено до 15 видов животных, причем пять из них составляли олигохеты. В последующие месяцы население становится еще разнообразнее: в июне и июле 1966—1967 гг. в бентосе встречалось до 20 видов.

Наиболее многочисленными и распространенными в этой зоне (табл. 3) были представители псаммореофильного и пелореофильного биоценозов: *Stenogammarus dzjubani*, *Isochaetides newaensis*, *Corophium sowinski*, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*, *Tanytarsus* ex gr. *mancus*, *Polypedilum* ex gr. *nubeculosum*.

Несмотря на довольно разнообразный видовой состав (за годы исследований здесь было обнаружено 52 вида), большая часть видов встречалась редко и в виде единичных экземпляров. Поэтому величина среднесезонной биомассы в 1966—1969 гг. была 0.96 и 0.87 г/м² и только в 1967 г. за счет обильного развития *Isochaetides newaensis* достигала 4.43 г/м² (табл. 4).

Зона глубины 5 м. На глубинах 5 м условия были стабильнее: здесь более интенсивно протекают процессы заиления, но местами встречаются еще пятна чистого песка. Наличие разнообразных биотопов дало возможность животным различных экологических групп найти подходящие условия для своего развития. Наряду с типичными обитателями профунда водохранилищ и озер, такими как *Euligodrilus moldavaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claparedanus*, *Procladius ferrugineus*, здесь

Состав бентоса осушной зоны мелководья, частично защищенного островами
в 1966, 1967, 1969 гг.

Виды	Надличье на глубине, м		
	1	3	5
<i>Oligochaeta</i>			
<i>Stylaria lacustris</i>	+	+	+
<i>Dero</i> sp.	0	+	0
<i>Vejdovskiiella intermedia</i>	0	0	+
<i>Nais</i> sp.	+	+	+
<i>Piguetiella blanci</i>	+	+	+
<i>Ophidonais serpentina</i>	0	+	+
<i>Uncinais uncinata</i>	+	+	+
<i>Isochaetides michaelsoni</i>	+	+	+
<i>I. newaensis</i>	+	+	+
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	0	+	+
<i>L. hoffmeisteri</i>	+	+	+
<i>L. claparedianus</i>	+	+	+
<i>Euliyodrilus hammoniensis</i>	0	0	+
<i>Eu. vej dovskiyi</i>	+	0	0
<i>Eu. moldaviensis</i>	0	+	+
<i>Psammoryctides barbatus</i>	0	+	+
<i>Propappus volki</i>	0	0	+
<i>Tubifex tubifex</i>	0	0	+
<i>Tubificidae</i> indet., juv.	+	+	+
<i>Nematoda</i> indet.	+	+	+
<i>Hirudinea</i>			
<i>Pisicicola geometra</i>	+	+	+
<i>Mollusca</i>			
<i>Valvata piscinalis</i>	+	+	+
<i>Pisidium</i> sp.	+	+	+
<i>Sphaerium</i> sp.	0	+	0
<i>Anodonta complanata</i>	+	+	+
<i>Unio pictorum</i>	0	+	0
<i>Dreissena polymorpha</i>	+	+	+
<i>Crustacea</i>			
<i>Paramysis intermedia</i>	+	+	0
<i>Paramysis uiskiyi</i>	+	+	0
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	+	+	+
<i>Stenogammarus dzjubani</i>	+	+	+
<i>Corphium sowinskyi</i>	+	+	+
<i>Trichoptera</i>			
<i>Neureclipsis dimaculata</i>	0	+	0
<i>Ephemeroptera</i>			
<i>Caenis macrura</i>	0	+	0

Виды	Наличие на глубине, м		
	1	3	5
<i>Diptera</i>			
<i>Tanytarsus</i> ex. gr. <i>marcus</i>	+	+	+
<i>T.</i> ex. gr. <i>gregarius</i>	+	+	+
<i>T.</i> ex. gr. <i>lobatifrons</i>	0	+	0
<i>Stempelina</i> <i>bausei</i>	0	0	+
<i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i>	+	+	+
<i>Cr.</i> ex. gr. <i>conjugens</i>	+	+	+
<i>Cr.</i> ex. gr. <i>fuscimanus</i>	+	+	+
<i>Cr.</i> ex. gr. <i>pararostrus</i>	+	+	+
<i>Parachironomus</i> <i>viliosus</i>	0	0	+
<i>Glyptotendipes</i> ex. gr. <i>grisekovi</i>	+	+	0
<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i>	0	+	+
<i>Ch.</i> f. l. <i>plumosusreductus</i>	0	+	+
<i>Ch.</i> f. l. <i>semireductus</i>	+	+	+
<i>Ch.</i> f. l. <i>reductus</i>	0	+	+
<i>Ch.</i> f. l. <i>thummi</i>	0	+	+
<i>Limnochironomus</i> ex. gr. <i>neroosus</i>	+	+	+
<i>Endochironomus</i> <i>albipennis</i>	+	+	+
<i>Polypedilum</i> ex. gr. <i>nubeculosum</i>	+	+	+
<i>P.</i> ex. gr. <i>scalaenum</i>	+	+	+
<i>P. brevia antennatum</i>	0	0	+
<i>Lipiniella</i> <i>arenicola</i>	+	0	0
<i>Diamesa</i> <i>caimpestris</i>	+	+	+
<i>Psectrocladius</i> ex. gr. <i>psilopterus</i>	+	+	+
<i>Cricotopus</i> ex. gr. <i>silvestris</i>	0	+	0
<i>Stictochironomus</i> ex. gr. <i>histrion</i>	+	+	+
<i>Procladius</i> <i>ferrugineus</i>	0	0	+
<i>Psilatanypus</i> <i>rufovittatus</i>			

Примечание. + — наличие, (0) — отсутствие животных.

были широко представлены псаммофилные и пелореофильные формы: *Isochaetides newaensis*, *L. michaelsoni*, *Corophium sowinskyi*, *Stenogammarus dzjubani*, *Cryptochironomus* ex. gr. *fuscimanus*.

Несмотря на разнообразный видовой состав, среднегодовая биомасса бентоса этой зоны (табл. 4) только в 1967 г. достигала 2.71 г/м², в 1966 г. она была 0.89, а в 1969—1.09 г/м². Определялась она в основном величиной биомассы олигохет.

Интересно появление на этом участке корофиума. В р. Волге до ее зарегулирования корофиум встречался очень часто и в большом количестве. Численность его, по данным С. М. Ляхова (1958), у поляны Фрунзе (г. Куйбышев) достигала 135.000, а у Ульяновска 165.000 экз/м². Анализ собранного С. М. Ляховым в 1952—1954 гг. здесь материала показал, что в р. Волге в основном обитал *Corophium curvispinum* G. Sars, тогда как *C. sowinskyi* Mart. (Мордухай-Болтовской, 1947; Мордухай-Болтовской и др., 1969) был представлен единичными экземплярами.

После образования водохранилища в течение ряда лет рачков этого рода обнаружить не удавалось. Только в июле 1967 г. в районе г. Тольятти был найден 1 экз., а в ноябре на глубине 3 м поймано еще 9 экз. В настоящее время корофиум встречается на всех глубинах исследованных участков мелководья. В основном это *Corophium sowinskyi*, наиболее обильно заселяющий заиленный песок десятиметровой зоны II участка. *C. curvispinum* почти полностью исчез. *Stenogammarus dzjubani* приурочен к мелководной зоне. Его численность на глубинах 1—5 м составляет 17.4—37.4 экз./м², а на более глубоких местах снижается до 5 экз./м². Численность и частота встречаемости *Dikerogammarus haemobaphes* и *Corophium sowinskyi* с глубиной увеличиваются, особенно у последнего, количество которого в зоне глубин 1 м составляет 1.6 экз./м², а на глубине 10 м — 138.3 экз./м² (табл. 5).

Таблица 5
Распределение Amphipoda по глубинам на участке, частично защищенном островами

Виды	Глубина, м			
	1	3	5	10
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> .	0	0	11.8 4.7	53.3 67.3
<i>Stenogammarus dzjubani</i>	50.0 21.6	76.5 17.4	52.9 37.4	26.7 5.0
<i>Corophium sowinskyi</i>	7.1 1.6	35.3 17.4	64.7 71.2	80.0 138.3

Примечание. В числителе — частота встречаемости, %, в знаменателе — среднее количество, экз./м².

Характеризуя этот участок в целом, следует отметить, что состав его населения довольно разнообразен, но количество очень мало. За исключением лет массового развития *Isochaetides newaensis*, биомасса бентоса едва достигает 1 г/м² и определяется в основном биомассой олигохет. Особенно важная в кормовом отношении группа — личинки хирономид, представлена очень слабо, их биомасса колеблется в пределах 0.03—0.06 г/м² (табл. 6). Наиболее перспективной для этого участка группой являются каспийские перакариды *Paramysis intermedia*, *P. ulskyi* и *Corophium sowinskyi*, численность которых в последние годы возрастает.

Таблица 6
Биомасса основных групп донных организмов на различных глубинах в 1969 г.

Группа	Глубина, м											
	1			3			5			10		
	Участки											
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Oligochaeta	0.00	0.21	0.04	0.02	0.67	0.58	2.40	0.82	0.98	1.51	2.79	1.90
Mollusca	0.00	0.03	0.10	0.00	0.04	0.02	0.03	0.02	0.00	0.00	0.05	0.00
Amphipoda	0.00	0.04	0.22	0.01	0.06	0.02	0.00	0.06	0.10	0.00	0.50	0.07
Chironomidae	0.02	0.06	4.57	0.04	0.03	3.71	0.03	0.04	0.25	0.03	0.08	1.04

Этот участок расположен у выхода зал. Ахтушн, открытого действию лишь восточных ветров. Ранее здесь были черноземные почвы. Под влиянием волнового и ветрового разрушения берегов и размыва грунтов прибрежной зоны в настоящее время на глубинах 1 и 3 м уже встречаются участки с большей или меньшей примесью песка, хотя в общем преобладает заиленная черноземная почва, под которой находится слой плотной глины.

Зона глубины 1 м. Население этой зоны значительно отличается от населения соответствующих глубин рассмотренных выше участков (табл. 7). Прежде всего привлекает внимание значительное преобладание личинок хирономид — высокие показатели их численности и частота встречаемости. Особенно многочисленными были личинки *Lipiniella arenicola*, количество которых в сентябре 1969 г. достигло 3320 экз./м². Из других личинок хирономид здесь часто встречались *Chironomus* f. l. *plumosus-reductus*, *Ch.* f. l. *semireductus* и *Procladius ferrugineus*. Средняя биомасса бентоса (табл. 8) в 1968 г. составляла 3.08 г/м² с колебаниями от 0.69 (июнь) до 4.72 (ноябрь), в 1969 — 5.78 г/м² с колебаниями от 0.28 (июнь) до 23.93 (сентябрь). Определялась она в основном хирономидами, биомасса олигохет выражалась сотыми долями г/м².

Зона глубины 3 м. В этой зоне чаще встречаются заиленные грунты и роль пелофильных форм в бентосе увеличивается. Возрастает частота встречаемости *Procladius ferrugineus* и *Chironomus* f. l. *semireductus*, увеличивается численность ювенальных форм *Tubificidae*, появляются *Psammoryctides barbatus*, *Euliyodrilus moldaviensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. Однако по-прежнему доминируют виды, обычно обитающие в литорали и сублиторали водохранилища, — *Lipiniella arenicola*, *Polypedium* ex. gr. *nubeculosum*, *Criptochironomus* ex. gr. *defectus* и *Chironomus* f. l. *plumosus-reductus*.

Средняя биомасса бентоса в 1968 г. составляла 1.7 г/м² с колебаниями от 0.36 до 3.37 г/м², а в 1969 г. — 5.06 с колебаниями от 2.72 до 9.36 г/м². Величина общей биомассы определялась массовыми видами хирономид, главным образом личинками *Lipiniella arenicola* и личинками рода *Chironomus*.

Зона глубины 5 м. В этой зоне условия для жизни донных животных более однообразны и более похожи на условия жизни в профундали евтрофных водоемов. Состав населения здесь также более постоянный. Из 33 обнаруженных видов у 20 частота встречаемости превышает 20%.

Заметно повысилась роль олигохет, которые представлены 12 видами, хирономиды — 13. Из олигохет наиболее широко распространены *Euliyodrilus moldaviensis* и *E. hoffmeisteri*, а из личинок хирономид *Procladius ferrugineus*, *Chironomus* f. l. *semireductus* и *Polypedium* ex. gr. *nubeculosum*, т. е. обычные обитатели профундали евтрофных озер и водохранилищ.

Биомасса в основном определяется не только хирономидами, но в равной мере и олигохетами, а в отдельные месяцы, например в октябре и ноябре 1969 г., она на 64.7—97.3% состояла из олигохет. Особенно многочисленными в эти месяцы были ювенальные формы тубифицид и *Limnodrilus udekemianus*. Средняя биомасса в 1968 г. составляла 4.88 г/м² с колебаниями от 12.92 (май) до 1.04 г/м² (ноябрь), а в 1969 г. — 1.33 с колебаниями от 0.2 (май) до 3.7 г/м² в октябре и ноябре.

Таким образом, мелководные участки, находящиеся в заливах, отли-

Состав бентоса осушной зоны мелководья на участке III в 1968—1969 гг.

Виды	Наличие на глубине, м		
	1	3	5
<i>Oligochaeta</i>			
<i>Stylaria lacustris</i>	—	—	+
<i>Vejdovskiiella intermedia</i>	—	+	—
<i>Dero</i> sp.	—	+	—
<i>Nais</i> sp.	—	—	+
<i>Uncinaxis uncinata</i>	—	—	+
<i>Aulodrilus limnobius</i>	—	+	—
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	—	—	+
<i>L. helveticus</i>	+	+	+
<i>L. hoffmeisteri</i>	+	+	+
<i>L. clapparedianus</i>	+	—	+
<i>Eulidrilus hammoniensis</i>	—	—	+
<i>Eu. vejdoskyi</i>	—	—	+
<i>Eu. moldaviensis</i>	+	+	+
<i>Psammoryctides barbatus</i>	—	+	+
<i>Tubifex tubifex</i>	+	+	+
<i>Tubificidae</i> indef. juv.	+	+	+
<i>Nematoda</i> indef			
	+	+	+
<i>Hirudinea</i>			
<i>Piscicola geometra</i>	—	+	+
<i>Mollusca</i>			
<i>Valvata piscinalis</i>	+	+	—
<i>Sphaerium</i> sp.	—	+	+
<i>Pisidium</i> sp.	—	+	+
<i>Dreissena polymorpha</i>	—	+	+
<i>Crustacea</i>			
<i>Paramysis intermedia</i>	+	+	—
<i>Dokerogammarus haemodaphes</i>	+	—	+
<i>Stenogammarus dzubani</i>	+	+	—
<i>Pontogammarus obesus</i>	—	+	—
<i>Corophium sowinskyi</i>	+	—	+
<i>Diptera</i>			
<i>Culicoides</i> sp.	+	+	+
<i>Tanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i>	+	+	+
<i>T.</i> ex. gr. <i>gregarius</i>	+	+	+
<i>Stempelina bausei</i>	—	+	+
<i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i>	+	+	+
<i>C.</i> ex. gr. <i>corjugens</i>	+	+	+
<i>C.</i> ex. gr. <i>fuscimanus</i>	+	+	+
<i>Glyptotendipes</i> ex. gr. <i>griepkoveni</i>	+	—	—
<i>Chironomus</i> l. l. <i>semireductus</i>	+	+	+

Виды	Плотность на глубине, м		
	1	3	5
<i>Ch. f. l. plumosus-reductus</i>	+	+	+
<i>Ch. f. l. reductus</i>	—	+	—
<i>Ch. f. l. thumini</i>	+	+	+
<i>Limnochironomus ex. gr. nervosus</i>	+	+	+
<i>Polypedium ex. gr. nubeculosum</i>	—	+	+
<i>P. ex. gr. scalaenum</i>	—	+	+
<i>Lipiniella arenicola</i>	+	+	+
<i>Psectrocladium ex. gr. psilopterus</i>	+	—	—
<i>Cricotopus ex. gr. silvestris</i>	+	—	—
<i>Procladius ferrugineus</i>	+	+	+
<i>P. choreus</i>	—	+	—

Примечание. + наличие, (—) — отсутствие животных.

Таблица 8

Среднегодовая биомасса донных животных осушной зоны мелководья на участке III, г/м²

Годы	Глубина, м		
	1	3	5
1968	3.08	1.70	4.88
1969	5.78	5.06	1.33

чаются от открытых районов большим числом личинок хирономид и более высокими показателями общей биомассы бентоса.

МЕЛКОВОДЬЕ, ИЗОЛИРОВАННОЕ ОТ ВЛИЯНИЯ ВОДОХРАНИЛИЩА (УЧАСТОК — IV)

Этот участок сильно отличается от рассмотренных выше. Он расположен в верховье залива, образовавшегося по долине р. Черемшань и в период паводка заливается его водами. Вследствие подпора со стороны водохранилища паводковые воды надолго задерживаются в этом районе и содержащиеся в них минеральные и органические частицы постепенно осаждаются, что приводит к обогащению грунтов. Поскольку на этом участке слабое волнение, а река приносит большое количество семян и корневищ, в мелководной зоне обильно развивается надводная и подводная растительность. В связи с этим здесь создаются благоприятные условия для жизни прибрежно-зарослевых форм животных. В составе донного населения в значительном количестве появляются фитофильные виды: *Ophidonais serpentina*, *Stylaria lacustris*, *Glyptotendipes ex gr. gripekoveni*, *Limnochironomus ex gr. nervosus*, *Cryptochironomus pararostri*, *Cricotopus ex gr. silvestris*. Их роль в биологических процессах в зоне глубин 1—3 м имеет большое значение, хотя наряду с ними здесь в большом количестве встречаются личинки.

Биомасса бентоса на этих глубинах, как и на мелководье залива, широко соединенного с водохранилищем, определялась в основном биомассой личинок хирономид, но была несколько выше и составляла 6.3—9.5 г/м².

В зоне глубин 5 м происходит сильное заиление грунта, и количество фитофильных видов уменьшается, роль же пелофильных организмов, таких как ювенальные формы тубифицид, *Procladius ferrugineus* и *Chironomus f. semireductus*, повышается. Особенно сильно возрастает значение олигохет. Если в зоне 1 и 3 м они составляли 15% общей биомассы гидробионтов, то в зоне 5 м — 47%. Среднесезонная биомасса бентоса этой зоны была 4.6 г/м².

Таким образом, мелководья заливов, образовавшиеся в долинах притоков и зарастающие подводной и надводной растительностью, наиболее продуктивны.

В прибрежной зоне приплотинного плёса, согласно данным В. М. Чиковой (1970), встречается 25 видов рыб. Однако более или менее многочисленными из них являются семь: окунь, составляющий в уловах 44.6%, плотва — 11.6%, укляк — 12.0%, ерш — 10.0%, лещ — 4.3%, язь — 3.2% и судак — 2.9%. Все эти виды в той или иной мере питаются донными организмами. Бентосоядные рыбы выбирают их из грунта или с его поверхности, а планктоноядные поедают поднимающихся к поверхности куколок хирономид, чем в значительной мере снижают их производительную способность. Особенно часто личинки и куколки хирономид встречаются в пище леща (90%), у окуня они составляли всего 5% (Чикова, 1970). Начиная с 1968 г., в пище окуня Приплотинного плёса стали встречаться мизиды. В мае 1968 г. в кишечниках окуня находились единичные экземпляры, а в июне 1969 г. в пище исследованных окуней (55%) были обнаружены мизиды в среднем по 17 экз.

Можно надеяться, что в случае дальнейшего увеличения численности каспийских перакарид, условия питания рыб Куйбышевского водохранилища станут более благоприятными.

Зона глубины 10 м. На глубинах 10 м влияние сезонных колебаний уровня на видовой состав животных не ощущается. В этой зоне происходит отложение органических веществ и детрита, вымытых при волнении и перенесенных сюда из вышележащих зон. Независимо от характера грунта прибрежной зоны на этих глубинах преобладают сильно заиленный песок с детритом (иногда со створками дрейссены) и илстые грунты. Большая часть обитающих здесь животных встречается на всех обследованных участках, но наиболее обычными (табл. 9) для данной глубины являются следующие пелофильные формы: из олигохет — *Eulyodrilus moldaviensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Eulyodrilus hammoniensis*, *Psammoryctides barbatus*, из личинок хирономид — *Procladius ferrugineus*, *Chironomus f. l. semireductus*.

В общем население этой зоны довольно однообразное. Несколько богаче оно на участке, частично защищенном островами, так как наряду с сильно заиленным песком здесь встречаются участки с илом и чистым песком. Наличие слабых местных течений позволило широко распространиться в этом районе таким пеламофильным видам, как *Isochaetides newaensis* (100% встречаемости), *Corophium sowinskyi* (81.3%), *Isochaetides michaelsoni* (50%) и *Dikerogammarus haemobaphes* (43.9), а в июне 1969 г. на этом участке был встречен *Propappus volki*, который, по данным Г. В. Аристовской (1964), в большом количестве обнаруживается только весной в верхней части водохранилища, когда паводковые воды промывают грунт от скопившегося за лето ила.

Среднегодовые значения общей биомассы животных на рассмотрен-

Состав бентоса в зонах с глубинами 10 м

Виды	Участок		
	I	II	III
<i>Oligochaeta</i>			
<i>Stylaria lacustris</i>	+	+	+
<i>Dero</i> sp.	+	+	+
<i>Nais</i> sp.	—	+	—
<i>Piguetiella blanci</i>	+	+	—
<i>Ophidonais serpentina</i>	+	+	—
<i>Aulodrilus limnobius</i>	+	—	—
<i>Au. pigueti</i>	—	—	—
<i>Isochaetides michaelsoni</i>	—	+	—
<i>I. newaensis</i>	—	+	—
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	+	+	+
<i>L. heloeticus</i>	—	+	+
<i>L. hoffmeisteri</i>	+	+	+
<i>L. claparedeanus</i>	+	+	+
<i>Euliyodrilus hammoniensis</i>	+	+	+
<i>Eu. vejvodskyi</i>	+	+	—
<i>Eu. moldaviensis</i>	+	+	+
<i>Psammoryctides barbatus</i>	+	+	+
<i>Tubifex tubifex</i>	+	+	+
<i>Tubificidae</i> indet., juv.	+	+	+
<i>Propappus volki</i>	—	+	—
<i>Nematoda</i> indet.	+	+	+
<i>Hirudinea</i>			
<i>Piscicola geometra</i>	+	+	+
<i>Mollusca</i>			
<i>Valvata piscinalis</i>	—	+	—
<i>Coretus corneus</i>	—	+	—
<i>Pisidium</i> sp.	+	+	+
<i>Dreissena polymorpha</i>	—	+	—
<i>Crustacea</i>			
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	+	+	+
<i>Slenogammarus dzjubani</i>	+	+	+
<i>Corophium sowinskyi</i>	+	+	+
<i>Diptera</i>			
<i>Tanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i>	—	+	+
<i>T.</i> ex. gr. <i>gregarius</i>	—	+	—
<i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i>	—	+	+
<i>C.</i> ex. gr. <i>conjugens</i>	+	+	+
<i>C.</i> ex. gr. <i>fuscimanus</i>	+	+	+
<i>Parachironomus vitiosus</i>	—	+	—
<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus</i>	—	+	—

Виды	Участок		
	I	II	III
<i>Ch. f. l. reductus</i>	—	+	—
<i>Ch. f. l. semireductus</i>	+	+	+
<i>Ch. f. l. thummi</i>	+	+	+
<i>Ch. f. l. plumosus-reductus</i>	—	—	+
<i>Limnochironomus</i> ex. gr. <i>nervosus</i>	—	+	—
<i>Polypedilum</i> ex. gr. <i>nubeculosum</i>	—	+	+
<i>P.</i> ex. gr. <i>scalaenum</i>	—	+	—
<i>Lipiniella arenicola</i>	—	+	—
<i>Cricotopus</i> ex. gr. <i>silvestris</i>	—	+	—
<i>Procladius ferrugineus</i>	+	+	+
<i>P. choreus</i>	—	—	+

Примечание. + — наличие, (—) — отсутствие животных.

ных участках (табл. 10) колебались от 1.47 до 4.0 г/м², в составе которых преобладали олигохеты. На I и III участках они составляли 78 и 62% общей биомассы (наиболее распространен *Euliyodrilus moldaviensis*), на III участке олигохеты составляли 84.0%; особенно многочисленным был *Isochaetides newaensis* (частота встречаемости 100%).

Таблица 10
Среднегодовая биомасса донных организмов зоны 10-метровых глубин, г/м²

Участок	1966 г.	1967 г.	1968 г.	1969 г.
I	—	—	3.3	1.54
II	1.47	3.32	—	4.00
III	—	—	3.40	2.98

Среднегодовая биомасса хирономид на всех участках была очень низкой. В 1969 г. на I участке она составляла 0.03 г/м², на II—0.08 и только на III была выше — 1.04 г/м². Таким образом, и на глубинах, никогда не подвергавшихся осушению, биомасса донных организмов была низкой, особенно личинок хирономид.

Говоря о биомассе бентоса, мы имеем в виду так называемую остаточную величину, т. е. то, что осталось в водоеме после выедания рыбами. Действительная же биомасса выше, судя по составу пищи в кишечниках рыб (Егерева, 1960; 1964; Платонова, 1966) и замедленному темпу роста бентофагов (Лукин, 1960; 1964; Цыплаков, 1964, 1966; Шаронов, 1968). Можно считать, что донных организмов в водохранилище недостаточно. Об этом свидетельствует также состав пищи основной бентосоядной рыбы водохранилища — леща в р. Волге до зарегулирования и в водохранилище. В Волге основную пищу леща составляли личинки хирономид (Панкратова, 1948; Аристовская, 1954), а в водохранилище — низшие ракообразные и грунт (Лукин и др., 1968).

Согласно Г. В. Аристовской (1964), за счет отмирания фитопланктона, зоопланктона и дрейссены в водохранилище будут постепенно накапливаться отложения питательного детрита и органического вещества. Трофичность грунтов повысится и создадутся более благоприятные условия для развития донной фауны и прежде всего для акклиматизированных здесь беспозвоночных — мизид.

Действительно, в последние годы наблюдается повышение общей биомассы бентоса на глубинах, находящихся ниже пятиметровой изобаты, но в основном за счет олигохет. Биомасса личинок хирономид остается очень низкой.

В последующие годы, по-видимому, можно ожидать дальнейшего повышения общей биомассы бентоса в открытой части водохранилища за счет развития олигохет, а в прибрежной — за счет развития каспийских перакарид. В целом же прибрежная зона из-за периодического осушения и разрушительного действия прибоя останется по-прежнему бедной.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. На осушающемся мелководье Куйбышевского водохранилища преобладают открытые участки, подвергающиеся разрушительному действию волн, в результате которого левый берег превратился в обширные песчаные пляжи. Население зоны глубин 1—3 м этого участка очень бедно. Здесь в небольшом количестве встречаются псаммофильные, оксифильные виды хирономид и ракообразных. Их биомасса очень мала и составляет десятки доли грамма на 1 м².

В зоне глубины 5 м происходит частичное отложение детрита и органического вещества, встречается заиленный песок, население становится более разнообразным. Особенно возрастает количество олигохет. За их счет значительно увеличивается общая биомасса, которая в десятки раз превышает общую биомассу бентоса в зоне глубин 1—3 м.

2. На мелководье, частично защищенном островами, условия существования более разнообразны, и поэтому видовой состав населения здесь богаче. Но, поскольку большая часть обнаруженных видов встречается редко, биомасса животных на этом участке обычно не превышает 1 г/м², и только в годы с массовым развитием *Isochaelides newaensis* достигает 5 г/м².

3. В зоне глубин 1—3 м зал. Ахтуши личинки хирономид доминируют над другими донными видами. Особенно многочисленными в годы наблюдений были личинки *Lipiniella arenicola* и личинки рода *Chironomus*.

Общая биомасса этих зон определялась биомассой хирономид и колебалась от 1.7 до 5.78 г/м².

В зоне глубины 5 м роль олигохет заметно повышается, и величина общей биомассы в равной мере определяется биомассой олигохет и хирономид. В 1968 г. общая биомасса бентоса составляла 4.88, а в 1969 г. 1.33 г/м².

4. На мелководье, изолированном от разрушающего действия волн и зарастающем подводной и надводной растительностью, большой процент животных составляют фитофильные виды. Ведущей группой являются личинки хирономид. Биомасса бентоса, как и на мелководье залива, определялась биомассой личинок хирономид и составляла на глубине 1 м 9.5 г/м².

В зоне глубины 5 м наблюдалось сильное заиление грунта и повышение роли пелофильных организмов, особенно олигохет. Биомасса бентоса этой зоны составляла 4.6 г/м².

5. В зоне глубины 10 м влияние сезонных колебаний уровня не ощущается. Независимо от характера грунта прибрежной зоны на этих глубинах преобладают сильно заиленный песок с детритом (иногда со створками дрейссены) и илистые грунты. Население этой зоны представлено пелофильными организмами, обычными для профундали крупных озер и водохранилищ.

Среднегодовые значения биомассы колебались от 1.47 до 3.89 г/м² и на 62—84% определялись биомассой олигохет.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В. 1954. Питание рыб-бентофагов Средней Волги и их пищевые взаимоотношения. Тр. Татар. отд. ВНИОРХ, вып. 7.
- Аристовская Г. В. 1964. Бентос Куйбышевского водохранилища за период с 1960 по 1962 гг. Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ, вып. 10.
- Бородич Н. Д. 1962. О перезимовке донных организмов в грунте спущенных рыбобоводных прудов. Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 3(24).
- Бородич Н. Д., Гавлена Ф. К. 1967. *Paramysis (Mesomysis) intermedia* (Cz.) в приципотоном плесе Куйбышевского водохранилища. Гидробиол. журн., т. 3, № 4.
- Бородич Н. Д., Гавлена Ф. К. 1968. Распространение мизид в Куйбышевском водохранилище. Первая конф. по изуч. водоемов басс. Волги (тез. докл.).
- Бузакова А. М. 1966. Распределение микрозообентоса и придонного зоопланктона по биотопам Днепровского (Левинского) водохранилища. Гидробиол. журн., т. 2.
- Герд С. В. 1949. Биоценозы нижней литорали озер Карелии и их значение в питании рыб. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН, вып. 2.
- Грезе В. Н. 1960. Холодостойкость литоральной фауны Камского водохранилища и его биологическая продуктивность. Зоол. ж., т. 49, вып. 12.
- Жалин В. И. 1948. Донная фауна Волги от Свиная до Жигулей и ее возможные изменения. Тр. Зоол. инст., т. 8, вып. 3.
- Егерева И. В. 1960. Материалы по питанию леща, стерляди, густеры и судака в Куйбышевском водохранилище. Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ, вып. 9.
- Егерева И. В. 1964. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Куйбышевского водохранилища. Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ, вып. 10.
- Кирпиченко М. Я. 1962. Изучение биологии моллюска *Dreissena polymorpha* P. в Куйбышевском водохранилище. Тр. зонального совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбхозия, использо. внутр. (пресноводных) водоемов южной зоны СССР. Кишинев.
- Константинов А. С. 1969. Темп формирования донной фауны на вновь заняемых площадях и ее судьба после периодических спадов воды. В сб. Влияние хозяйств. человека на животный мир Саратовского Поволжья. Изд. СГУ, Саратов.
- Лукин А. В. 1960. Состояние запасов и темп роста леща в Куйбышевском водохранилище (по наблюдениям 1958 и 1959 гг.) Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ, вып. 9.
- Лукин А. В. 1964. Рациональное использование кормовых ресурсов крупных водохранилищ — основной путь резкого повышения их рыбопродуктивности. Тр. Татар. отд. ГосНИОРХ, вып. 10.
- Лукин А. В., Иоффе Ц. И., Егерева И. В. 1968. Современное состояние работ по акклиматизации рыб и кормовых животных в Куйбышевском водохранилище. В сб. Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Изд. «Наука», М.
- Ляхов С. М. 1958. О границах распространения каспийских бокоплавов в Волге к началу ее гидротехнической реконструкции. Научн. докл. высшей шк., № 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1947. О систематическом положении *Sorophilum devium* Wudsch. ДАН СССР, т. 56, № 4.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища). Зоол. ж., т. 34, вып. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», АН СССР, т. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Грезе И. И., Василенко С. В. 1969. Отряд амфиподы или разноногие — *Amphipoda*. Опред. фауны Черного и Азовского морей. Изд. «Наукова Думка», Киев.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Ляхов С. М. 1971. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (gammaridae) в бассейне Волги. Зоол. журн., т. 51, вып. 1.

- Панкратова В. Я. 1940. Распределение донной фауны в Верхневолжском водохранилище в связи с искусственным колебанием уровня. Зоол. ж., т. 19, вып. 5.
- Панкратова В. Я. 1948. Материалы по питанию волжских рыб. Тр. ЗИН АН СССР, т. 8, вып. 3.
- Платонова О. П. 1966. Питание бентосоядных рыб Куйбышевского водохранилища. Уч. зап. Казанск. гос. ун-ва, т. 123, кн. 7.
- Себенцов Б. М. и Мейснер С. В. 1947. Рыбоводно-биологические обоснования рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. ВНИПРХ, т. 4.
- Соколов И. И. 1956. Зообентос литорали южной половины Ладожского озера. Тр. Карел. фил. АН СССР, вып. 5.
- Фенюк В. Ф. 1961. Донное население временно затопляемой зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. запов., вып. 7.
- Цыплаков Э. П. 1964. Размерный и возрастной состав леща Куйбышевского водохранилища и изменение его роста в связи с обеспеченностью кормами. Тр. Тат. орд. ГосНИОРХ, вып. 10.
- Цыплаков Э. П. 1966. Биология, сезонное распределение и рыбохозяйственное значение леща Куйбышевского водохранилища. Автореф. дисс.
- Чикова В. М. 1970. Питание окуня в осушной зоне Куйбышевского водохранилища. Вopr. ихтиол., т. 10, вып. 3(62).
- Шаронов И. В. 1968. Динамика численности поколений и рост леща в Куйбышевском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17(20).
- Paterson C. G., Fernando C. H. 1969. The effect of winter drainage on reservoir benthic fauna. *Canad. J. Zool.*, 47, N 4.

СОСТОЯНИЕ ДОННОЙ ФАУНЫ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА НА 32-й ГОД ЕЕ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Экологические условия в Иваньковском водохранилище очень разнообразны. Периодическое обследование его фауны и флоры позволяет глубже оценить общие закономерности формирования населения водохранилищ и учесть последствия воздействия на сообщества растений и животных природных и антропогенных изменений среды.

Изучение состава, распределения и обилия донной фауны Иваньковского водохранилища в 1969 г. производилось на 120 станциях, охватывающих все основные биотопы водоема за пределами изобаты 1 м (рис. 1). Пробы собирались утяжеленным дночерпателем Экмана — Берджа площадью захвата 1/25 м².

В макробентосе Иваньковского водохранилища было найдено 42 вида животных. Это главным образом олигохеты, личинки хирономид и моллюски. Хирономиды представлены преимущественно личинками *Chironomini* — 11 видов, *Tanytarsini* — 4 вида и *Tanytarsinae* — 4 вида. В группу олигохет входят 10 видов из сем. *Tubificidae*, 4 вида сем. *Naididae* и 2 вида сем. *Lumbriculidae*. Из моллюсков преобладают двусторчатые сем. *Sphaeriidae* — 7 видов, сем. *Unionidae* представлено 1 видом.

Основную биомассу, как и в Рыбинском водохранилище, дают тубифицидно-хирономидные сообщества, в которые входят 5 видов хирономид (*Chironomus plumosus plumosus*, *Procladius ferrugineus*, *Pr. choreus*, *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Cr. nigridens* и 4 вида олигохет — *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Isochaetides newaensis*, *Potamothenix hammoniensis*, *P. moldaviensis*).

Состав сообществ донных беспозвоночных на грунтах разного типа следующий (табл. 1).

Серые илы бывшего русла Волги, залегающие в настоящее время в основном на глубинах 9—16 м, заселены довольно постоянной группировкой животных, состоящей из *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Isochaetides newaensis*, *Potamothenix hammoniensis*, *P. moldaviensis*, *Chironomus plumosus plumosus*, *Procladius ferrugineus*, *Pr. choreus*, *Cryptochironomus* gr. *defectus*. Иногда им сопутствуют *Limnodrilus udekemianus*, *L. clapparedanus*, *Endochironomus albipennis*. Преобладающий вид в этом биоценозе — *L. hoffmeisteri*. Очень редок в этом биотопе *Glyptotendipes pappus*. Из моллюсков на серых илах встречены единичные экземпляры сферид — *Pisidium henslowianum*, *P. amnicum*, *Sphaerium solidum*. Только в одном случае была найдена *Dreissena polymorpha*. Таким образом,

Видовой состав донных беспозвоночных на разных грунтах
Иваньковского водохранилища

Названия животных	Серые илы	Серые песчан- стые илы	Или- стые пески	Закле- ные почвы	Пески
<i>Oligochaeta</i>					
<i>Aeolosoma hemprichi</i> Ehrenberg*	—	—	—	—	—
<i>A. guaternarium</i> Ehrenberg	—	—	—	—	—
<i>Stylaria lacustris</i> Lin.*	—	—	+	+	+
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt) *	—	—	—	—	—
<i>Veidovskyella comata</i> (Vejd.) *	—	—	—	—	—
<i>V. intermedia</i> (Bretch.) *	—	—	—	—	—
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem) *	—	—	—	—	—
<i>Nais communis</i> Piguet *	—	—	—	—	—
<i>N. barbata</i> Müller *	—	—	—	—	—
<i>N. pseudobutusa</i> Piguet *	—	—	—	—	—
<i>N. variabilis</i> Piguet *	—	—	—	—	—
<i>N. elinguis</i> Müller *	—	—	—	—	—
<i>N. simplex</i> Piguet *	—	—	—	—	—
<i>Ophidonais serpentina</i> (Müller) *	—	—	+	—	—
<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruith.) *	—	—	—	—	—
<i>Ch. diaphanus</i> (Gruith.) *	—	—	+	—	—
<i>Ch. limnaei</i> Baer	—	—	—	—	—
<i>Specaria josinae</i> (Vejd.)	—	—	—	—	—
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretsch.	—	—	—	—	+
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	—	—	+	+	—
<i>L. claparedaeunus</i> Ratzel	—	—	+	—	+
<i>L. udekemianus</i> Clap.	+	+	—	—	—
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Mich.)	—	—	—	—	—
<i>Potamothrix moldaviensis</i> (Vejd. et Mr.)	—	—	—	—	—
<i>Psammoreglodes barbatus</i> (Grube)	—	—	—	—	—
<i>P. albicola</i> (Mich.)	—	—	—	—	—
<i>Peloscotex ferox</i> (Eisen)	—	—	+	+	+
<i>Isochaetides newaensis</i> (Mich.)	—	+	—	—	—
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müll.)	—	—	—	+	+
<i>Rhynchelmis limosella</i> Hoffm.	—	—	—	+	—
Mollusca					
<i>Pisidium moitessierianum</i> Lalad.	—	—	+	—	—
<i>P. amnicum</i> (Müll.)	+	+	—	—	—
<i>P. henslowianum</i> (Sheppard)	+	+	—	—	+
<i>P. casertanum</i> (Poli)	—	—	—	—	—
<i>Sphaerium solidum</i> (Norm.)	—	—	—	—	—
<i>S. scaldianum</i> (Norm.)	—	—	—	—	—
<i>S. corneum</i> (L.)	—	—	—	—	—

Названия животных	Серые илы	Серые песчанистые илы	Илистые пески	Зиленые почвы	Пески
<i>Unio pictorum</i> (L.)	—	—	—	—	—
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	—	+	—	—	—
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	+	—	—	—	—
Chironomidae					
<i>Chironomus plumosus</i> Lenz.	+	+	+	+	+
<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	+	+	+	+	—
<i>P. nigroventris</i> Kieff.	+	+	+	+	—
<i>P. choreus</i> Mg. defectus	—	—	—	—	—
<i>Cryptochironomus</i> gr. Kieff.	+	+	+	+	—
<i>C. ussouriensis</i> Goelgh.	+	—	+	—	—
<i>Harnischia fuscimana</i> Kieff.	—	—	+	—	—
<i>Parachironomus</i> gr. <i>pararostratus</i> Lenz.	—	+	+	—	—
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> Kieff.	—	+	+	—	—
<i>G. paripes</i> Edw.	+	—	+	—	—
<i>Einfeldia carbonaria</i> Mg.	—	—	+	—	—
<i>Tanytus punctipennis</i> Mg.	—	—	+	—	—
<i>Polypedium scalaenum</i> Schr.	—	+	+	—	—
<i>Tanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> v. d. Wulp.	—	+	+	—	—
<i>T. gr. lobatifrons</i> Kieff.	—	—	+	—	—
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	—	—	+	—	—
<i>Pentapedilum exsectum</i> Kieff.	+	—	+	—	—
<i>Potthastia longimana</i> (Kieff)	—	+	+	—	+
<i>Psectrocladius</i> gr. <i>psilopterus</i> Kieff.	—	—	—	—	+

* Виды сем. Naididae и Aeolosomatidae, приведенные в списке олигохет, были обнаружены в различных зарослях (рдесты, нитчатки, элодея, лягушатник, осока, ряска, рогоз, стрелолист, камыш) побережья Иваньковского водохранилища.
 — отсутствие животного в пробе.
 + наличие животного в пробе.

количество видов здесь невелико, а их состав постоянен и характерен для серых илов всех плёсов водохранилища. Всего на серых илах было обнаружено 7 видов хирономид, 5 видов олигохет и 4 вида моллюсков.

Серые песчанистые илы, преобладающие на глубинах от 5 до 9 м (бывшие пойменные участки водоема), по составу фауны очень близки к серым илам русел. Основное ядро биоценозов представлено здесь теми же видами, что и на серых илах. Но преобладающая роль принадлежит *Isochaetides newaensis*. Довольно часто встречаются также *Psammoryctides barbatus*, *Tanytarsus* gr. *mancus*, *Cryptochironomus* gr. *defectus* и реже сфериды — *Pisidium henslowianum*, *P. cosertanum*, *Sphaerium corneum*, *S. solidum*, *Viviparus*, *viviparus*. Всего на биотопе обитает 9 видов хирономид, 7 видов олигохет и 7 видов моллюсков.

На илистых песках более мелководных участков водоема (глубина залегания 1—3 м) встречено 18 видов хирономид, из которых в большом количестве и почти на всех станциях обнаружены *Chironomus plumosus*,

виды рода *Procladius*, а также *Cryptochironomus nigridens*, *Tanytarsus gr. manceus*, *T. gr. lobatifrons*, *Parachironomus*, *gr. pararostratus*, *Glyptotendipes gripecoveni*, *G. paripes*. Реже встречались *Diamesa campestris*, *Polypedium gr. scalenum*, *Pentapedium exsectum*. Среди 14 видов олигохет здесь обитают представители семейств *Naididae* и *Lumbriculidae*, а из тубифицид, кроме основного комплекса видов, характерных для серых и серых песчанистых илов, повсеместны на мелководных участках *Pelosclex ferox*, *Psammoryctides albicola* и *Aulodrilus limnobius*. Наиболее часто *Ophidonais serpentina*, *Stylaria lacustris*. Люмбрикулиды — *Lumbriculus variegatus* и *Stylodrilus heringianus* — встречаются реже. Сферииды — *Pisidium amnicum*, *P. moitesserianum* — встречаются единичными экземплярами и далеко не на каждой станции. За пределами 1 м глубины илистые пески заселены в основном тубифицидами, главным образом *Isochaetides newaensis*, которого особенно много в бывшем русле Волги. Не менее часто встречаются *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *P. moldaviensis* и *Psammoryctides barbatus*. Личинки хирономид на песчаных грунтах Верхне-Волжского плёса представлены преимущественно теми же видами, которые населяют и другие грунты водохранилища, заиленные в большей степени — *Chironomus plumosus*, виды родов *Procladius* и *Cryptochironomus*. Среди моллюсков обнаружено только два вида сферийд — *Pisidium amnicum* и *P. moitesserianum*.

Чистые пески, наиболее часто встречающиеся в Верхне-Волжском плёсе очень бедны по видовому составу и по обилию донных животных. Здесь были найдены 4 вида олигохет: *Isochaetides newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Psammoryctides barbatus*, *Specaria josinae* и один вид хирономид — *Chironomus plumosus*.

Заиленные почвы (с толщиной наилка от 1 до 10 см) несколько разнообразнее по видовому составу и обилию, чем пески. Олигохеты здесь представлены видами, характерными для почв в других равнинных водохранилищах (Поддубная, 1965): *Psammoryctides barbatus*, *P. albicola*, *Pelosclex ferox*, *Lumbriculus variegatus*, *Rhynchelmis limosella*, эврибионтный *Limnodrilus hoffmeisteri*. Обитают на этих грунтах и хирономиды — *Einfeldia carbonaria*, *Psectrocladius psilopterus*, *Chironomus plumosus*.

Таким образом, наибольшее видовое разнообразие донной фауны наблюдается в открытых плёсах Иваньковского водохранилища на илистых песках (37 видов) и серых песчанистых илах (23 вида). Доминирующую группу серых илов в Иваньковском и Нижне-Волжском плёсах водохранилища образуют тубифициды, среди которых *Limnodrilus hoffmeisteri* составляет 60%, а местами 90% от общей биомассы бентоса (табл. 2). В Шошинском плёсе основа биомассы серых илов состоит из личинок хирономид, в первую очередь *Chironomus plumosus*.

Серые песчанистые илы Иваньковского и Нижне-Волжского плёсов также заселены в основном тубифицидами, с преобладанием *Isochaetides newaensis*, а в Шошинском плёсе на таких же илах первое место занимает *Chironomus plumosus*. На илистых песках биомасса заметно меньше, видовое разнообразие больше, но ведущих форм в биоценозе нет. Общая биомасса бентоса на чистых (незаиленных) песках в зависимости от гранулометрического состава песков колеблется от 2.4 г/м² на мелкозернистых песках до 0.5 г/м² на крупнозернистых. Основу биомассы везде создают олигохеты. На крупном песке встречаются пиявки.

В биоценозах на заиленных почвах, так же как на илистых песках, нет отчетливо выраженных доминирующих видов. Биомасса бентоса колеблется в разных плёсах в зависимости от мощности и качества наилка в широких пределах — от 1.4 до 8.7 г/м². Основу биомассы на всех

Средняя биомасса (г/м²) основных групп макробентоса в 1969 г.

Группа животных	Иваньковский плёс				Нижне-Волжский плёс				Шошинский плёс				Верхне-Волжский плёс	
	серые илы	серые песчанистые илы	илистые пески	заиленные почвы	серые илы	серые песчанистые илы	илистые пески	серые илы	серые песчанистые илы	илистые пески	заиленные почвы	илистые пески	илистые пески	пески
Хирономиды . . .	2.0	1.8	0.5	0.9	3.0	0.4	0.4	17.6	13.5	19.6	7.1	0.1	0.5	
Олигохеты . . .	6.3	2.7	1.8	0.5	12.0	9.3	4.5	4.1	6.0	3.4	1.4	6.3	2.0	
Моллюски . . .	0.3	0.4	0.1	0.05	0.1	0.3	0.2	0.3	0.5	0.4	—	—	—	
Прочие . . .	0.2	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	0.2	—	0.2	
Общая	8.8	5.0	2.4	1.45	15.1	10.0	5.1	22.0	20.0	23.4	8.7	6.4	2.7	

* Знак „—“ отсутствие животных в пробе.

биотопах во всех плесах водохранилища, кроме наиболее мелководного и самого зарастающего Шошинского, составляют олигохеты. В целом для водохранилища средняя биомасса бентоса по данным съемок 1969 г. составляет на серых илах 15.3 г/м², илистопесчаных серых илах — 11.6, заиленных песках — 10.0, заиленных почвах — 4.5 и на песках — 2.7 г/м².

По данным грунтовой съемки 1957 г. (Курдин, 1961), песчанистые серые и серые илы занимали от общей площади водохранилища 45%, отложения из макрофитов — 4, пески и илистые пески — 10 и почвы (заболоченные, разбухшие, обнаженные) — 4%. Основные запасы продуктивных илов находились в нижних частях Шошинского, Нижне-Волжского и Иваньковского плёсов (рис. 1).

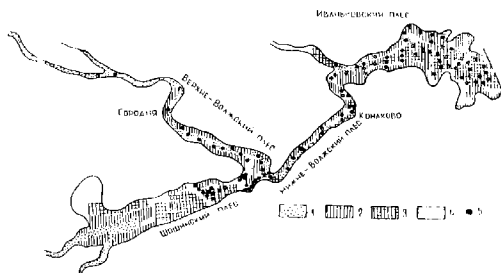


Рис. 1. Схема распределения основных типов грунтов Иваньковского водохранилища (по : Курдин, 1961).

1 — песок и илистый песок, 2 — почвы (разбухшие, обнаженные, заболоченные), 3 — песчанистый серый и серый ил, 4 — отложения из макрофитов, 5 — места взятия бентосных проб.

В последние годы местоположение основных иловых массивов не изменилось, но довольно интенсивно идет заиление песков и почв, особенно в Иваньковском и в низовьях Верхне-Волжского плёсов. После сооружения Конаковской ГРЭС на побережье Иваньковского плёса в результате забора природных и сброса теплых вод изменился режим течений в нижней части Волжского и в верховьях Иваньковского плёсов, в связи с чем началось перераспределение иловых отложений.

Продуктивные илы, залегающие на разных участках водохранилища, отличаются высоким содержанием легкоусвояемого органического вещества. Так, общего азота в илах Иваньковского водохранилища в 2—2,5 раза больше, чем в таких же илах Рыбинского, хотя по содержанию общего органического вещества они различаются мало (8,2 и 10,5 сухого веса). На богатых органикой вторичных песчанистых серых и серых илах, залегающих по бывшему руслу Волжского и Иваньковского плёсов (особенно в нижней части Волжского), биомасса бентоса свыше 10 г/м^2 , достигая на отдельных участках (рис. 2) 26 г/м^2 . Максимальное обилие донных беспозвоночных обнаружено, однако, в мелководном Шошинском

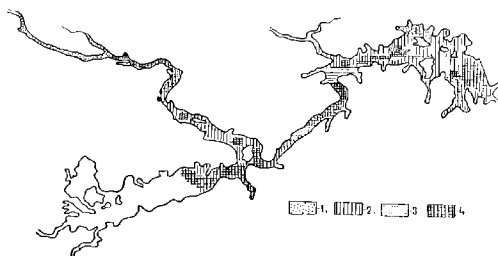


Рис. 2. Распределение общей биомассы бентоса в весенне-летний период в 1969 г.

1 — биомасса ниже 1 г/м^2 , 2 — биомасса от 1 до 5 г/м^2 , 3 — биомасса от 5 до 10 г/м^2 , 4 — биомасса выше 10 г/м^2

плёсе, где в отложениях макрофитов биомасса в отдельных пробах достигает 34 г/м^2 , но площади, занятые в водохранилище этим биотопом, невелики. Биомасса от 5 до 10 г/м^2 отмечается на песчанистых серых илах с меньшим содержанием легкоусвояемого органического вещества на бывших пойменных участках в Волжском и в Иваньковском плёсах. Биотопы с биомассой бентоса от 1 до 5 г/м^2 сосредоточены в верхней части Волжского плёса на илистых песках и на участках Иваньковского плёса, расположенных вблизи размываемых подводных склонов и берегов. Грунты здесь обогащаются минеральными частицами и бедны органическим веществом (Курдин, 1961). Наименее богатые донной фауной участки, на которых биомасса колеблется от 0,1 до 1 г/м^2 , находятся в верхней части Волжского плёса на песках и в Иваньковском плёсе на разбухших и заболоченных почвах. Основные запасы хирономид сосредоточены в нижней части Шошинского и в предплотинном участке Иваньковского плёсов (рис. 3), а олигохет больше всего в низовьях Шошинского, в Верхне- и Нижне-Волжских плёсах и в верхней суженной части Иваньковского плёса (рис. 4). Средняя биомасса бентоса и соотношение различных групп животных по весу в каждом из плёсов приведены в табл. 3.

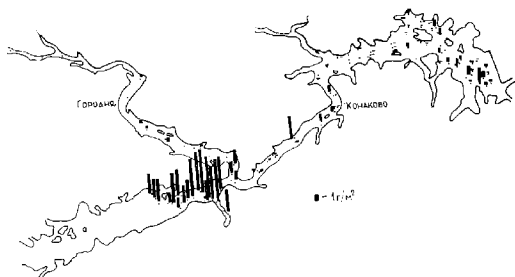


Рис. 3. Распределение биомассы личинок хирономид в весенне-летний период 1969 г. Высота столбца пропорциональна биомассе.

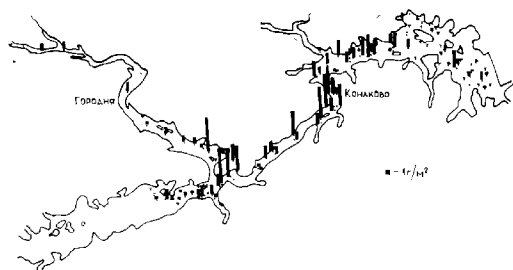


Рис. 4. Распределение биомассы олигохет в весенне-летний период 1969 г. Высота столбца пропорциональна биомассе.

Таблица 3

Средняя биомасса бентоса в Иваньковском водохранилище

Группа животных	Верхне-Волжский плёс		Нижне-Волжский плёс		Иваньковский плёс		Шошинский плёс	
	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%
Хирономиды . . .	1.1	21.0	2.1	16.3	3.4	34	15.6	83.0
Олигохеты . . .	4.0	76.2	10.6	82.0	6.3	63	3.1	16.5
Моллюски	0.1	1.9	0.3	1.7	0.3	3	0.1	0.5
Прочие	0.05	1.0	—	—	—	—	—	—
Всего . . .	5.25	100	13.0	100	10.0	100	18.8	100

Многолетние изменения средней биомассы бентоса в Ивановском водохранилище в г/м²

Группа животных	По Мейснер, Себенцов и др., 1937	По Фенюк, 1953	По Фенюк, 1955	По Фенюк, 1956	Наши данные, 1969
Хирономиды	10.9	3.2	4.9	5.4	5.5
Олигохеты	0.9	1.3	1.1	2.2	6.0
Моллюски	1.6	4.2	2.8	1.9	0.2
Прочие	0.9	0.07	0.1	0.7	0.1
Всего	14.3	8.9	9.1	10.3	11.8

Сравним съемку 1969 г. с проведенными ранее. Бентос водохранилища исследовался в первые два года его существования (Себенцов и др., 1940), в 1953, 1955 и 1956 гг. (Фенюк, 1959) и в 1967 г. (Поддубная, 1971). Несмотря на относительную неполноту предыдущих обследований, сравнение их с последними данными представляет несомненный интерес, так как позволяет поэтапно оценить основные изменения в бентосе водохранилища и связать их с изменениями физико-химических условий. Из табл. 4 можно видеть, что средняя биомасса бентоса за истекшие годы существенных изменений не претерпела, хотя заметно ее некоторое снижение после характерного для первых лет подъема (Мордухай-Болтовской, 1961) и постепенное увеличение в последнее время. Сильнее изменилось соотношение отдельных групп животных. В первые два года существования водохранилища резко преобладали хирономиды (главным образом личинки *Chironomus* и *Glyptotendipes*, составляющие 75% общей биомассы). Вспышка их численности здесь, как и в других равнинных водохранилищах, объясняется, видимо, опосредованно насекомыми быстро заселять с воздуха впервые заливаемые участки суши (Фенюк, 1949; Мордухай-Болтовской и Гуныко, 1959). Олигохеты составляли в бентосе по весу немногим больше 7%, а моллюски 11%. Относительно высока была в первые годы биомасса прочих видов (пиявки, кулициды, водяной ослик и др.).

На 16-й год существования водохранилища при общем снижении биомассы в 1.5 раза удельный вес хирономид уменьшился более чем в 3 раза, несколько увеличилась биомасса олигохет, а у моллюсков она оказалась значительно выше, чем была при первом обследовании. Животные других групп почти полностью отсутствовали. В последующий период столь резких изменений в фауне хирономид уже не наблюдалось: с 1956 г. их биомасса остается практически на одном уровне, в то время как биомасса олигохет возросла в 4 раза. Моллюски после вспышки в 1953 г. очень резко уменьшились в численности и биомассе. Не увеличилась последняя и у прочих видов. Эти изменения происходили в разных плёсах водохранилища по-разному (табл. 5).

В русловом Верхне-Волжском плёсе, сильно загрязненном сточными водами и бедном илами, общая биомасса бентоса за последние 13—14 лет не изменилась, но доля хирономид в ней стала несколько ниже, у моллюсков заметно уменьшилась, а у олигохет увеличилась. В озеровидном Шошинском плёсе, хорошо обогащаемом автохтонным органическим ве-

Изменения многолетней биомассы бентоса по плесам водохранилища, г/м²

Группа животных	Верхне-Волжский плёс			Нижне-Волжский плёс			Иваньковский плёс			Шошинский плёс		
	1955	1956	1969	1955	1956	1969	1955	1956	1969	1955	1956	1969
Хирономиды	1.5	1.5	1.1	1.7	0.3	2.1	12.4	4.8	3.4	7.0	8.8	15.6
Олигохеты	1.2	2.0	4.0	0.9	1.8	10.6	2.7	2.9	6.3	0.5	1.3	3.1
Моллюски	1.9	0.5	0.1	3.0	2.6	0.3	1.5	1.5	0.3	3.8	2.6	0.1
Прочие . .	0.05	0.2	—	0.05	0.01	—	1.01	1.1	0.1	0.3	0.4	0.1
Всего . . .	4.7	4.3	5.2	5.7	4.7	13.0	16.7	10.3	10.1	11.6	13.1	18.9

ществом растительного происхождения и меньше других загрязненным сточными водами, резко возросла биомасса хирономид и менее значительно — олигохет. Очень сильно (более чем в 3 раза) снизилась биомасса моллюсков и в 3 раза прочих видов. В интенсивно заливаемом Нижне-Волжском плёсе, принимающем в себя сток Верхне-Волжского и Шошинского плёсов, общая биомасса возросла в 2 раза за счет резкого увеличения биомассы олигохет и небольшого прироста хирономид. Одновременно здесь столь же резко упала биомасса моллюсков. В Нижне-Иваньковском плёсе, где отмечается активная седиментация взвесей, существует боковое поступление сточных промышленных, бытовых и подогретых вод. В результате здесь несколько снизилась биомасса хирономид и более значительно — моллюсков. Биомасса же олигохет, как и в других плёсах, увеличилась в 2 раза. Общая биомасса бентоса осталась на прежнем уровне. Рекогносцировочное обследование донной фауны Иваньковского плёса в 1967 г. на участке воздействия вод Конаковской ГРЭС протяженностью около 20 км показало, что сброс подогретых вод не повлек за собой сколько-нибудь резких изменений в видовом составе донной фауны. Вместе с тем повышение температуры придонных слоев воды и грунта в среднем на 7° на значительной части акватории плёса в зимний и ранне-весенний период привело к сдвигу сроков размножения у тубифицид и сроков вылета имаго у хирономид. Указанные процессы наступают здесь теперь на месяц раньше. По этой причине у массовой формы тубифицид — *Limnodrilus hoffmeisteri* — появилась дополнительная генерация, вследствие чего в 1967 г. осенью общая численность популяции несколько увеличилась. В связи с увеличившимся в 1968—1969 гг. расходом сбросных вод ГРЭС (до 50 см³/сек) обследование донной фауны в зоне теплого потока было продолжено. Полученные материалы подтвердили общую картину динамики популяций *Limnodrilus hoffmeisteri* и позволили установить, что численность и биомасса этого вида стали в два раза большими: на серых илах средняя биомасса возросла с 6 до 12 г/м², а на песчанистых серых илах с 4.0 до 8.1 г/м².

Общие и локальные изменения состава, численности и биомассы донных беспозвоночных Иваньковского водохранилища за 32 года его существования — реакция на воздействие двух групп факторов, связанных с процессом естественного формирования физико-химического режима водоема и с возрастающим загрязнением водохранилища сточными водами различного типа.

Воздействие на донную фауну первой группы факторов возникает вследствие геохимического преобразования ложа водохранилища (низелировка дна, размыв и перераспределение наносов, заиливание песков, илов и др.), формирования прибрежной зарослевой зоны и накопления в илах органического вещества (Курдин, 1961). Этим процессом определяются основные изменения в составе бентоса — увеличение численности и биомассы олигохет илоедов и уменьшение обилия моллюсков. Олигохеты в целом и особенно тубифициды, добывающие себе пищу под поверхность грунта в результате ежегодного приноса в водоем примерно 158 тыс. т аллювиальных наносов, служащих основным материалом для образования серых песчаных илов (Зиминова, 1959), оказываются в условиях высокой обеспеченности пищей. Наличие достаточного количества пищи на обширных по площади биотопах, пригодных как физический субстрат для заселения олигохетами, — главная причина увеличения их численности и биомассы в водохранилище. Обеднение видового состава и уменьшение количества моллюсков — следствие общей сукцессии речной малакофауны в водохранилищах под влиянием заноса значительных площадей дна минеральными взвешью, лишаящими пищи сфебрид, питающихся органическим веществом на поверхности грунта (Митропольский, 1970), и результат сокращения при замедленном стоке количества седиментирующих органических взвесей, необходимых для питающихся моллюсков-фильтраторов. Совершенно очевидно, что наблюдающееся сейчас увеличение численности хирономид и сохранение ими ведущей роли в донных биоценозах Шошинского и на некоторых мелководных участках Иваньковского плёсов связано с улучшением условий питания личинок в результате обилия детрита, поступающего из литорали при разложении высшей водной растительности. Этого увеличения не происходит на других биотопах, где условия питания не улучшаются.

Вторая группа факторов, связанных с все возрастающим сбросом в водохранилище сточных вод, оказывает на донную фауну локальное воздействие. Основной сброс вод промышленных и бытовых предприятий производится в Верхне-Волжский плёс водохранилища (г. Калинин). По данным С. М. Драчева и Л. А. Калининой (1969), Л. А. Калининой (1969) и В. Е. Синельникова (1970), промышленные и городские стоки г. Калинина служат постоянным источником загрязнения Волжского плёса. Для этих стоков характерно высокое содержание аммонийного азота (71.3 мг/л), цинка (21.6 мг/л), меди (1.0 мг/л), битуменов (3.4—7.5 мг на грамм сухого яла). Однако во вторичных грунтах Волжского плёса на 30—40 км ниже г. Калинина концентрация указанных веществ значительно меньше. Процессы самоочищения проходят в Верхне-Волжском плёсе достаточно интенсивно. Сток в Иваньковский плёс другого крупного города — Конаково — не вносит в водоем металлов, а его бытовые сточные воды проходят полную биологическую очистку (Калинина, 1969). Таким образом, загрязнения стока не повлекли за собой резких изменений в составе и обилии хирономид и олигохет. Моллюски, видимо, более чувствительны к повышению концентрации посторонних веществ (Митропольский, 1970). При съемках 1969 г. в загрязненных районах встречено только 2 из 7 обитающих в водохранилище видов моллюсков. Сброс вод Конаковской ГРЭС других изменений, кроме увеличения числа генераций у тубифицид, за собой не повлек (Поддубная, 1971).

Драчев С. М. и Калинин Л. А. 1960. О влиянии бытовых и промышленных стоков на содержание связанного азота в водохранилищах Верхней Волги. Матер. к совещ. по прогнозированию содерж. биоген. элементов и органич. вещества в водохр. Рыбинск. Изд. Инст. биол. внутр. вод АН СССР.

Зимникова Н. А. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Ивановского водохранилища за 1951—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2(5).

Калинина Л. А. 1969. Содержание цинка и меди в воде Верхней Волги. Матер. совещ. по прогнозированию содерж. биоген. элементов и органич. вещества в водохр. Рыбинск. Изд. Инст. биол. внутр. вод АН СССР.

Курдил В. П. 1961. Грунты Ивановского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 4(7).

Митропольский В. И. 1970. Особенности биологии сфинрид Верхне-Волжских водохранилищ. Автореф. дисс.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 4(7).

Мордухай-Болтовской Ф. Д. и Гунько А. Ф. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 2(5).

Поддубная Т. Л. 1971. Донная фауна Ивановского водохранилища в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 21(24).

Поддубная Т. Л. 1965. Формирование фауны тубифицид и их распределение в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 8(11).

Себенцов Б. М., Биск Д. И., Мейснер Е. В. 1940. Режим и рыба Ивановского водохранилища в первые два года его существования. Тр. Воронежского отд. Всеросс. научн.-иссл. Инст. прудов. рыбн. хоз., I, III, вып. 2. Воронеж.

Синельников В. Е. 1970. К оценке загрязнения Ивановского водохранилища битумоидами. В сб.: Органич. вещество и элементы гидр. режима Волжских водохр., 23(26). Изд. АН СССР, М.—Л.

Фенюк В. Ф. 1959. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 1(4).

Фенюк В. Ф. 1949. Состав и распределение бентоса в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. Научно-методические зап. Главн. управ. по делам заповедника, вып. XIII. Изд. Главн. управ. по заповедникам, М.

З. Н. ЧИРКОВА

МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ ВИДОВ РОДА *ILYOCRYPTUS* (CLADOCERA, MACROTHRICIDAE)

Илиокрипты — обитатели дна. Они заселяют верхний слой грунта — наилот, но могут проникать и в его толщу до 20 см. По образу жизни и способу передвижения бентосные кладоперы резко отличаются от планктонных.

Представлялось интересным изучить структуру раковины видов рода *Ilyocryptus* — *I. sordidus*, *I. agilis*, *I. acutifrons* и *I. cornutus* в связи с особенностями их экологии.

РАКОВИНА

Тело бентосных ветвистоусых ракообразных — макротрицид и хидорид — покрыто хитинизированной раковинной с выростами различной формы и размеров, предохраняющей тело животного от повреждений о твердые субстраты грунта. У видов и их вариантов рода *Ilyocryptus* — *I. sordidus*, а также *I. sordidus* var. *denticulatus* (Delachaux, 1918), *I. sordidus* var. *sarsi* (Stingelin, 1914, 1915), *I. spinifer* (Brooks, 1966), *I. halyi* (Brady, 1886), *I. brevidentatus* (Ekman, 1905), *I. verrucosus* (Daday, 1905) (из сем. *Macrothricidae*), а также *Monospilus dispar* и *Acroperus elongatus* (из сем. *Chydoridae*) раковина состоит из отдельных линейных створок и, вследствие этого как бы исчерчена концентрическими линиями; некоторые авторы используют наличие концентрических линий на раковине в качестве диагностического признака в определительной таблице видов рода *Ilyocryptus* (Sars, 1861; 1888; Lilljeborg, 1900; Romijn, 1919; Scourfield a. Harding, 1941; Sramek-Husek, 1962; Мануйлова, 1964; Brooks, 1966). Описания образования раковины партеногенетических самок, состоящей из отдельных линейных створок, в литературе нет. Строение раковины гамогенетических самок не описано. По внешнему облику особи одно- и двуполого размножения илиокриптов некоторых видов существенно различаются между собой.

Строение раковины, образующейся при неполной линьке рачка, изучалось нами у *I. sordidus*, представляющего собой типичный вид этого рода. При линьке животного обновляются только покровы конечностей и постабдомена, а сброшенные створки остаются и наслаиваются одна на другую в виде пластин концентрической формы (рис. 1, а). По количеству створок можно судить о числе линек. У самок, которые в течение жизни размножаются только партеногенетически, полной линьки не бывает. У таких особей из Рыбинского водохранилища максимальное

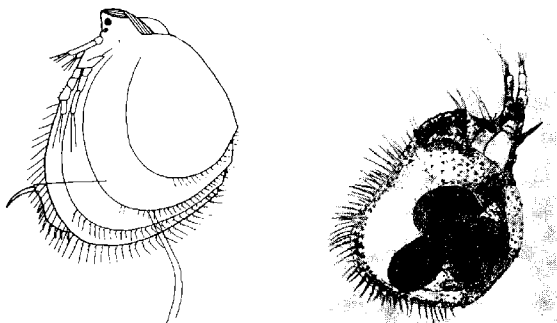


Рис. 1. *I. sordidus*
а — партеногенетическая самка, б — гамогенетическая самка

количество необрошенных при линьке створок составляло девятнадцать и их раковина была особенно массивна. *I. sordidus* от рождения до половозрелого состояния претерпевает четыре линьки: первая при длине около 0.35 мм, вторая — около 0.40 мм, третья — примерно 0.50 мм и четвертая при длине около 0.60 мм. В дальнейшем линька бывает перед каждым отрождением молоди. Поэтому по числу линечных створок на раковине за вычетом четырех из них можно судить о количестве пометов. Однако у старых самок линьки могут происходить без отрождения молоди некоторых последних пометов, а при недостатке пищи бывают многочисленные линьки без выхода яиц в выводковую камеру. При ухудшении условий обитания в аквариумах (ил, содержащий сероводород, температура воды выше 22°) рачки могут обрасывать всю раковину, реже — отдельные створки.

Рост раковины *I. sordidus* происходит в течение всей жизни. Даже у очень старых самок (длиной 0.95—1.00 мм) любая из предыдущих линечных створок меньше последующей. У яйцекладущих особей при снижении роста расстояние между линечными створками на раковине уменьшается.

Полная линька партеногенетических самок бывает перед переходом их к двуполому размножению (рис. 1, б). На мягких илистых грунтах самка при линьке сбрасывает всю раковину сразу. В аквариуме с твердым грунтом (песком) линька животного протекает медленно: рачок сбрасывает сначала верхние, а затем нижние створки, иногда по две-три вместе или каждую в отдельности.

Раковина гамогенетических самок участвует в образовании эфиппия. В период между откладками эфиппиев (первого, второго и третьего) у гамогенетических самок могут быть одна — две неполных линьки (в результате которых образуются двух — трехслойная раковина) и последующая за ними полная линька. В лабораторных условиях линьки, происходящие в периоды между откладками эфиппиев, обычно наблюдались при плохом питании рачков, когда созревание латентных яиц за-

тягивалось. У самок, которые переходят от гамогенеза к однополому размножению, раковина вновь утолщается за счет ряда неполных линек. Обычно их бывает не больше двух — трех по количеству пометов. У самок, сменявших способ размножения на партеногенетический, такие линейчатые створки на раковине можно различить по их размерам, соответствующим размерам взрослых половозрелых партеногенетических особей, — больше 0.5—0.6 мм. В Рыбинском водохранилище рачки с такой раковиной встречаются крайне редко, но в лабораторных условиях это явление обычное.

У особей другого вида рода *Hyocryptus* — *I. cornutus* — хитиновые образования на раковине имеют форму рога (рис. 2). Роговидный вырост есть на каждой из створок в передней части. Форма и величина рога изменчивы, и даже у одной и той же особи правый и левый рог слегка различаются между собой. Концы их острые, опущены вниз — назад или же загнуты в стороны. Размер роговидного хитинового выроста у молодых бестей длинный 0.45—0.5 мм составляет 0.05 мм (около 10%) и в связи с ростом рачка до 0.8—0.9 мм увеличивается до 0.1 мм (до 15% длины створок). Угол наклона рога к поверхности раковины составляет около 45°. Рог и прилегающая к нему наиболее выпуклая часть раковины испытывают основное давление грунта при движении рачка вперед.

После оплодотворения у самок рода *Hyocryptus* форма раковины изменяется до неправильно четырехугольной за счет выпрямления дорсальной стороны (рис. 1, в; рис. 3). Эластичный лигамент сильно разрастается, а снаружи покрывается хитином. Выпуклая часть створок утолщается за счет хитина и хитиновых структур. Поэтому внешний облик самок *I. sordidus*, *I. agilis* и *I. cornutus* сильно изменяется. Характер хитиновых образований на раковине различен у отдельных видов и по ним можно определить видовую принадлежность животного (а также эфиппия).

Перистые щетинки (рис. 4) покрывают вентральные края створок. Они направлены несколько медиально и таким образом предохраняют

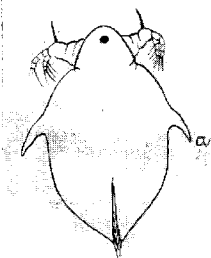


Рис. 2. *I. cornutus* — партеногенетическая самка
а — хитиновый вырост в виде рога

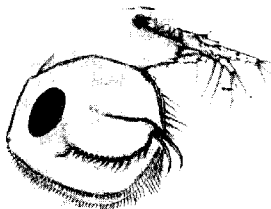


Рис. 3. *I. acutifrons* — гамогенетическая самка

прилегающую к ним полость тела от попадания ила и засорения фильтрационного аппарата. Щетинки двусторонне оперены. Их длина составляет около 0.1 мм (до 20% длины тела). У *I. acutifrons* размер щетинок уменьшается до 0.02 мм в направлении от вентральной части раковины к ее верхнепереднему углу.

Ветвистые щетинки представляют собой своеобразные структуры, расположенные по заднему краю створок и отсутствующие у других кладоцер. Ветвистые щетинки *I. sordidus*, *I. agilis* и *I. cornutus* построены по одному плану: от основного тонкого ствола, суживающегося от основания к вершине, отходят несколько ответвлений. Количество ответвлений на щетинках различно у илиокриптов каждого вида: у *I. sordidus* колеблется от трех до восьми, *I. agilis* — от одного до двух, и *I. cornutus* — от двух до шести (рис. 5, а, б: рис. 6). У *I. acutifrons* щетинки имеют иное строение: каждая из щетинок состоит из короткого толстого ствола, от которого отходят ответвления в количестве от 6 до 11 (рис. 7).



Рис. 4. Перистые щетинки на краях раковины илиокриптов палеарктических видов

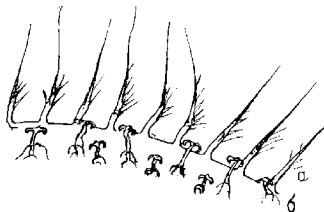


Рис. 5. Ветвистые щетинки (а) и хитиновые выросты (б) на раковине *I. sordidus*

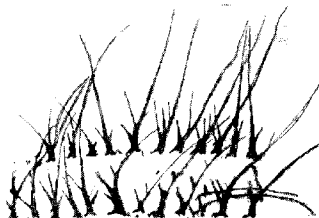


Рис. 6. Ветвистые щетинки на краях раковины *I. cornutus*

Ответвлений меньше на ветвистых щетинках, граничащих с перистыми. У *I. sordidus* и *I. cornutus* ветвистые щетинки развиты наиболее сильно. Ответвления в основании их щетинок направлены несколько всеообразно в стороны — вниз; щетинки же как бы отогнуты в стороны током отфильтрованной воды, выбрасываемой из раковины. У *I. sordidus* ветвистые щетинки на краях линечных створок сохраняются; при этом щетинки каждой предыдущей линечной створки концентрическими рядами



Рис. 7. Ветвистые щетинки на краях раковины *I. acutifrons*

накладываются на поверхность последующей линечной створки и образуют сложную сеть переплетений. На передневерхней части щетинки могут обламываться при трении о грунт или же о щетинки антенн II во время каждого кругового взмаха, осуществляемого при передвижении рачка. Они сохраняются полностью только на первой и второй линечных створках, образуя как бы «воротник» около головы рачка, а также на последней, расположенной за пределами скольжения по ним антенн II (длина антенн II составляет около $\frac{2}{3}$ длины створок). Антенны II очищают передневерхнюю часть раковины от ила, в то время как между рядами щетинок на задней и нижней ее частях забиты детритом.

Детрит на раковине и ветвистых щетинках присутствует постоянно, рачок носит его в течение всей жизни. У *I. sordidus* увеличение веса иловых частиц на раковине пропорционально росту, т. е. количеству линечных створок. Особенно много ила оседает на густом сплетении ветвистых щетинок задней части раковины. Здесь детрит может достигать высоты, равной половине длины раковины. В связи с этим у взрослых особей происходит смещение центра тяжести тела из средней в нижнюю часть, и взрослые рачки могут иногда занимать перпендикулярное положение к плоскости дна (обычное положение рачка горизонтальное или слегка наклонное). В таком случае рачок может перемещаться по поверхности мягкого грунта в вертикальном положении, как бы стоя на постабдомене и заиленных щетинках. Заиленные щетинки могут служить опорой во время поворота тела рачка, осуществляемого при помощи постабдомена и антенн II. Передвижение рачков, окутанных частицами детрита, сильно изменяет рельеф дна.

Ил на раковине животных служит местом обитания бактерий, водорослей и мелких беспозвоночных. К частицам детрита на нижней части раковины часто прикрепляется *Vorticella sp.* и захватывает опробитанные частицы детрита. К заиленной раковине могут прилипать партеногенети-

ческие яйца, абортированные из выводковой камеры, а новорожденная молодь может жить в этом иле. Здесь найдены паразитические нематоды, которые сначала заселяют детрит на створках, а затем проникают под створки и губят животное. В илу на раковине обнаружены синезеленые и зеленые водоросли, относящиеся к 22 видам.

Таким образом, ил на раковине рачка представляет собой место обитания многих животных и растительных организмов, которые живут и в грунте. Слой мелких частиц детрита на раковине предохраняет тело, выводковую камеру и яйца самки от повреждений, а также может служить опорой рачка для удержания на определенной глубине в грунте. При помощи хитиновых выступов тело животного как бы подвешивается в толще полужидкого ила и, вероятно, может фиксироваться на местах с определенной концентрацией пищи.

Рачки отдельных видов рода *Ilyocryptus* живут в грунте на разной глубине. У *I. acutifrons*, заселяющего поверхностный слой ила, сложных хитиновых структур на раковине нет. У *I. sordidus*, *I. agilis* и *I. cornutus*, проникающих в толщу мягкого грунта, на раковине имеются сложные хитиновые образования. Хитиновых структур на раковине тем больше и они тем сложнее, чем на большей глубине в грунте живет животное.

ЭФИППИИ

У самок рода *Ilyocryptus* так же, как и у других макротрицид, латентные яйца заключены в эфиппий примитивного типа — так называемый протоэфиппий. Сведения о строении раковины эфиппия рода *Ilyocryptus* фрагментарны и в основном сводятся к указаниям на участие створок в его образовании (Sars, 1888; 1901; Lilljeborg, 1900; Keilhack, 1909; Minkiewicz, 1916; Бенинг, 1941; Smyly, 1956; Мануйлова, 1964; Макрушин, 1967; Чиркова, 1970). Данные о видовых отличиях эфиппиев в литературе отсутствуют.

У самок, которые погибают после откладки латентных яиц, конечности и голова отделяются от створок, образующих эфиппий. В аквариуме такие эфиппии откладывались самками в поверхностный слой грунта — ила. Некоторые самки продолжают жить после откладки латентных яиц. В таком случае самка располагалась на поверхности ила брюшной стороной книзу, осторожно выползала из эфиппийальных створок и одновременно выбрасывала в их полость латентные яйца. После этого створки эфиппия смыкались.

Эфиппии всех исследованных видов рода *Ilyocryptus* имеют неправильно четырехугольную форму с тупыми закругленными углами. Створки эфиппия могут обтачиваться грунтом, в таком случае он чаще всего имеет неправильно округлую форму.

У *I. acutifrons* вся поверхность створок слабо и равномерно хитинизирована (рис. 8), а у *I. sordidus*, *I. agilis* и *I. cornutus* эфиппий состоит из центральной выгнутой, наиболее хитинизированной части створки, покрывающей латентные яйца, и периферической, окаймляющей ее (рис. 9, 10, 11). Хитиновые структуры на выпуклых частях раковины гамогенетических самок сохраняются и на створках эфиппия. Характер хитиновых структур на створках эфиппия так же, как и на створках гамогенетических самок, специфичен для каждого вида (рис. 12). Поэтому виды гамогенетических самок и эфиппиев можно определить по одной таблице.

Периферическая часть эфиппия образуется за счет плотного соединения между собой вентрального, переднего и заднего участков краев раковины. Это тонкая, прозрачная, четко ретикулированная пластин-

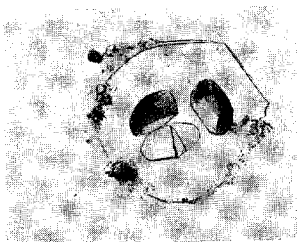


Рис. 8. Эфиопий *I. acutifrons*



Рис. 9. Эфиопий *I. sordidus* (с неоплодотворенными латентными яйцами)

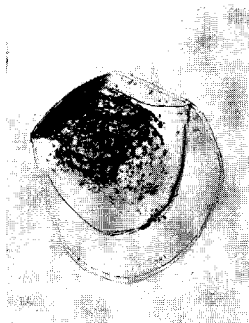


Рис. 10. Эфиопий *I. agilis* (с неоплодотворенными латентными яйцами)



Рис. 11. Эфиопий *I. cornutus*

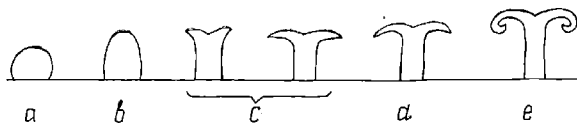


Рис. 12. Хитиновые структуры на раковине 1. а (a, b, c), *I. I. cornutus* (d, e).

ка без хитиновых выростов. Она может составлять от 10 до 50% общей площади раковины. Эфиппии, у которых вентральная часть створок занимает значительную часть его поверхности, образованы раковиной самок больших размеров, но с маленькой выводковой камерой. Вентральная пластинка придает эфиппию плавучесть и парусность. При помощи ее эфиппий может парить в воде во время ветрового перемешивания и взмучивания детрита. Вероятно, по этой причине на мелководных участках Рыбинского водохранилища, подверженных размывающему действию волновых течений, большинство эфиппиев все же остается в верхнем слое грунта. На этих участках (разрез Борок — Коприно) в слое грунта до 2 см от его поверхности концентрируется 73%, 2—4 см — 5%, 4—6 см — 18%, 15—20 см — 4% всех исследуемых эфиппиев. У эфиппиев, подвергшихся промерзанию и обсыханию, вентральная часть створок может отпадать. В таком случае эфиппий представлен только утолщенной центральной частью раковины. В Рыбинском водохранилище такие эфиппии можно встретить весной в прибрежье после зимовки.

На передненижнем и верхнезаднем углах створок имеется несколько (чаще от 3 до 7) краевых щетинок. При трении о грунт они могут обламываться полностью или частично.

Края створок несколько утолщены. На дорсальной стороне они соединены лигаментом. На внутренней стороне створок находятся углубления, в которых расположены латентные яйца.

Полость эфиппия вместе с латентными яйцами расположена ближе к его дорсальной стороне. При децентрированном положении яиц эфиппий может занимать вертикальное положение, стоя в грунте на дорсальной стороне створок. Внутренняя полость эфиппия имеет ретортообразную форму. Суженный участок этой полости подходит к створкам на месте их бывшего сочленения с головой самки. Только в этом определенном месте новорожденные рачки делают разрыв между створками и через образовавшуюся щель выползают в воду.

На эфиппиях рода *Ilyocryptus* хитиновых микроструктур тем больше и они тем сложнее, чем на большей глубине в грунте живет самка: шарообразные и цилиндрические, слабо рассеченные в верхней части у одних видов, они сменяются выростами, сильно рассеченными с причудливо загнутыми краями в форме якорьков у других видов, живущих в грунте на большей глубине.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ГАМОГЕНЕТИЧЕСКИХ САМОК И ЭФИППИЕВ РОДА *ILYOCRYPTUS*

- 1(2). Поверхность створок гладкая, равномерно утолщена, четко ретикулирована. Раковина прозрачна (рис. 3, 8) ***I. acutifrons***.
- 2(1). Поверхность створок неровная, в выпуклой части наиболее утолщена; имеются хитиновые образования различной конфигурации.
- 3(4). Поверхность выпуклой части створок пересечена рядами неровных гребнеобразных выступов, над которыми возвышаются хитиновые образования круглой и цилиндрической формы; некоторые из них рассечены в верхней части (рис. 10, 12) ***I. agilis***.
- 4(3). Поверхность выпуклой части створок пересечена рядами гребнеобразных выступов (более массивных, чем на раковине рачков предыдущего вида). Над ними возвышаются хитиновые образования округлой и цилиндрической формы, сильно рассеченные в верхней части и по форме похожие на якорьки или на крючки статобластов мшанки *Cristatella*. Крючкообразные выросты покрывают так-

же края вентральной и задней частей створок, располагаясь по два ряда на каждом из них (рис. 9, 11, 12).

- 5(6). На выпуклой части створок хитинового выраста в виде рога нет **I. sordidus.**
 6(5). На выпуклой части каждой из створок имеется хитиновое образование в виде рога **I. cornutus.**

ЛИТЕРАТУРА

- Бенинг А. Л. 1941. Кладоцера Кавказа. Грузмедгиз. Тбилиси.
 Макрушин А. В. 1967. О строении эфиппия у *Eurycerus lamellatus* (O. F. Müller) (*Crustacea, Cladocera*).
 Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 1.
 Мануйлова Е. Ф. 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л.
 Чиркова З. Н. 1970. Эфипии рода *Ilyocryptus* (*Cladocera, Macrothricidae*).
 Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 8.
 Brady G. S. 1886. Notes on Entomostraca collected by Mr. A. Haly in Ceylon. J. Linn. Soc. (Zool.), XIX.
 Brooks J. L. 1966. Fresh-Water biology. Edit II. Ed. Edmondson W. T. U. S. A.
 Daday E. 1905. Untersuchungen über die Süßwasser-Microfauna Paraguays. Zoologica, Bd. 8, h. 44.
 Delachaux F. 1918. Cladoceres des Andes Peruvienes. Neuchâtel Bull. Soc. Sci. natur., N 43.
 Ekman S. 1905. Cladoceren und Copepoden aus antarktischen und Subantarktischen Binnengewässern, gesammelt von der Schwedischen Antarktischen Expedition 1901—1903. Wiss. Ergebn. Südpolar-Exp. 1901—1903, bd. 5, Zoologie L., Lief. 4.
 Sars G. O. 1861. Om de i omegnen af Christiania forkommende *Cladocerer*. Forhand. Videnskab. Christiania.
 Sars G. O. 1888. Additional notes on Australian *Cladocera*, raised from dried mud. Forhand. Videnskab. Christiania aar 1888.
 Sars G. O. 1901. Contribution to the knowledge of the fresh-water Entomostraca of South America, as shown by artificial hatching from dried mud. Arch. Mathematik oc Naturvidenskab., B. XXIII, n. 3.
 Smyly J. P. 1956. A note on the number of the eggs in the ephippium of *Acantholeberis curvirostris* (*Cladocera, Macrothricidae*). 1. Quekett. Microscop. Club., b. 4, n. 68.
 Scourfield D. J. and Harding J. P. 1941. A Key to the British species of freshwater *Cladocera* with notes on their biology. Sci. Publ. Freshwat. biol. Ass. Brit. Emp., N 5.
 Sramek-Husek K. 1962. Fauna CSSR. Branchiopoda. Svazek 16. Ceskoslovenska Akademie ved. Praha.
 Stingelin Th. 1914. *Cladoceren* aus den Gebirgen von Kolumbien. Mem. Soc. neuchâtel. Sci. Nat. 5.
 Stingelin Th. 1915. *Cladocera* von Neu — Caledonien. Wiesbaden C. W. Kreidels.
 Keilhack L. 1909. Die Ephippien der Macrothriciden. Arch. Hydrobiol., B. 4, heft. 4.
 Lilljeborg W. 1900. *Cladocera Sueciae*. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala, ser. 3, 19.
 Minkiewicz S. 1916. Die Crustaceen der Tetraseen. Bull. Acad. de Cracovie.
 Romijn G. 1919. Das Geschlecht *Ilyocryptus* G. O. Sars. Internat. Rev. Hydrobiol. b. VIII, N 5, Leipzig.
 Harding J. P. 1955. Percy Sladen Trust expedition. XIX. *Crustacea: Cladocera*. Trans. of Linnean Soc. London, vol. 1.

РАЗМНОЖЕНИЕ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ САМОК РОДА *ILYOCRYPTUS* (CLADOCERA, MACROTHRICIDAE)

Настоящее исследование предпринято с целью выяснения особенностей партеногенеза бентосных ветвистоусых ракообразных.

Литературные материалы, посвященные размножению донных ветвистоусых, касаются преимущественно хидорид и в основном видов, ведущих придонный образ жизни (Смирнов, 1971). Размножение кладоцер, обитающих в толще прунта, почти не изучено.

В водоемах Палеарктики толщу грунта обычно заселяют виды рода *Ilyocryptus* — *I. sordidus*, *I. agilis*, *I. acutifrons*, *I. cornutus* (сем. Macrothricidae), *Monospilus dispar*, *Leydigia leydigii* и др. (сем. Chydoridae). Это — узкоспециализированные пелофилы, для которых грунт представляет место обитания, защиты, размножения и объект питания. Каждый из указанных видов довольно многочислен и составляет существенную долю мейобентоса.

В работе использовались виды рода *Ilyocryptus* — *I. sordidus*, *I. agilis*, *I. acutifrons* и *I. cornutus* sp. n., выловленные в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища с 1966 г. по 1969 г., а также особи, содержащиеся в аквариумах при температуре около 0°, 3, 5, 1, 11, 17, 14, 7, 18, 4 — 19, 5, 20, 4 и 25, 8°. Аквариумы просматривались ежедневно. У животных определялись длина, количество яиц и отрожденной молоди, ее размер и пол. Молодь отлавливалась сразу же после отрождения. Всего изучено *I. sordidus* — 136 экз., *I. agilis* — 98 экз. и *I. acutifrons* — 14 экз. Из них полный жизненный цикл прослежен у 89 экз. *I. sordidus* и 67 экз. *I. agilis*.

1. РАЗМНОЖЕНИЕ

Из литературы известно, что в водоемах СССР двуполое размножение илиокрипов происходит во второй половине лета (Мануйлова, 1964), в Чехословакии рачки этого рода моноциклически (Srámek-Husek, 1962), ГДР и ФРГ — дициклически (Flößner, 1972), в Дунае особи двуполого размножения встречаются в сентябре (Negrea, 1966). По данным А. Л. Бенинга (1941) и Е. Ф. Мануйловой (1964), плодовитость партеногенетических самок илиокрипов не превышает 4—6 яиц.

Нам установлено, что в Рыбинском водохранилище (58—59° с. ш.) размножение илиокрипов моноциклическое. Партеногенетическое размножение рачков этого рода происходит в течение всего вегетационного периода. Появление самок ежегодно наблюдалось в одно время: в популяции *I. agilis* с 22—26 июля, а в популяциях *I. sordidus*, *I. acutifrons*

и *I. cornutus* с 26—28 июля; самцы встречались до ноября. Первые эфиппидные самки илиокриптов обычно появлялись в конце июля. Двуполое размножение рачков достигает максимума во второй половине августа и в основном заканчивается в конце сентября—начале октября, но отдельные гамогенетические самки *I. sordidus*, *I. agilis* и *I. cornutus* с созревающими латентными яйцами в выводковой камере встречаются в водоеме до декабря, а *I. acutifrons* — до января. В Рыбинском водохранилище интенсивность одно- и двуполого размножения илиокриптов различна у разных видов. У *I. sordidus* доминирует процесс партеногенеза, а гамогенез угнетен: из исследованных 6131 экз. этого вида партеногенетические самки составили 98,7%, а гамогенетические особи — только 1,3%. У других палеарктических видов процесс гамогенеза выражен более интенсивно: у *I. agilis* и *I. acutifrons* гамогенетические особи составляют около 32%, а у *I. cornutus* — 39%.

По способу размножения самки илиокриптов могут быть разделены на три группы. К первой группе относятся особи, которые всю жизнь размножаются только партеногенетически. Вызвать смену способа размножения путем подсадки самцов или ухудшением условий содержания (ил с запахом сероводорода, перенаселение, т. е. численность до 10—20 экз./см²) в опытах не удалось. В водохранилище партеногенетические самки присутствуют круглогодично, продуцируя амитические яйца в течение всего вегетационного периода. Партеногенетические самки поздних осенних пометов зимуют, в следующем году весной — в начале лета размножаются, а затем погибают. Их дочерние партеногенетические особи размножаются до глубокой осени. Таким образом, «чистая линия» партеногенетических самок поддерживается круглогодично.

У партеногенетических самок второй группы в отдельных пометах появлялись самцы или самки и самцы в различных соотношениях. Преобладающее количество самок, продуцирующих смешанное потомство, приходилось на конец июля — начало августа, т. е. начала периода двуполого размножения, и в основном наблюдалось у особей, содержащихся при температуре 18,5—20,5°. Смешанные пометы чаще всего состояли из большого количества молоди: у *I. sordidus* до 10—15 экз., а *I. agilis* — 15—21 экз.

У самок илиокриптов третьей группы способ размножения изменялся (переходил от партено- к гамогенезу), и они заканчивали свой жизненный цикл или же после откладки эфиппидов вновь появлялись партеногенез. Самки с меняющимся способом размножения продуцировали яйца трех видов: 1) амитические, 2) миктические гаплоидные, из которых рождаются самцы, 3) миктические диплоидные оплодотворенные, из которых впоследствии развиваются партеногенетические самки. Некоторые особи, изменяя способы размножения, продуцировали яйца всех трех видов. У партеногенетических самок *I. sordidus* раковина состоит из отдельных линейных створок, которые сбрасываются перед гамогенезом; при переходе самок от двуполого размножения к партеногенезу их раковина вновь утолщается за счет ряда неполных линек, при этом размер первой линейной створки соответствует размеру половозрелой особи, т. е. более 0,5—0,6 мм. По строению раковины удалось установить, что в водохранилище переход самок от гамо- к партеногенезу если и имеет место, то чрезвычайно редко. Обычно в водоеме после откладки эфиппидов гамогенетическими самками заканчивается их жизненный цикл.

2. ФУНКЦИЯ ВЫВОДКОВОЙ КАМЕРЫ

Для выяснения функционального значения выводковой камеры при партеногенезе производилось вылушивание амитических яиц разных

стадий развития из выводковой камеры самок *I. sordidus*, *I. agilis* и *I. acutifrons*, их инкубация и выращивание развившихся из яиц особей до половозрелого состояния с последующим удалением яиц из выводковой камеры этих самок. Вылущенные амиктические яйца инкубировались в илу. Длительность инкубации амиктических яиц в илу соответствовала длительности их развития в выводковой камере партеногенетических самок. Случаев гибели яиц в илу или уродства развившихся рачков не наблюдалось.

Партеногенетические яйца илиокриптов вообще могут развиваться иногда в условиях, казалось бы, экстремальных — во влажном обсыхающем илу (например, в прибрежье Рыбинского водохранилища), а в наших опытах — на раковине матери, окутанной частицами детрита, или в выводковой камере отмершей самки. В выводковой камере самок, закончивших жизненный цикл, часто содержались невыметанные развивающиеся яйца, что обнаружено в 33 случаях из 100. Мы пришли к выводу, что выводковая камера самок илиокриптов несет только защитную механическую функцию, как у рачков другого семейства донных кладоцер — хидорид (Смирнов, 1971; Green, 1966). Созревшие партеногенетические яйца поступают в выводковую камеру, где происходит их дальнейшее развитие вплоть до выхода вполне оформленной молодежи.

3. ПЛОДОВИТОСТЬ

Плодовитость самок зависит от темпа полового созревания, а также количества яиц, которые они могут отложить в течение жизни.

Созревание самок тесно связано с температурой. В лаборатории партеногенетические самки илиокриптов при средней температуре 5.1° не созревают. При средней температуре 11.7° созревает большинство *I. sordidus* (67%) и *I. agilis* (59%), а при температуре 14.7° (средняя) — все особи. Таким образом, наиболее низкая температура, при которой может происходить созревание партеногенетических самок, лежит между 5.1 и 11.7°. Установленные температурные границы созревания илиокриптов позволяют объяснить присутствие в зимних пробах партеногенетических самок с эмбрионами в выводковой камере. Они найдены нами и другими исследователями в Рыбинском водохранилище и в различных водоемах Европы (Hanko, 1927; Smyly, 1957; Herbst u. Andres, 1963) при температуре близкой к 0°. Наши исследования позволяют заключить, что эмбрионы в выводковой камере зимующих самок представляют собою осеннее потомство предыдущего года, развитие которого затормозилось при низкой температуре. Эмбрионы, находясь в выводковой камере самки, способны перенести низкую температуру, близкую к 0° в течение длительного времени (6 месяцев). Перезимовавшие партеногенетические самки с эмбрионами в выводковой камере дают первое, наиболее раннее пополнение популяции весной. Наши данные не подтверждают мнение Ханко (Hanko, 1927), что созревание *I. sordidus* может происходить подо льдом. В связи с этим полагаем, что и *Daphnia pulex*, и *D. longispina* с партеногенетическими яйцами в выводковой камере, встречающиеся в водоемах подо льдом при температуре ниже 2°, не следует рассматривать в качестве размножающихся зимой, как считают М. М. Брискина (1956), Е. Ф. Мануйлова (1958а, б), И. В. Ивлева (1969) и Грин (Green, 1966). В подтверждение этого отметим, что у *D. pulex* партеногенез прекращается при температуре ниже 4—6° (Schultze-Röbbecke, 1951; Wojnатович, 1959).

Темп полового созревания илиокриптов представлен в табл. 1 и 2, из которых видно, что при средней температуре 11.7° минимальный раз-

Данные по жизненному циклу и плодовитости *I. sordidus*

Температура, °C	Продолжительность жизни, дни	Длина тела, мм	Созревание		Количество яиц в одном помёте	Количество плодовитость	Инкубационный период, дни	Количество во особей
			дни	размер созревших самок, мм				
11,7 (11,3—13,8)	98 (56—118)	1,025 (0,875—1,050)	60 (43—90)	0,700 (0,675—1,050)	1,4 (0,0—4,0)	3,0 (1,0—7,0)	20 (19—21)	21
14,7 (13,3—17,9)	88 (32—133)	0,880 (0,675—1,025)	13 (7—22)	0,700 (0,625—0,975)	3,0 (1,0—7,0)	3,6 (3,0—4,0)	11 (7—26)	20
18,4 (18,0—22,0)	68 (30—132)	0,878 (0,575—1,000)	5 (4—5)	0,670 (0,560—0,725)	7,8 (3,0—17,0)	3,5 (1,0—10,0)	5 (3—9)	46
19,5 (18,3—22,5)	70 (36—108)	0,870 (0,750—0,925)	4,5 (4—5)	0,625 (0,560—0,700)	8,0 (5,0—16,0)	4,5 (1,0—13,0)	5 (3—9)	10
25,8 (22,5—27,0)	15 (3—26)	0,649 (0,550—0,925)	3 (1—5)	0,610 (0,370—0,625)	3,1 (0,0—7,0)	2,5 (1,0—7,0)	3 (2—5)	7

Данные по жизненному циклу и плодовитости *I. agilis*

Температура, °C	Продолжительность жизни, дни	Длина тела, мм	Созревание		Количество яиц в одном помёте	Количество плодовитость	Инкубационный период, дни	Количество во особей
			дни	размер созревших самок, мм				
11,7 (11,3—13,8)	82 (45—106)	0,929 (0,825—1,075)	41 (33—71)	0,740 (0,650—0,875)	1,3 (0,0—8,0)	3,9 (0,0—7,0)	18 (10—34)	22
14,7 (13,3—17,9)	62 (36—56)	0,894 (0,675—1,050)	15 (12—19)	0,703 (0,625—0,750)	4,5 (3,0—6,0)	3,3 (1,0—14,0)	10 (7—23)	12
20,4 (17,7—21,5)	42 (23—52)	0,891 (0,750—1,037)	9 (7—15)	0,648 (0,575—0,725)	7,0 (3,0—13,0)	6,1 (1,0—21,0)	4 (3—11)	20
25,8 (22,5—27,8)	15 (5—25)	0,429 (0,350—0,820)	7 (3—5)	0,420 (0,325—0,470)	5,0 (1,0—10,0)	3,1 (1,8—8,0)	3 (1—4)	13

мер половозрелой самки *I. sordidus* составляет 0,68 мм, а наименьшее время созревания 43 дня. Большинство же самок созревает при более крупных размерах — от 0,70 до 1,05 мм — в течение более длительного времени — 2—3 месяцев. При этой же температуре у *I. agilis* минимальный размер созревших самок составляет 0,65 мм, а минимальное время созревания — 33 дня; у большинства же самок *I. agilis* размер созревающих особей и время созревания колебались в тех пределах, что и у *I. sordidus*. При повышении температуры самки созревают быстрее. Например, при температуре 18,4—19,5° созревание *I. sordidus* происходит при меньших средних размерах — 0,62—0,67 мм, в среднем за меньшее количество дней — 5, а *I. agilis* — соответственно 0,65 мм и 9 дней. В водохранилище минимальный размер зрелых самок был меньше, чем в опытах, и составил у *I. sordidus* 0,40 мм, у *I. agilis* и *I. acutifrons* — 0,50 мм. Наблюдалось соответствие между преобладающими размерами половозрелых самок в опытах и в водохранилище при одинаковой температуре.

Температура, при которой возможно созревание самок, в Рыбинском водохранилище обычно устанавливается весной в мае — первой половине июня, а осенью — в сентябре — первой половине октября. Поздний прогрев воды весной и раннее охлаждение осенью, характерные для данной широты Рыбинского водохранилища, представляют собой одну из причин длительного созревания и низкой численности рачков в это время.

В Рыбинском водохранилище наблюдается высокая численность самок, содержащих относительно небольшое количество яиц в одном помете. В популяции преобладают самки, содержащие в выводковой камере только два яйца: у *I. sordidus* и *I. acutifrons* они составляют около половины популяции, у *I. agilis* — 36% в течение всего вегетационного периода. Самки, содержащие по одному яйцу в помете, соответственно составляют 16 и 6% их общей численности. Самок, содержащих большее количество яиц, немного (табл. 3—5). Максимальное количество яиц в одном

Таблица 3

Количество (%) яйценосных партеногенетических самок *I. sordidus*
(Рыбинское водохранилище, 1966—1969 гг.)

Количество яиц	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Среднее за сезон
1	10,0	19,5	16,2	16,5	12,2	20,0	15,7
2	30,0	31,3	46,7	58,3	47,5	40,0	42,2
3	—	17,4	8,4	9,0	12,9	—	8,0
4	30,0	17,4	11,2	10,6	20,7	40,0	21,6
5	—	6,4	5,3	4,2	3,6	—	3,3
6	30,0	4,3	5,6	1,4	2,8	—	7,4
7	—	1,6	3,3	—	0,3	—	0,9
8	—	1,4	1,8	—	—	—	0,5
9	—	0,5	0,3	—	—	—	0,1
10	—	—	1,2	—	—	—	0,2
11	—	0,2	—	—	—	—	0,1
Количество исследованных самок	10	368	357	415	247	5	1402

Данные по жизненному циклу и плодовитости *I. sordidus*

Температура, °C	Продолжительность жизни, дни	Длина тела, мм	Созревание		Количество яиц в одном помёте	Количество помётов	Абсолютная плодовитость	Инкубационный период, дни	Количество особей
			дни	размер созревших самок, мм					
11,7 (11,3—13,8)	98 (56—118)	1,025 (0,875—1,050)	60 (43—90)	0,700 (0,675—1,050)	1,4 (0,0—4,0)	3,0 (1,0—7,0)	12 (0—21)	20 (19—21)	21
14,7 (13,3—17,9)	88 (32—133)	0,880 (0,675—1,025)	13 (7—22)	0,700 (0,625—0,975)	3,0 (1,0—7,0)	3,6 (3,0—4,0)	22 (3—26)	11 (7—26)	20
18,4 (18,0—22,0)	68 (30—132)	0,878 (0,575—1,000)	5 (4—5)	0,670 (0,560—0,725)	7,8 (3,0—17,0)	3,5 (1,0—10,0)	61 (6—125)	5 (3—8)	46
19,5 (18,3—22,5)	70 (36—108)	0,870 (0,750—0,925)	4,5 (4—5)	0,625 (0,560—0,700)	8,0 (5,0—16,0)	4,5 (1,0—13,0)	72 (17—98)	5 (3—9)	10
25,8 (22,5—27,0)	15 (3—26)	0,649 (0,550—0,925)	3 (1—5)	0,610 (0,370—0,625)	3,1 (0,0—7,0)	2,5 (1,0—7,0)	20 (7—25)	3 (2—5)	7

Данные по жизненному циклу и плодовитости *I. agilis*

Температура, °C	Продолжительность жизни, дни	Длина тела, мм	Созревание		Количество яиц в одном помёте	Количество помётов	Абсолютная плодовитость	Инкубационный период, дни	Количество особей
			дни	размер созревших самок, мм					
11,7 (11,3—13,8)	32 (45—106)	0,929 (0,825—1,075)	41 (33—71)	0,740 (0,650—0,875)	1,3 (0,0—8,0)	3,9 (0,0—7,0)	5 (0—56)	18 (10—34)	22
14,7 (13,3—17,9)	62 (36—56)	0,894 (0,675—1,050)	15 (12—19)	0,703 (0,625—0,750)	4,5 (3,0—6,0)	3,3 (1,0—14,0)	17 (15—156)	10 (7—25)	12
20,4 (17,7—21,5)	42 (23—52)	0,891 (0,750—1,037)	9 (7—15)	0,648 (0,575—0,725)	7,0 (3,0—13,0)	6,1 (1,0—21,0)	43 (9—120)	4 (3—11)	20
25,8 (22,5—27,8)	15 (5—25)	0,429 (0,350—0,820)	7 (3—5)	0,420 (0,325—0,470)	5,0 (1,0—10,0)	3,1 (1,8—8,0)	15 (2—36)	3 (1—4)	13

мер половозрелой самки *I. sordidus* составляет 0.68 мм, а наименьшее время созревания 43 дня. Большинство же самок созревает при более крупных размерах — от 0.70 до 1.05 мм — в течение более длительного времени — 2—3 месяцев. При этой же температуре у *I. agilis* минимальный размер созревших самок составляет 0.65 мм, а минимальное время созревания — 33 дня; у большинства же самок *I. agilis* размер созревающих особей и время созревания колебались в тех пределах, что и у *I. sordidus*. При повышении температуры самки созревают быстрее. Например, при температуре 18.4—19.5° созревание *I. sordidus* происходит при меньших средних размерах — 0.62—0.67 мм, в среднем за меньшее количество дней — 5, а *I. agilis* — соответственно 0.65 мм и 9 дней. В водохранилище минимальный размер зрелых самок был меньше, чем в опытах, и составил у *I. sordidus* 0.40 мм, у *I. agilis* и *I. acutifrons* — 0.50 мм. Наблюдалось соответствие между преобладающими размерами половозрелых самок в опытах и в водохранилище при одинаковой температуре.

Температура, при которой возможно созревание самок, в Рыбинском водохранилище обычно устанавливается весной в мае — первой половине июня, а осенью — в сентябре — первой половине октября. Поздний прогрев воды весной и раннее охлаждение осенью, характерные для данной широты Рыбинского водохранилища, представляют собой одну из причин длительного созревания и низкой численности рачков в это время.

В Рыбинском водохранилище наблюдается высокая численность самок, содержащих относительно небольшое количество яиц в одном помете. В популяции преобладают самки, содержащие в выводковой камере только два яйца: у *I. sordidus* и *I. acutifrons* они составляют около половины популяции, у *I. agilis* — 36% в течение всего вегетационного периода. Самки, содержащие по одному яйцу в помете, соответственно составляют 16 и 6% их общей численности. Самок, содержащих большее количество яиц, немного (табл. 3—5). Максимальное количество яиц в одном

Таблица 3

Количество (%) яйценосных партеногенетических самок *I. sordidus*
(Рыбинское водохранилище, 1966—1969 гг.)

Количество яиц	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Среднее за сезон
1	10.0	19.5	16.2	16.5	12.2	20.0	15.7
2	30.0	31.3	46.7	58.3	47.5	40.0	42.2
3	—	17.4	8.4	9.0	12.9	—	8.0
4	30.0	17.4	11.2	10.6	20.7	40.0	21.6
5	—	6.4	5.3	4.2	3.6	—	3.3
6	30.0	4.3	5.6	1.4	2.8	—	7.4
7	—	1.6	3.3	—	0.3	—	0.9
8	—	1.4	1.8	—	—	—	0.5
9	—	0.5	0.3	—	—	—	0.1
10	—	—	1.2	—	—	—	0.2
11	—	0.2	—	—	—	—	0.1
Количество исследованных самок	10	368	357	415	247	5	1402

Количество (%) яйценосных партеногенетических самок *Iagilis*
(Рыбинское водохранилище, 1966—1969 гг.)

Количество яиц	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее за сезон
1	—	4,5	8,6	9,2	5,6
2	20,1	27,8	49,5	45,8	35,8
3	20,1	13,6	20,2	14,9	17,2
4	13,3	13,6	15,9	12,9	13,8
5	13,3	15,2	4,3	8,2	10,3
6	—	8,3	1,5	4,9	3,7
7	26,6	5,2	—	3,3	8,8
8	6,6	3,1	—	0,8	2,6
9	—	1,0	—	—	0,3
10	—	5,7	—	—	1,4
11	—	—	—	—	—
12	—	0,5	—	—	0,1
13	—	—	—	—	—
14	—	0,5	—	—	0,1
15	—	1,0	—	—	0,3
Количество исследованных самок	15	192	138	121	466

Таблица 5

Количество (%) яйценосных партеногенетических самок
I.acutifrons (Рыбинское водохранилище, 1966—1969 гг.)

Количество яиц	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее за сезон
1	—	13,0	13,1	19,4	32,2	15,6
2	50,0	33,5	42,2	45,3	45,8	43,2
3	—	20,4	18,9	20,1	14,0	14,7
4	12,5	19,5	12,9	9,2	7,4	12,3
5	25,0	8,0	5,4	3,1	—	8,3
6	12,5	1,6	3,5	2,2	0,6	4,1
7	—	1,6	1,8	0,5	—	0,8
8	—	1,6	0,5	0,2	—	0,5
9	—	0,8	0,2	—	—	0,2
10	—	—	1,5	—	—	0,3
Количество исследованных самок . . .	8	123	390	409	149	1079

помете партеногенетической самки *I. sordidus* составляет 11, *I. agilis* — 15, *I. acutifrons* — 10, и наблюдается летом (июнь, июль). К осени максимальное количество яиц в выводковой камере самок снижается, составляя в августе — сентябре 6—8, а в октябре — 4 яйца.

При исследовании плодовитости самок илиокриптов, содержащихся в лабораторных аквариумах, выяснилось, что два яйца обычно откладывают молодые партеногенетические особи в первом помете, три — четыре яйца — во втором. С ростом самки количество яиц в одном помете несколько увеличивается, но у большинства особей не превышает четырех (рис. 1, 2). В последнем помете, после которого самка погибает, чаще всего содержится 1—2 яйца. Только у некоторых самок с ростом тела количество яиц в одном помете увеличивается на 12—17, у большинства особей — лишь на 0.5—1.5 яйца.

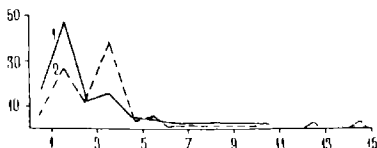


Рис. 1. Соотношение партеногенетических самок *I. sordidus* с разным количеством яиц в одном помете из Рыбинского водохранилища (1) и аквариумов (2)

По оси ординат — численность самок в %; по оси абсцисс — количество яиц

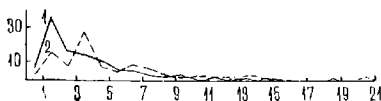


Рис. 2. Соотношение партеногенетических самок *I. agilis* с разным количеством яиц в одном помете из Рыбинского водохранилища (1) и аквариумов (2)

Обозначения те же, что на рис. 1.

Поэтому и кривые, выражающие зависимость между количеством яиц в одном помете и размером самки, имеют отлогий вид и быстро выходят на плато, а различия одноразмерных и разноразмерных особей по количеству яиц в одном помете незначительны (рис. 3, табл. 6). В среднем же у разноразмерных самок *I. sordidus* из водохранилища в одном помете содержится 2.3 яйца, а у особей этого вида, выращенных в лабораторных условиях, — 3.7 яйца, у *I. agilis* соответственно 3.1 и 4.1, а у *I. acutifrons* — 2.4 и 3.3.

Период инкубации яиц в выводковой камере партеногенетических самок илиокриптов колебался в значительных пределах не только при разных, но и при одной и той же температуре. У *I. sordidus* инкубация яиц при температуре 11.7° чаще всего завершалась через 20 дней. Естественно, что повышение температуры до 14.7—19.5° укорачивает время пребывания яиц в выводковой камере соответственно до 11—5 дней. Длительность периода инкубации яиц в выводковой камере у *I. agilis* близка

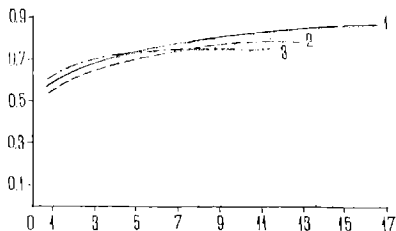


Рис. 3. Зависимость между количеством яиц в одном помёте и длиной тела партеногенетических самок *I. agilis* (1), *I. sordidus* (2) и *I. acutifrons* (3).

По оси ординат — длина самки, мм; по оси абсцисс — количество яиц

Таблица 6

Количество яиц в выводковой камере партеногенетических самок видов *Llyocryptus* (Рыбинское водохранилище, 1966—1969 гг.)

Месяц	Длина тела (мм) средн.	<i>I. sordidus</i>		<i>I. agilis</i>		<i>I. acutifrons</i>	
		количество яиц в кладке	количество измеренных особей	количество яиц в кладке	количество измеренных особей	количество яиц в кладке	количество измеренных особей
Июнь	0.50—0.55	2,0	61	—	—	1,7	38
	0.56—0.60	2,0	74	—	—	2,2	48
	0.61—0.65	2,0	95	—	—	2,3	41
Июль	0.45—0.50	2,0	93	—	—	—	—
	0.51—0.55	2,3	77	—	—	2,0	87
	0.56—0.60	3,0	71	2,0	23	2,6	97
	0.61—0.65	2,5	66	3,4	54	3,0	107
	0.66—0.70	—	—	3,7	36	3,2	41
	0.71—0.75	—	—	4,5	38	—	—
Август	0.45—0.50	2,0	76	—	—	—	—
	0.51—0.55	2,0	89	—	—	2,2	71
	0.56—0.60	2,3	118	2,1	28	2,2	115
	0.61—0.65	2,8	81	3,2	42	2,6	134
	0.66—0.70	—	—	3,4	15	2,9	44
Сентябрь	0.50—0.55	2,2	49	—	—	—	—
	0.56—0.60	2,5	54	2,2	28	—	—
	0.61—0.65	2,9	77	2,8	42	—	—
	0.66—0.70	—	—	3,4	18	—	—
Среднее количество яиц		2,3	—	3,1	—	2,4	—
Общее количество измеренных особей		—	1074	—	324	—	824

к указанной для *I. sordidus*. При более высокой температуре — в среднем 25.8° — инкубационный период сокращался до 2—9 дней.

Количество пометов, естественно, различно при разных температурах. У партеногенетических самок *I. sordidus* среднее количество пометов составляет 1.4 при температуре 11.7° и возрастает до 8 при температуре 19.5°, а у *I. agilis* — соответственно 1.3 и 7. Максимальное количество пометов у *I. sordidus* при тех же температурах соответственно составляет 4 и 17, а у *I. agilis* — 8 и 13. Различия самок по количеству пометов зависят не только от температуры, но и от индивидуальных особенностей особи. Например, у одноразмерных самок *I. sordidus* и *I. agilis* количество пометов колебалось от 1 до 4—5, а некоторые самки вообще не созревали при той же температуре — 11.7°. При одинаковой температуре (18.5°) и размерах (0.95 мм) партеногенетических самок *I. sordidus* количество их пометов колебалось от 9 до 17, а у *I. agilis* от 6 до 13. Аналогичные индивидуальные отличия самок илиокриптов по признаку количества партеногенетических пометов наблюдались у особей всех размеров при разных температурах.

Средняя продолжительность жизни партеногенетической самки *I. sordidus* составляет 98 дней при температуре 11.7°, снижается до 70 дней при температуре 19.5° и до 15 дней — при температуре 25.8°; у *I. agilis* соответственно 82 дня при температуре 11.7°, 42 дня при 20.4°, 15 дней при 25.8° (табл. 1, 2). Во всех случаях у самок, проживших дольше, количество пометов и абсолютная плодовитость были выше, чем у особей с меньшей продолжительностью жизни. Например, при температуре 18.4° партеногенетические самки *I. sordidus*, прожившие 36 дней, за 3 помета отложили 10 яиц, а прожившие 108 дней за 17 пометов отложили 56 яиц. Самки *I. agilis* при температуре 20.4° в течение 30 дней жизни за 3 помета отложили 10 яиц, а в течение 52 дней за 13 пометов — 63 яйца. Аналогичные различия наблюдались в количестве пометов и абсолютной плодовитости самок *I. sordidus* и *I. agilis* в зависимости от их длины при разных температурах. Естественно, что у самок больших размеров абсолютная плодовитость выше, чем у мелких молодых особей (табл. 1, 2).

Гибели партеногенетических самок в выводковой камере *I. sordidus*, *I. agilis* и *I. acutifrons* не было, поэтому во всех случаях наблюдений количество новорожденных особей равнялось количеству яиц в выводковой камере. Следовательно, абсолютная и потенциальная плодовитость илиокриптов равны между собой. Исключение составляет плодовитость самок этих видов при высокой температуре, равной 25.8°, при которой наблюдалось беспорядочное перетекание яиц из яичников в выводковую камеру, их рассасывание или сбрасывание в грунт. Для выяснения температуры, при которой плодовитость илиокриптов максимальна, использовались материалы, полученные при выращивании илиокриптов при разной температуре в лабораторных условиях. Учитывались пометы с максимальным количеством яиц и последние пометы, при этом полагалось, что наибольшее количество пометов и яиц бывает при оптимальной температуре. Кривые (рис. 4, 5), построенные на основании этих величин максимальной плодовитости партеногенетических самок, на наш взгляд, отражают закономерности данного явления наиболее полно. Исследуемые величины не коррелируют между собой: наибольшее количество яиц бывает в разных пометах, но чаще всего в одном из средних, а в последнем помете обычно бывает меньше всего яиц. У *I. sordidus* максимальное количество пометов и наибольшее количество яиц в выводковой камере наблюдались при одной и той же температуре — от 17 до 20°. Отклонение от этих температур вызывает снижение максимальной плодовитости партеногенетических самок за счет обоих показателей одновременно.



Рис. 4. Максимальное количество пометов (1) и максимальное количество амиктических яиц (2) в одном помете *I. sordidus* при разных температурах
По оси ординат — количество пометов и яиц; по оси абсцисс — температура, °C.



Рис. 5. Максимальное количество пометов (1) и максимальное количество амиктических яиц (2) в одном помете *I. agilis* при разных температурах
Обозначения те же, что на рис. 4.

У *I. agilis* наибольшее количество пометов наблюдается при температуре от 20.5 до 22.5°, а максимальное количество яиц — от 16.0 до 22.5°, особенно от 20.5 до 22.5°. При более низкой температуре плодовитость самок *I. agilis* уменьшается за счет сокращения количества максимальных пометов, а при более высокой температуре, вплоть до 27.0°, и за счет уменьшения максимального количества яиц в одном помете. При температуре выше 22.5° самка *I. agilis* сбрасывает некоторые партеногенетические яйца в прунт. При высокой температуре партеногенетические яйца в грунте погибают. Температура максимальной плодовитости партеногенетических самок *I. sordidus* и *I. agilis*, выявленная экспериментальными работами, соответствует летней температуре в водоемах средней полосы Союза.

На основании приведенных данных можно констатировать, что относительно низкое количество яиц в одном помете партеногенетических самок *I. sordidus*, *I. agilis* и *I. acutifrons* в течение всего вегетационного

периода, продолжительность времени инкубации яиц и созревания рачков определяют собою их относительно низкую плодовитость. Абсолютная плодовитость закономерно возрастает с увеличением продолжительности жизни самки. Абсолютная плодовитость одноразмерных особей сильно варьирует и разница в крайних величинах плодовитости может быть большой. Темп полового созревания, рост и плодовитость самки различны при разных температурах и зависят от нее. Ускоренный рост летом ведет к появлению в популяции мелких быстро созревающих особей с ускоренным жизненным циклом, а замедление роста осенью — к накоплению в популяции крупных, значит и старых особей, у которых с увеличением размера созревания темп воспроизводства снижен. Понижение температуры воды в водоемах осенью влечет за собой замедление темпа созревания, увеличение интервалов между откладками яиц, а также снижение численности самок с высокой плодовитостью. По этой причине при большей продолжительности жизни и более крупных размерах осенние самки менее плодовиты, чем летние.

В Рыбинском водохранилище в илах илиокрипты обеспечены пищей всегда с избытком и вряд ли можно связывать ее количество и концентрацию мелких частиц детрита с сезонным колебанием плодовитости, а, следовательно, и с численностью рачков. При постоянной обеспеченности пищей одним из решающих факторов, определяющих плодовитость животного, является температура. За счет различного темпа созревания илиокриптов при разных температурах наблюдается и разная их численность в отдельные сезоны. На широте Рыбинского водохранилища ($58^{\circ}59'$ с. ш.) в связи с медленным прогревом его ложа нарастание численности партеногенетических самок илиокриптов происходит медленно. Высокой численности (до 4000 экз/м^2) популяция достигает только в июле, а в отдельные годы и в августе — в период наибольшего прогрева дна (Чиркова, 1972).

Будучи моноциклическими видами илиокрипты большую часть времени года размножаются партеногенетически. Популяция партеногенетических самок увеличивается и за счет особей, размножающихся только однополом способом. Массовое однополое размножение рачков, особенно в теплое время года, позволяет популяции наиболее полно освоить пищевые ресурсы водоема. Быстрое пополнение популяции илиокриптов партеногенетическими самками, а также накопление их в водоеме вследствие большой продолжительности жизни приводят к максимальной численности рачков (до 11000 экз/м^2) в августе. В это время начинается двуполое размножение илиокриптов; самки откладывают эфиппии и заканчивают жизненный цикл. Перезимовавшие партеногенетические самки с эмбрионами в выводковой камере весной дают наиболее раннее потомство, пополняющее популяцию.

ЛИТЕРАТУРА

- Бенинг Л. А. 1941. Кладощера Кавказа. Грузмедгиз. Тбилиси, с. 200—207.
Брискина М. М. 1956. Методика разведения низших ракообразных и гаммарид на Чайкиндском рыболовном заводе. Аннотация к работам, выполненным Всес. н.-иссл. ин-том морского рыбного хозяйства и океанографии. Сб. I, М.
Излева И. В. 1969. Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных. Изд. «Наука», АН СССР, М., с. 105—114.
Мапуйлова Е. Ф. 1958а. Биология *D. longispina* в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Ворок» АН СССР, 3, с. 236—249.
Мапуйлова Е. Ф. 1958б. К вопросу о значении численности бактерий в развитии ветвистоусых рачков в естественных условиях. Докл. АН СССР, 120, 5, с. 1129—1132.

- Мануйлова Е. Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) фауны СССР. Определитель ЗИН АН СССР. Изд. «Наука», М.—Л., с. 203—206.
- Смирнов Н. Н. 1971. *Chydoridae* фауны мира. Фауна СССР, 1, 2, 101. ЗИН АН СССР. Изд. «Наука», Л., с. 118—132.
- Чиркова З. И. 1972. Сезонная динамика численности. 1. *sordidus* (*Cladocera*, *Macrothricidae*). Информ. бюлл., № 16, с. 34—37.
- Green J. 1966. Seasonal variation in egg production by *Cladocera*. J. Animal Ecol., 35, 1, p. 77—104.
- Negrea St. 1966. Autökologische Untersuchungen über die Cladocerenfauna des Oberschwemungsgebiets der Donau. Arch. Hydrobiol., suppl. XXX, 2, p. 115—160.
- Hanko B. 1927. *Ilyocryptus balatonicus*, eine neue *Cladocere* aus der gyttia des Balaton. — Sees. Arch. Balat., 1, p. 97—115.
- Herbst H. V. u. Andres H. 1963. Die *Cladoceren* des "Schwarzen Wassers" bei Wesel. Gewäss. U. Abwäss., 32, p. 79—93.
- Smily W. J. 1957. Distribution and seasonal abundance of Entomostraca in moorland ponds near Windermere. Hydrobiologia, XI, 1, Haag., p. 10—31.
- Schulze-Röbbecke G. 1951. Untersuchungen über Lebensdauer, Altern und Tod bei Arthropoden *Daphnia magna* St., *Dixippus* (*Carausius*) *morosus*. Brunner. v. Waltenwyll und *Melolontha melolontha*. L. Zool. Jahrb., 62, 4.
- Srámek-Husák R' 1962. Fauna C. S. R. *Branchiopoda*, 16. Praha, p. 284—291.
- Flößner D. 1972. Die Tierwelt Deutschlands. Krebstiere, Crustacea, Kiemen und Blattfüßer, Branchiopoda Fischläuse, Branchiura, t. 60, p. 235—242.
- Woynarowich E. 1959. Produktionsbiologische Charakterisierung der *Daphnia magna* St. Acta biol. Acad. Scient. Hung., 13.

МЕРМИТИДЫ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Река Волга с ее притоками относится к числу немногих водоемов, из которых мермитиды стали известны еще в начале нашего столетия. Первое указание принадлежит Зыкову (1903), по материалам которого Деман (De Man, 1903) описывает из русла Волги новый род и вид *Pseudomermis zykoffi* (Зыков, 1903). Почти одновременно по материалам Саратовской биологической станции Линстов (Linstow, 1904) описывает из Волги по сборам вблизи Саратова наряду с вышеупомянутым видом еще два новых — *Mermis piscinalis* и *Neomermis macrolaimus*. Для *M. piscinalis* Linst. описание неудовлетворительно, рисунков нет и вид до сих пор не распознан. Второй вид (по материалам А. С. Скорикова) из озера вблизи Саратова описан более удовлетворительно и сопровождается рисунками. Род и вид признаются реально существующими, хотя, насколько известно, еще не обнаруживались никем в последующее время. Первая обстоятельная работа по мермитидам из р. Волги и ее притоков принадлежит Стейнеру (Steiner, 1929), который исследовал и описал 11 видов по материалам Саратовской биологической станции, переданных А. Л. Бенингом вышеупомянутому автору. Здесь по 17 особям описывается 10 видов (и 1 точно не определенный), относящихся к 5 родам. Из них 9 видов описываются как новые и один в качестве нового подвида — *Limnomermis euvaginata simplex*. Вид *L. euvaginata* был описан по сборам из Новой Земли (Steiner, 1926). Уместно перечислить их для сравнения с тем, что было обнаружено в нашем материале: *Mesomermis oxycerca*, *M. bursata*, *Eumermis solenamphidis*, *E. behningi*, *Limnomermis trachelata*, *L. distoicha*, *L. potamophila*, *L. acroamphidis*, *L. euvaginata* Steiner simplex, *Hydromermis leptopostia*.

Сборы из Куйбышевского водохранилища, от плотины Волжской гидроэлектростанции им. В. И. Ленина у г. Тольятти по Волге до г. Коммунарки и по Каме до г. Набережные Челны, проводились с 1959 по 1970 год Куйбышевской станцией Института биологии внутренних вод АН СССР во время ежегодных стандартных рейсов и были переданы в Зоологический институт АН СССР автору настоящей статьи для обработки. Среди них нам удалось обнаружить лишь один вид, который условно можно отождествить с *L. distoicha* Steiner. Три других вида описаны нами ранее (Рубцов, 1972 а, 1972 б): *Gastromermis hiemalis* Rubz. из окрестностей Ленинграда, *Hydromermis borokii* Rubz. из Рыбинского водохранилища и *H. grandis* Rubz. из Чудского озера. Остальные 6 видов описываются как новые, что свидетельствует о крайне слабой изученно-

сти мермитид и своеобразии фауны слабо проточного водохранилища в пойме р. Волги. Здесь представляется уместным отметить некоторые общие таксономические и биологические особенности семейства мермитид, поясняющие значение этих паразитов и необходимость их более широкого исследования.

И. Н. Филиппев (1934) — выдающийся нематодолог, автор первого монографического обзора по мермитидам, считал их самой полезной группой среди паразитических нематод. Мермитиды имеют самый широкий спектр хозяев, заражая практически все отряды и семейства насекомых. Особенно интенсивно ими поражаются гетеротопные двукрылые — мошки, хирономиды, комары, слепни, мокрецы и другие водные насекомые. В результате заражения паразитами хозяин гибнет или полностью кастрируется. Распространены повсеместно, но встречаются повсеместно, очаговость — характернейшая особенность мермитид. Рядом с высоким заражением одной популяции в смежной популяции мермитиды могут отсутствовать. Самый обычный способ расселения мермитид осуществляется самим хозяином. При известных условиях паразит из личинки хозяина в процессе онтогенеза переходит во взрослое насекомое, которое и распространяет мермитид в смежные стации. В проточных водоемах процесс расселения облегчается течениями. По имеющимся наблюдениям, мошки сильнее и чаще других кровососов поражаются мермитидами вследствие реофильности, скученности отдельных популяций личинок хозяина и особенностей их питания (процеживание воды). Мелкие инвазионные личинки паразита заглатываются личинкой хозяина, через стенки кишечника проникают в гемоцель, где и продолжается развитие. В литературе имеются указания на близкое к 100%-му поражение популяций личинок мошек (Steiner, 1923, и др.). Автор неоднократно наблюдал подобное явление в Сибири и Ленинградской обл. (Рубцов, 1963). Аналогичное заражение личинок комаров (Lyengar, 1927) отмечалось в Индии. Недавно в Казахстане наблюдалось заражение мермитидами личинок слепней, достигавшее 40% и выше. Высокое заражение хирономид, в частности мотыля, отмечалось неоднократно в литературе (Thienemann, 1954). Стрелков (1964), изучая бентос Рыбинского водохранилища, столкнулся с фактом почти 100%-го заражения мотыля мермитидой *Strelkovimermis singularis* (Strelkov). В р. Луге Ленинградской области автор добывал до 100—200 мермитид с площади 0.1 м². Преобладали виды, поражающие личинок хирономид. В отдельных пробах дночерпателя (15×15 см) из оз. Хубсугул (Северная Монголия, материал обрабатывается автором статьи) количество мермитид нередко составляет десятки, иногда 100 и более особей в одной пробе. Подавляющее большинство из них — паразиты личинок хирономид. Хирономиды по числу видов составляют около 1/2 всего зооценоза в некоторых водных биотопах (Illies, 1967). Высокое летальное поражение некоторых наземных вредных насекомых и кровососущих двукрылых говорит о том, что мермитиды высоко полезные энтомофаги. Возможность лабораторного содержания и расселения мермитид делает их перспективными для биологической борьбы.

Иначе может оцениваться их значение при массовом поражении хирономид, в частности мотыля, который нередко преобладает по биомассе в бентосе многих различных по происхождению водоемов и служит кормом для рыб. Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1961) пришел к выводу, что массовое заселение дна мотылем, иногда в огромном количестве, — явление, свойственное вообще всем биотопам водохранилищ. Однако период массового размножения мотыля длится, по данным названного автора, около двух лет, после чего начинается спад его численности и «мо-

тылевая стадия» замещается нормальными биоценозами. О причинах колебаний численности мотыля нет единого мнения. Мермитиды, как возможный фактор колебания численности этого основного кормного компонента бентоса, в работах гидробиологов даже не упоминаются. В качестве вероятной причины этих колебаний численности мотыля предполагается истощение корма—бактериодетрита (Мордухай-Болтовской, 1963). Однако снижение численности мотыля на 3-й год, как правило, наблюдаемое в водохранилищах, едва ли может связываться только с истощением корма. В р. Луге, где, по моим наблюдениям с 1959 по 1966 гг., чрезвычайно обильна цветковая водная растительность и столь же богат детрит, в бентосе наблюдались резкие колебания численности личинок хирономид и паразитирующих на них мермитид. Уничтожение или значительное разреживание популяции хозяина может быть одной из причин сокращения численности паразита. Кроме того, сами мермитиды иногда сильно страдают от собственных паразитов (Рубцов, 1972 а). Зависимость между колебаниями численности мотыля и паразитизмом мермитид весьма вероятна. Факты и соображения в пользу такого заключения будут приведены ниже при рассмотрении биологии двух массовых видов мермитид — *Gastromermis hibernalis* Rubz. и *Strelkovimermis limniformis* sp. n. Здесь же необходимо отметить, что, несмотря на весьма вероятное значение мермитид в динамике биоценозов водохранилищ и особенно в численности гетеротопных двукрылых, в частности хирономид, они изучены пока очень слабо. Слабо известна биология и экология. Не выявлен даже видовой состав, хотя семейство очень богато видами. В каждом новом сборе новые виды составляют до половины и более общего числа видов. Причины слабой изученности мермитид многообразны. Скрытый образ жизни, очаговость распространения, усложненные циклы развития способствуют тому, что свободные и не питающиеся, паразитические и питающиеся в хозяине стадии резко меняют среду обитания и свое строение. До последнего времени отсутствовала специальная методика сбора, хранения и таксономического исследования мермитид. Одним из существенных препятствий в систематическом исследовании мермитид было то, что собирателям, обычно гидробиологам или энтомологам, встречаются личинки, диагностика которых отсутствует. Диагностика же взрослых, разработанная нематодологами, основывается на признаках, которых нет у личинок, вследствие чего личинки не определяются. Однако они встречаются в 5—6 раз чаще, чем взрослые, и потребность в их определении более актуальна. За последние годы в практике таксономического исследования и описания мермитид все чаще используются признаки личинок. По строению пищеварительной системы и органов, связанных с ней, по кутикуле, трофосоме, стихозоме, строению головной капсулы и хвоста, по зачаткам копулятивных органов личинки различаются не хуже, чем взрослые, по признакам, свойственным только им (Рубцов, 1963, 1972 а и др.). Случайные и попутные сборы гидробиологов с помощью дночерпателя, шупа или драги малоэффективны для выявления фауны мермитид. Гораздо больше дает специальный сбор хозяина в очагах нахождения мермитид, выведение постпаразитических личинок и содержание их до полупения взрослых червей. Для водных мермитид эта задача не представляет особых трудностей. Постпаразитические личинки в течение 1—2 недель линяют во взрослых (Рубцов, 1969).

Материал по мермитидам собран в основном в Куйбышевском (631 особь) и в небольшой части в Саратовском водохранилищах (4 особи). Несколько особей не было использовано из-за плохой сохранности. Для сравнения можно указать, что большинство первых исследований по мер-

митидам основывалось на единичных особях. Важнейшие работы по систематике мермитид (Dady, 1913) по европейским озерам (Steiner, 1929), по Волге и ее притокам — сделаны на немногих десятках особей. В сборах Коми филиала АН СССР найдено 250 особей. В них обнаружено около 50 видов, из них свыше 40 — новые виды. В сборах Института зоологии и ботаники АН Эстонской ССР было 330 особей. Они собраны в различных водоемах (Чудское озеро, оз. Выртъярв и многие другие непроточные и проточные водоемы на Кольском полуострове и Валдайской возвышенности), обследовавшихся в течение 12 лет. При их обработке автором выявлено свыше 65 видов, из них около 60 оказались новыми (Рубцов, 1972 б). По числу особей сборы из Куйбышевского водохранилища вдвое превосходят сборы, поступившие из Эстонии. Сборы бентоса и выборка мермитид производились с 1956 по 1970 гг. Мермитиды в 1956—1958 гг., когда наблюдался высокий подъем численности мотыля, встречались в заметных количествах, но материалы эти не сохранились.

Изменение численности мермитид двух доминирующих видов по годам выданы из следующих цифр.

Год	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970
Число особей	218	16	7	20		—	—		148	71	40	68

Приведенные цифры, конечно, лишь приблизительно отражают действительную численность мермитид. На их значениях могли отражаться различная интенсивность исследования в разные годы и другие случайные факторы. Уместно привести изменения численности мотыля за 1959—1963 гг. по данным Ляхова (1971).

Годы	1959	1960	1961	1962	1963
Число экз/м ²	377 ± 51	285 ± 70	140 ± 15	140 ± 10	120 ± 5

Как можно видеть, количество мотыля за названные годы сократилось почти вдвое. Причины этих колебаний не вполне ясны, но, вероятно, это результат влияния совокупности условий питания, гидрологического режима в водоеме, паразитов и др. Чрезвычайно существенным пробелом является отсутствие сведений о мермитидах за 1955—1958 гг., когда начали наполняться Горьковское и Куйбышевское водохранилища, и за 1963—1966 гг., когда они уже существовали.

Основным хозяином *Gastromermis hibernalis* Rubz. по многократно и точно установленным фактам для Ленинградской обл. являются мотыли — *Tendipes plumosus* L. и *T. tentans* F. Для второго вида — *Strelkovimermis limnoformis* sp. n. — основной хозяин точно неизвестен. Для близкого вида — *St. singularis* (Strelkov) — хозяином служат *Tendipes plumosus* L.

По Морадухай-Болтовскому (1961), который проследил развитие биоценозов в Горьковском и других водохранилищах, разрушение старых и возникновение нового биоценоза начинаются в первый же год. Хируномиды (чаще всего *Tendipes plumosus* L.), существовавшие в небольших водоемах по соседству с возникавшим Куйбышевским водохранилищем, после вылета взрослых комаров, быстро заселяли его. На второй год они

уже доминировали в биомассе бентоса: по численности достигали 3000—4000 экз/м², а по биомассе составляли в среднем около 98%, причем мотыль составлял около 90% (Мордухай-Болтовской, 1961). Расселение мермитид осуществляется только взрослыми хозяевами в тех редких случаях позднего заражения личинки хозяина, когда червь переходит через куколку во взрослое насекомое и в нем паразитическая личинка завершает развитие. Пораженные паразитом кастрированные самки летят к местам яйцекладок, как нормальные. При контакте с водой зрелые паразитические личинки покидают хозяина и завершают развитие в новом водоеме. В случае раздельнополости и необходимости оплодотворения у мермитид требуется редкое сочетание условий для акклиматизации вида в новом водоеме. Заражение хозяина осуществляется при случайном контакте с инвазионной личинкой. Распространение мермитидной инвазии в новом местообитании возможно лишь при высокой плотности хозяина и прочих благоприятных условиях. Этим объясняется очаговость распространения мермитид, отсутствие их во многих, пригодных для хозяина и паразита, условиях, запаздывающее возникновение и развитие мермитидной эпизоотии в течение ряда лет. Возможно, именно этим объясняется отсутствие мермитид в сборах 1956—1957 гг.

В 1958 г. мермитиды уже были обнаружены в Куйбышевском водохранилище, хотя и не сохранились в сборах. В 1959 г. наблюдается массовое заражение хозяина — пик численности мермитид. По данным Мордухай-Болтовского (1961), с 1958 г. начинается резкое снижение численности мотыля. Совпадение этого снижения с пиком численности основных летальных паразитов нам представляется не случайным. Вероятно и здесь, как это неоднократно установлено наблюдениями над мошками, высокое заражение хозяина приводит к такому сокращению его численности, при котором случайный контакт и инфицирование ограничиваются. Возможно, именно этим обстоятельством объясняется исчезновение мермитид в сборах бентоса за 1963—1966 гг. За эти годы происходит нарастание плотности мотыля. Второе нарастание численности мермитид (в 1967 г.) и последующее снижение (в 1968—1970 гг.) имеют аналогичный характер и быть может объясняются аналогичными причинами.

Ниже мы приводим описание 10 видов. Ввиду обычной в природе редкости нахождения мермитид, которая со временем наступит и для мермитид Куйбышевского водохранилища в связи со стабилизацией биocenозов, мы, как принято при описаниях этих паразитов, приводим все имеющиеся в этикетках сведения по их экологии, биологии, стациальному и географическому распространению в Куйбышевском водохранилище. Для краткости в дальнейшем слова «Куйбышевское водохранилище» не повторяются.

Наименования разрезов даны по схеме Дзюбан (1960). Приводимые здесь сведения о бентосе и его динамике заимствованы из работ Ляхова (1960) и Мордухай-Болтовского (1963).

При описании видов мы пользуемся принятыми у нематодологов сокращенными обозначениями: L — длина тела, мм; a — отношение длины тела к его наибольшему диаметру; b — отношение длины тела к длине пищевода; c — отношение длины тела к длине хвоста; V — отношение расстояния от переднего анального конца тела до вульвы к длине тела, %. Голотипы всех новых видов хранятся в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде. Цифры на масштабных линейках — мк.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВИДОВ

Bathymermis postica sp. n. (Рис. 1)

Ж L=13.5, a=56, b=45, V=54%.

Ж*. Головная капсула остро закруглена, хвост тупой, широко ок-

* Здесь и далее в тексте по техническим причинам вместо общепринятых символов буквами М обозначены особи мужского пола, Ж — особи женского пола.

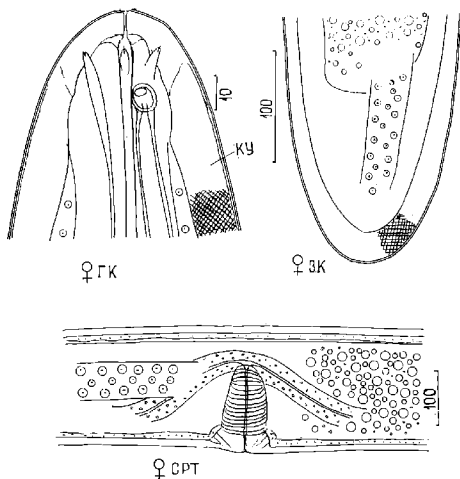


Рис. 1. *Bathymermis postica* sp. n., М

Обозначения к рис. 1—8. а — амфид взрослого червя; ал — амфид личинки; ва — вагина; вор — воротничок пищевода; ГК — головная капсула; ГКЛ — головная капсула личинки; жо — железный отдел пищевода; заа — зачаток вагины; ЗК — задний конец тела взрослого червя; ЗКЛ — задний конец тела личинки; ка — кантик пищевода личинки; ку — кутикула; лх — латеральные хорды; ма — матка; оц — оциты; пар — споры паразита; пи — пищевод; пла — пищевод личинки; спф — сперматофор; СРТ — середина тела взрослого червя; СРТЛ — середина тела личинки; хл — хвостовой придаток личинки

руглый. Диаметр головы на уровне папилл 40 мк, на уровне нервного кольца — 100 мк, на уровне вагины — 240 мк, так что отношение между этими величинами составляет 1:2,5:6. Кутикула толстая, на большей части тела 13—14 мк, на головной капсуле тоньше — 6—7 мк, на конце хвоста утолщена до 27—28 мк, с явственной перекрестной волокнистостью. Латеральные хорды узкие, перед нервным кольцом около $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{10}$ диаметра тела с клетками в 1—2 ряда, в средней части тела чуть менее $\frac{1}{3}$ диаметра тела с клетками в 3 ряда, на хвосте сдвинуты дорсально и шириной около $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ диаметра тела. 6 острокопических папилл на одном уровне. Амфиды коротко-овальные, почти круглые, размером 9×7 мк, с округлым отверстием позади и дорсальнее латеральных папилл на расстоянии около 15 мк от них. Рот апикальный. Стома узкая. Пищевод расширен на переднем конце и слегка не достигает кутикулы, без кантика. Диаметр пищевода позади амфидов 3 мк. Протяженность пищевода не установлена из-за плотного слоя гранул трофосомы; последняя не достигает нервного кольца и конца хвоста на $\frac{1}{2}$ диаметра тела. Вульва прямая, с сильно утолщенными губами, в 2—3 раза толще, чем кутикула. Вагина остро конусовидная, удлиненная, длиной 130 мк, ее канал прямой, перпендикулярный к продольной оси тела, соединяется с рукавами матки значительно выше середины тела. Трофосома плотно запол-

яена неравноволицими сферическими гранулами, прикрывающими зачатки яичников. Хвост тупой, округлый.

Хозяин неизвестен.

От наиболее близкого вида *B. fuhrmani* Dad. отличается иными отношениями размеров тела: головная капсула вдвое шире, а тело посредине тоньше, пищевод не достигает кутикулы. Кутикула имеет иное строение и иную толщину на разных участках тела, вагина относительно тонкая и более длинная.

Бывшее русло Волги, Жадинский разрез¹, ст. 34, глубина 33 м, в иле, 22 V 1967, 1 Ж, Голотип — самка в препарате, № 9106.

Hydromermis boroki Rubz.

Вид описан по материалам А. А. Стрелкова из сборов в Рыбинском водохранилище у пос. Борок. Отличается от *H. albicola* Steiner более мелкими амфидами и иным их расположением, конечным расположением рта и строением кутикулы; от *H. grandis* Rubz. — более мелкими размерами (250—310 против 500—600 мк), более короткой спикулой, иной ее формой и шагреневкой.

Свияжский разрез, ст. 10, русло Свияги, на глубине 12,5 м, в тонком иле с песком, 5 VIII 1959, 1 М; там же, с глубины 11,5 м, среди ила, 3 VIII 1962, 1 Ж; там же, на глубине 8 м, среди ила, 29 IV 1967, 4 Ж и 1 М; там же, с глубины 6 м, среди сильно заиленного песка с растительными остатками, 5 VIII 1967, 1 М. Камский разрез, ст. 18, бывшее русло Архаровки, с глубины 9 м, среди ила с растительными остатками, 4 X 1959, 1 Ж. Волжский плес, ст. 50, у Звенигово, вблизи левого берега Волги, с глубины 5 м, в мелком заиленном песке, 7 X 1960, 1 Ж и 2 М. Нововедичинский плес, ст. 66, левая пойма в районе Подвалья, с глубины 12 м, среди ила с растительными остатками, 8 IX 1967, 2 М; там же, с глубины 10 м, заиленная почва с растительными остатками, 5 X 1967, 1 Ж. Всего 15 особей, из них 8 Ж и 7 М.

Hydromermis grandis Rubz.

Описан по М из оз. Седъявр на Кольском полуострове. К этому же виду отнесены и многочисленные особи из Чудского озера. Отличается от *H. contorta* (Linstow) Hagmeier крупными размерами тела, в частности амфилов, иной их формой, вдвое более длинной и тонкой спикулой и своеобразной инкрустацией на ее конце.

Свияжский разрез, ст. 9, в русле у с. Васильево, с глубины 11 м, среди серого ила, 13 V 1968, 1 М. Камский разрез, ст. 19 б, Кама у Сорочьих гор, вблизи берега, с глубины 0,7 м, среди лугового дерна, 4 VII 1959, 1 Ж. Волго-Камский разрез, ст. 45, в бывшем русле Камы, с глубины 20 м, 10 V 1970, 1 М. Ундорский плес, ст. 21, русло Волги у с. Ундоры, с глубины 32 м, в тонком сером иле, 9 VI 1970, 4 М; там же, с глубины 36 м, в тонком сером иле, 7 X 1970, 1 М. Нововедичинский плес, ст. 66, в левой пойме Волги у Подвалья, с глубины 12 м, в иле с растительными остатками, 8 IX 1967, 1 М. Николо-Черемшанский разрез, ст. 27, в бывшем русле Черемшана выше Борка, с глубины 13 м, в черном иле, 8 X 1970, 1 М. Черемшанский разрез, ст. 30 б, у левого берега, с глубины 9 м, среди дерна с песком, 11 VI 1959, 1 Ж. Всего 11 особей, из них 2 Ж и 9 М.

Strelkovimermis limnoformis sp. n. (рис. 2)

Ж. $L=36-48$ мм, $a=120-145$, $b=5$, $V=49-50\%$.

М. $L=19-25$ мм, $a=80-90$, $b=5.1-6.3$, $c=70$.

ЖМ. Тело относительно тонкое и длинное, сильно приостренное к переднему и заднему концам. Кутикула тонкая, у взрослых без видимых

¹ Это название присвоено Березовскому разрезу Куйбышевской станцией ИБВВ АН СССР в связи с 70-летием В. И. Жадина — основателя створной методики изучения рек и водохранилищ, установившего этот створ в 1954 г.

волокон, у личинок со слоями тонких, перекрещивающихся волокон. Латеральные хорды относительно узкие, их ширина на большей части тела у Ж около $\frac{1}{4}$, у М — около $\frac{1}{3}$ диаметра тела. Сублатеральные хорды отчетливо выражены. 6 головных папилл на одном уровне. Амфиды относительно небольшие и сравнительно слабо сдвинуты кзади на $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ диаметра головы на уровне головных папилл. Рот конечный. Передний край пищевода на переднем конце расширен, с слегка утолщенными стенками и мускулистыми волокнами, идущими косо назад от утолщений; передний край пищевода достигает кутикулы без воронки с небольшим кантиком в углублении стенки кутикулы.

Ж. Диаметр головы 60—94 мк, на уровне первого кольца — 160—175 мк, посреди тела — 250—370 мк, так что отношение между средними из этих величин будет 1:2,2:4. Кутикула равномерно тонкая — 6—7 мк на большей части тела, лишь слегка тоньше спереди головной капсулы, на кончике хвоста и ближе к вентральной стороне тела чуть утолщена. Латеральные хорды с клетками преимущественно в 3 ряда, причем клетки дорсального ряда значительно крупнее вентральных (рис. 2, лх). Амфиды овальные, размером 11×14 мк, с небольшим отверстием позади латеральных папилл на расстоянии 15 мк. Диаметр пищевода на большей части тела около 6 мк, спереди достигает кутикулы и здесь его ширина 7—8 мк; кантик по переднему концу не выражен. Длина пищевода около 6—8 мм, т. е. около $\frac{1}{5}$ длины тела. Трофосома начинается сразу позади первого кольца, с мелкими шаровидными гранулами, часто не достигает заднего конца тела на 2—3 его диаметра. Яичники спереди не достигают конца тела на 1,4—2 мм и передний их конец загнут назад; на заднем конце тела они начинаются на расстоянии 2—3 мм и их конец не загнут. Ооциты посреди длины яичников располагаются в 4—5 рядов (на оптическом разрезе), на концах их число уменьшается — до 3—2 рядов. Вульва почти прямая, с утолщенными стенками, располагается около середины тела. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая, без резкого разделения на мускулистый и железистый отделы, ее длина 350—400 мк, диаметр — 55—60 мк. Рукава матки узкие, на расстоянии 700—500 мк от вагины расширены и имеют сильно мускулистые стенки; железистая часть яйцеводов длиной 500—600 мк, вначале канал имеет сильную кольцевую мускулатуру, которая по направлению к яичникам постепенно замещается все более крупными железистыми клетками (рис. 2, жо₁, жо₂). Хвост тупой, иногда снизу с тупым углом. Яйцо шаровидное, диаметром 70—75 мк.

М. Диаметр головы 50—60 мк, на уровне первого кольца — 160—170 мк, посреди тела — 275—300 мк, на уровне ануса — 140—145 мк, так что отношение между средними из этих величин будет 1:3:5,3:2,6. Кутикула равномерная по всему телу, толщиной 4—5 мк. Амфиды округло овальные, размером 12×15 мк, с небольшим (5 мк) округлым отверстием позади и чуть дорсальнее латеральных папилл. Диаметр пищевода 4 мк, длина — 3,4—3,6 мм. Трофосома сзади достигает основания спикул и, остро суживаясь, заходит вентрально под основание спикул. 2 сравнительно короткие (200—250 мк) слабо и равномерно изогнутые спикулы, шириной около 25 мк на всем протяжении. Кончик спикул закруглен. Мускулатура копулятивного аппарата слабо развита. Ретрактор сильный, но короткий. Продольные мускульные волокна вдоль канала спикул слабые. Хорошо развиты латеро-вентральные бурсальные мускульные волокна и фиксаторы (мускулы, простирающиеся от дорсальной стенки к каналу спикул). Половые папиллы в 3 ряда, мелкие, неясные, числом свыше 30.

Постпаразитические личинки. Размеры чуть крупнее,

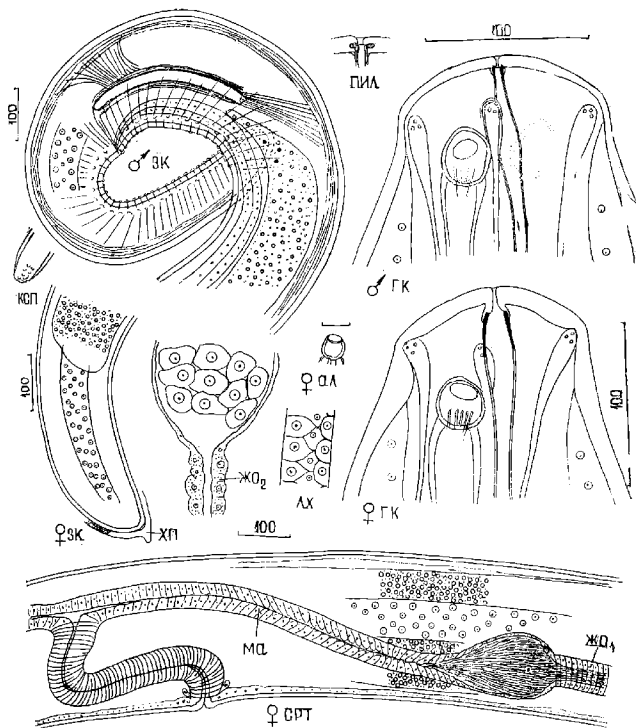


Рис. 2. *Stethoimermis limniformis* sp. n.,

особенно по толщине тела. Кутикула толщиной 6—7 мк, по переднему краю вдвое тоньше, с явственной перекрестной волокнистостью. Пищевод на переднем конце образует кантик в кутикуле. Амфиды мелкие, размером 9×8 мк. Хвостовой придаток короткий, остроугольный или притупленный (рис. 2, ХП).

Отличается от *S. singularis* (Strelkov) вдвое меньшей длиной тела, но большей его толщиной ($a=120-145$ против 450—500), более крупными амфидами, строением половых путей (эячины, матки и яйцеводов), притупленным хвостом и другими признаками; от *S. repanda*

сп. п. — вдвое большей длиной тела, наличием хвостового приростения у взрослых червей и хвостового придатка у личинок.

Биология. Второй по численности вид. Добыто 253 особи, т. е. более $\frac{1}{3}$ общего числа мермитид, собранных в Куйбышевском водохранилище за 12 лет.

Хозяин — вероятно, личинки крупных хирономид.

Распространен очагово. Обнаружен лишь на 13 станциях из общего числа 57, в 42 пробах бентоса из общего их числа 266. На очаговость распространения указывает также тот факт, что из 13 станций на 4 станциях вид обнаружен дважды, а на 4 других — от 5 до 10 раз. Подавляющее число особей собрано в 1967 и 1970 гг. В отдельных пробах оно составляло свыше двух десятков (до 26 особей), что может служить указанием на локальные и периодические колебания численности вида. Из излагаемых ниже сведений о распространении и численности разных стадий развития можно заключить, что взрослые появляются в начале лета (с июня) и встречаются до ноября. Численность особей, добытых с 1959 по 1970 гг., значительно колебалась.

Год	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970
Число особей	11	—	2	2	—	—	—	—	129	51	29	29

Как и у массового вида *Gastromermis hibernalis* Rubz., первый пик численности наблюдался в 1959 г., т. е. на 4-й год после начала заполнения водохранилища. Имеется также перерыв с 1963 по 1966 г. Но в отличие от *G. hibernalis* здесь отчетливо выражен второй пик численности, начинающийся в 1967 г. *S. limnoformis* обнаружен в течение трех последующих лет в заметных количествах и встречается чаще, чем *G. hibernalis*. Причины этих колебаний численности неясны.

В течение всего вегетационного периода встречаются как взрослые на различных стадиях половой зрелости, так и постпаразитические личинки. Однако последние встречаются чаще в июне и в октябре — ноябре. Это может служить указанием на возможность развития в течение года по крайней мере двух поколений и зимовка постпаразитических личинок. Отсутствие в сборах из бентоса молодых паразитических личинок указывает на то, что зимовка их протекает, как это известно для *S. singularis* (Strelkov), в хозяине. Взрослые черви численно преобладают над постпаразитическими личинками (218 против 35). Обычно в бентосных пробах из водоемов более северных широт личинки встречаются в 5—6 раз чаще, чем взрослые. Это может служить дополнительным свидетельством растянутости развития и зимовки паразита преимущественно в хозяине. Самки по численности почти вдвое превосходят самцов (143 и 75). Свободноживущие взрослые черви и постпаразитические личинки встречаются чаще всего в илу на разных глубинах, преимущественно на глубине 20—30 м. Добываются изредка совместно с *S. repanda* sp. n.

Свияжский разрез, ст. 10, бывшее русло Свияги, с глубины 12,5 м, в тонком иле с песком, 5 VIII 1959, 2 постпаразитические личинки, из них 1 Ж и 1 М; там же, на глубине 12 м, в черном жирном иле, 4 IX 1959, 5 постпаразитических личинок из них 3 Ж и 2 М; там же, на глубине 11 м, в иле, 4 X 1961, 2 Ж, из них 1 постпаразитическая личинка; там же, на глубине 11,5 м, в иле 3 VIII 1962, 1 Ж; там же, на глубине 12 м, в иле, 8 X 1962, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 8 м, в сером иле, 29 IV 1967, 1 постпаразитическая личинка Ж; ст. 13, Грязный затон, 9 VII 1959, 1 Ж. Камский разрез, ст. 18, бывшее русло Архаровки, на глубине 9 м, в иле с крупными

растительными остатками, 4 X 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж. Ундорский разрез, ст. 21, бывшее русло Волги у Ундор, на глубине 29 м, в сером иле, 11 VII 1967, 18 Ж, 2 М; там же, на глубине 28 м, в сером иле, 8 VIII 1967, 13 Ж, 4 М; там же, на глубине 26 м, в иле, 5 IX 1967, 21 Ж, 2 М; там же, на глубине 23 м, в сером иле, 3 X 1967, 3 Ж; там же, на глубине 26 м, в сером иле, 6 VI 1968, 9 М, из них 5 постпаразитических личинок; там же, на глубине 31 м, в тонком иле, 4 VIII 1969, 5 Ж, 2 М; там же, на глубине 32 м, в сером иле, 1 XI 1970, 4 Ж, 1 постпаразитическая личинка М; Ульяновский плес, ст. 56, русло у Шиловки, на глубине 25 м, в иле, 2 XI 1967, 1 Ж; там же, на глубине 29 м, в иле с камешками, 4 VIII 1969, 2 Ж. Новодевичинский плес, ст. 65, русло у Подваля, на глубине 30 м, в иле 9 VIII 1967, 3 Ж, 8 М; там же, на глубине 30 м, в иле, 8 IX 1967, 3 Ж, 1 М; ст. 66, левая пойма у Подваля, на глубине 12 м, в иле с растительными остатками, 8 IX 1967, 1 Ж; там же, на глубине 10 м, в заиленной почве с растительными остатками, 5 X 1967, 1 Ж. Жадинский разрез, ст. бывшая 32, Притеррасная речка, на глубине 36 м, в сером иле, 12 VII 1970, 1 постпаразитическая личинка Ж, 1 М; ст. 34, бывшее русло Волги, на глубине 30 м, в сильно загрязненном песке, 14 VII 1967, 1 Ж; там же, на глубине 36 м, в тонком сером иле, 11 VI 1970, 1 постпаразитическая личинка Ж. Черемшанский залив, ст. 1, Черемшан у Мелекесса, на глубине 4 м, в сильно заиленном песке, 7 VII 1959, 1 Ж; ст. 6/№, Каменный карьер ниже Мелекесса, 6 X 1959, 1 Ж. Николо-Черемшанский разрез, ст. 27, русло Черемшана, на глубине 8 м, в черном иле с растительными остатками и дрейссеной, 12 VII 1967, 20 Ж, из них 1 постпаразитическая личинка, 6 М; там же на глубине 9 м, в черном иле, 9 VIII 1967, 3 Ж; там же, на глубине 10 м, в иле, 8 IX 1967, 2 Ж, 3 М, из них 1 Ж и 2 М — постпаразитические личинки; там же на глубине 8 м, в сильно заиленной почве, 9 VII 1968, 7 Ж, из них 1 постпаразитическая личинка, 19 М; там же, на глубине 8 м, в иле, 2 XI 1968, 11 Ж, 5 М; там же, на глубине 10 м, в иле, 9 VI 1969, 6 постпаразитических личинок М; там же, на глубине 12 м, в черном иле, 8 VII 1969, 2 Ж, из них 1 постпаразитическая личинка, 4 М; там же, на глубине 7 м, в заиленном грунте с растительными остатками, 9 X 1969, 3 Ж; там же, на глубине 10 м, в сером иле с растительными остатками, 11 VII 1970, 6 Ж, 5 М; там же, на глубине 13 м, в черном иле, 8 X 1970, 1 Ж; ст. 28, бывший овраг в левой пойме Черемшана, выше Борка, на глубине 5 м, в песке с черным илом, 12 VII 1967, 2 Ж; там же, на глубине 5 м, в заиленной почве с растительными остатками и дрейссеной, 9 VIII 1967, 4 Ж, 2 М; там же, на глубине 4 м, в иле с почвой и растительными остатками, 8 IX 1967, 4 М; там же на глубине 8 м, в сером иле с детритом и мелким песком 10 VI 1970, 3 Ж, 7 М, из них 1 Ж и 2 М — постпаразитические личинки; там же, на глубине 6 м, в сером иле с детритом, 7 VIII 1970, 2 Ж; ст. 58, русло Черемшана у Никольского, на глубине 9 м, в черном иле, 4 XI 1969, 4 Ж, 1 постпаразитическая личинка М. Всего 253 особи, из них 143 Ж, 75 М, 15 постпаразитических личинок Ж, 20 постпаразитических личинок М.

Голотип — самец, собранный 8 VIII 1967, в русле у Ундор, хранится в препарате № 9071. Аллотип — самка в препарате № 9702. Рисунки к голотипу.

Strelkovimermis repanda sp. n. (рис. 3)

Ж $L=16.3-20.2$ мм, $a=118-130$, $b=7-8$; $V=49-52\%$.

М $L=11-12$ мм, $a=106-120$, $b=8-9$, $c=140-150$.

ЖМ. Тело резко суженное к переднему и заднему концам, хвост округленный. Кутикула тонкая, на головной капсуле у Ж вдвое, у М слегка тоньше, на кончике хвоста у Ж заметно утолщена, без видимой перекрестной волокнистости. Латеральные хорды перед нервным кольцом из двух рядов клеток, со следами третьего, срединного, позади нервного кольца и на большей части тела — около $\frac{1}{2}$ диаметра тела с клетками у Ж в 4—5 рядов, у М — в 3 ряда. На хвосте ширина латеральных хорд и число рядов клеток в них уменьшается (рис. 3, Ж, ЗКЛ, лх, М, ЗКЛ, лх). Дорсальная и вентральная хорды перед нервным кольцом из крупных клеток. 6 папилл на одном уровне. Амфиды овальные, в передней части шире, чем в задней, относительно крупные, с округлым отверстием, расположенным чуть дорсальнее и позади латеральных папилл на расстоянии $\frac{1}{3}$ диаметра головы. Рот в широкой пологой воронке, слегка сдвинут вентрально, что особенно заметно у М (рис. 3, М ГКЛ, ро). Стома относительно широкая, но вдвое уже, чем пищевод. Пищевод на переднем конце расширен, имеет здесь утолщенные стенки, к которым подходят сильные мускулистые волокна; пищевод не до-

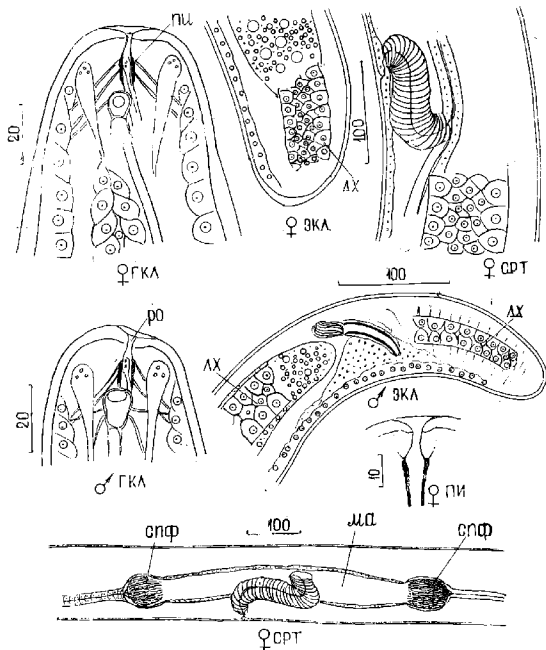


Рис. 3. *Strelkovimermis repanda* sp. n., Ж и М

стигает стенок кутикулы и не образует кантика, ни у личинок, ни у взрослых. Диаметр пищевода 3,5—4 мк. Трофосома не прерывается на всем протяжении тела, у Ж почти достигает заднего конца тела, у М — доходит до головки зачатка спикулы.

Ж. Диаметр головной капсулы на уровне папилл 55 мк, на уровне перьяного кольца — 100 мк, посреди тела — 145 мк, так что отношение между этими величинами будет 1:1,8:2,6. Амфиды округло овальные, размером 16×14 мк. Вульва прямая. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая, с коротким 1-м и 3-м коленами, длиной 230 мк, диаметром 40 мк. Рукава матки широкие, длиной 200—300 мк, заканчиваются округлыми расширениями, в одном из которых у неполовозрелой Ж задерживается сперматофор (рис. 3, Ж, СРТ, спф). Каналы яйцевода относительно длинные, тонкие. Овоциты на оптическом разрезе яичников в 3 ряда. Яйцо шаровидное, диаметром 40—50 мк.

Зрелые М отсутствуют.

Постпаразитические личинки. Ж. Диаметр головы 48—50 мк, на уровне нервного кольца — 90—96 мк, посредине тела — 145—155 мк, так что отношения между средними из этих величин будут 1:1.8:3.1. Пищевод спереди не достигает кутикулы и образует утолщение — рис. 3, Ж, ГЖЛ, пи.

Амфиды размером 9×7.6 мк. Хвост на конце плавно и широко округлый, без следов хвостового придатка или приосерения.

М. Диаметр головы 40 мк, на уровне нервного кольца — 75—80 мк, тела посредине — 90—100 мк, на уровне ануса — 80 мк, так что отношение между средними из этих величин будет 1:1.9:2.4:2. Зачаток спиккулы у зрелой постпаразитической личинки достигает длины 60 мк, слегка изогнут и, начиная от головки к концу спиккулы, заметно суживается. Хвост округлый, без следов хвостового придатка.

Сходен с *S. limniformis* sp. n. Отличается вдвое более мелкими размерами, относительно крупными амфидами и короткими рукавами матки (сравни рис. 2, Ж, СРТ, ма, с рис. 3, Ж, СРТ, ма), слегка сдвинутым вентрально ртом, иным строением пищевода спереди.

Связьский разрез, ст. 10, бывшее русло Свияги, с глубины 12.5 м, среди ила с толстым песком, 5 VIII 1959, постпаразитические личинки 2 Ж и 4 М; там же, с глубины 11.5 м, в иле, 2 X 1959, 1 М и 6 постпаразитических личинок, из них 5 Ж и 1 М; там же, с глубины 12 м, в иле, 2 XI 1959, 3 Ж, из них 2 постпаразитические личинки. Всего 15 особей.

Голотип — постпаразитическая личинка Ж в препарате № 9433.

Ж *Gastromermis acutiscula* sp. n. (рис. 4)

Ж. L = 12.5 мм; a = 92; b = 3.5; V = 53 %

Ж. Диаметр головной капсулы 45 мк, на уровне нервного кольца — 95 мк, на уровне вульвы — 136 мк, так что отношения между этими величинами будут 1:2.1:3. Кутикула тонкая на большей части тела — 3 мк, на уровне нервного кольца — 4 мк, по переднему краю головной капсулы — 3 мк. Латеральные хорды на большей части по ширине около $\frac{1}{3}$, перед хвостом около $\frac{2}{5}$ диаметра тела, из двух полос, разделенных отчетливым швом, с клетками по 2 ряда в каждой полосе, т. е. всего 4 ряда, на хвосте — в 5—6 рядов. Головная капсула спереди ассиметрична, 6 папилл на одном уровне с 16 сенсиллами. Амфиды относительно крупные, яйцевидной формы, размером 10×8 мк, с округлым отверстием чуть дорсальнее и позади латеральных папилл на расстоянии 12 мк. Рот сдвинут вентрально на $\frac{1}{2}$ радиуса окружности по папиллам. Стома узкая, пищевод кончается в кутикуле головной капсулы, образуя воротничок. Диаметр пищевода около 3 мк, его длина 3.5 мм. Вульва прямая, позади середины тела. Зачаток вагины цилиндрический сильно S-образно изогнутый, как показано на рис. 4, ва. Трофосома не достигает конца хвоста на $1\frac{1}{2}$ диаметра тела, вентрально косо срезана и на конце закруглена. Яичники не развиты и их зачатки не видны из-за плотного слоя равновеликих шаровидных гракул. Хвостовой придаток остроконический, сильно изогнутый на вентральную сторону, длиной 80 мк.

Сходна по форме зачатка вагины с *G. pseudorosea* Rubz., описанной из р. Суур — Эмайги в Эстонии. Отличается мелкими размерами, иными отношениями тела, иным расположением рта, яйцевидными амфидами, строением латеральных хорд, загнутым вентрально хвостовым придатком и другими мелкими деталями строения.

По размерам, форме головной капсулы, расположению рта и хвостовому концу сходен с *Limnomermis potamophila* Steiner, описанному из р. Белой (Steiner, 1929). Однако он изображает на рисунке 6 хорд, что

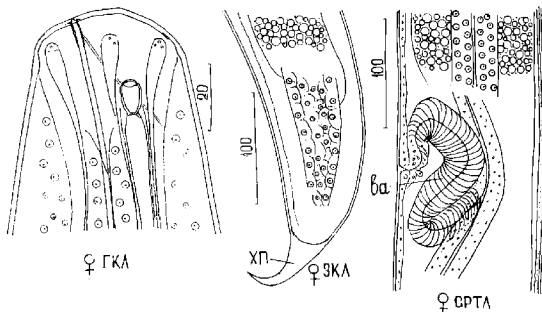


Рис. 4. *Gastromermis acutiscula* sp. n., Ж.

не свойственно этому типичному представителю рода *Gastromermis* Mic, у которого всегда 8 хорд.

Связянский разрез, ст. 10, бывшее русло Свияги, на глубине 12 м, из жирного черного ила, 4 IX 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж.

Голотип — постпаразитическая личинка Ж в препарате № 9353.

Gastromermis hibernalis Rubzov, 1972 (рис. 5)

Вид описан по материалам, полученным из личинок *Tendipes plumosus* L., собранным в окрестностях Ленинграда.

Новый и богатый материал из Куйбышевского водохранилища слегка отличается от такового из Ленинграда, что позволяет уточнить диагноз, который мы приводим здесь в дополненной, но сокращенной форме.

Ж $L=45-68$ мм, $a=130-170$, $b=4-5$, $V \sim 50\%$.

М $L=29-48$ мм, $a=110-140$, $b=4-5$, $c=96-150$.

ЖМ. Кутикула тонкая, на большей части тела около 3 мк. Латеральные хорды относительно узкие, на большей части тела около $\frac{1}{4}$ диаметра тела, у Ж иногда относительно чуть шире, всегда отчетливо разделенные швом или бороздкой по всей длине, так что дорсальная полоса чуть шире у М и в $1\frac{1}{2}$ раза у Ж шире вентральной; перед нервным кольцом латеральные хорды остро выклиниваются, с клетками в 1—2 ряда в каждой полосе; посреди тела клетки в 4—5 рядов. Головная капсула у М с явственной шейной перетяжкой, у Ж она слабо выражена или вовсе незаметна. 6 головных папилл на одном уровне, но расстояние между дорсальными и латеральными больше, нежели между латеральными и вентральными благодаря вентральному расположению рта и амфидов. Рот на уровне или чуть позади уровня окружности по папиллам. Амфиды на уровне половых папилл, а их передний конец слегка заходит вперед за уровень папилл. Амфиды вытянуто-яйцевидные, расширенные кзади, с узким щелевидным отверстием, расположены над латеральными папиллами. От амфидов к переднему концу пищевода простираются отчетливо выраженные шершавые волок-

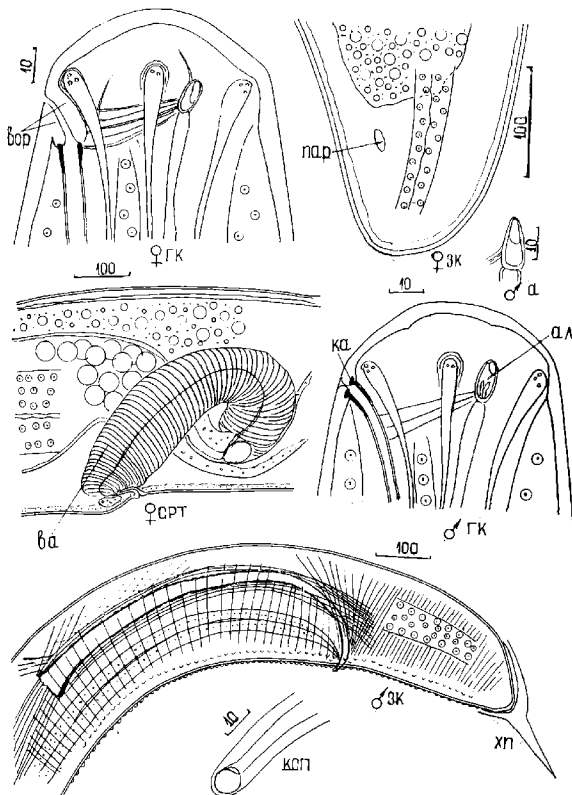


Рис. 5. *Gastromermis hibernalis* Rubz., ♀.

на. Длина пищевода около $\frac{1}{4}$ длины тела. Хвост тупой, его дорсальная сторона более выпуклая.

Ж. Диаметр на уровне головных папилл 72—90 мк, на уровне нервного кольца — 150—176 мк, посреди тела — 350—400 мк, так что отношение между средними из этих величин будет 1:1.9:4.6. Амфиды размером 15×10 мк. Воротничок от пищевода длиной 18—19 мк. Вульва ко-сая. Вагина цилиндрическая, диаметром около 80 мк; ее среднее (2-е)

колени косо идет вверх и назад, 3-е колени спускается вентрально, образуя дуговидный изгиб (рис. 5, *CPT, va*) перед соединением с маткой. Овоциты мелкие, расположены в 8—10 рядов (на оптическом разрезе). Яйца шаровидные, диаметром 45—50 мк.

М. Диаметр головы на уровне папилл 70—80 мк, на уровне нервного кольца — 140—150 мк, посреди тела — 280—350 мк, на уровне ануса — 180—200 мк, так что отношение между средними из этих величин будет 1:1.9:4.2:2.5. Амфиды вытянуто яйцевидные, суженные спереди, размером 19×6—7 мк, с щелевидным отверстием. Длина хвоста 310—320 мк. Спикула длиной 700—800 мк, от основания к вершине постепенно суживается с 40 до 12 мк, изогнутая на вентральную сторону, особенно в вершинной четверти. Стенки спикулы толстые (3—4 мк), посредине слегка волнистые. Кончик спикулы округлый, с овальным прозрачным «окошечком». При высовывании спикулы из ануса, после фиксации, ее изгиб может сильно изменяться. Мускулатура копулятивного аппарата хорошо развита (рис. 5, М, *ЗК*). Половые папиллы в 3 ряда: в медиальном ряду около 80 папилл, из них около 50 — перед анусом, в боковых рядах по 55—60 папилл.

Постпаразитическая личинка. Размеры чуть крупнее, чем у взрослых, особенно по толщине. Кутикула такой же толщины, как у взрослых, или чуть толще, с неявственной волокнистостью. Амфиды лишь немного меньших размеров и более округлые. Пищевод достигает кутикулы и в ней образует кантик (рис. 5, М, *ГК, ka*). Хвостовой придаток остроконический, прямой, длиной 18—20 мк.

Таксономические замечания. Куйбышевская популяция отличается от ленинградской более мелкими размерами, удлинненным хвостовым придатком у личинок, более толстой кутикулой и некоторыми другими мелкими деталями строения головной капсулы. Однако большое сходство по форме спикулы и вагины позволяет отнести их к одному виду. *G. hibernalis* Rubz. ближе всего к *G. inferius obliquus* Rubzov, 1972, описанному из оз. Выртъярв в Эстонии. Отличается отношениями размеров тела, особенно толщины, формой и размерами амфидов и спикулы.

Биология. Хозяин в Куйбышевском водохранилище точно не установлен. Но весьма вероятно, что им являются личинки крупных хирономид, прежде всего личинки *Tendipes plumosus* L., которые в качестве хозяина этого вида обнаружены в водоемах окрестностей Ленинграда. Он же является наиболее массовым видом в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах (Мордухай-Болтовской, 1961). Первый по численности в Куйбышевском водохранилище вид мермитиды составляет около половины общего числа особей.

Количество особей, добытых в разные годы, сильно колеблется и характеризуется следующими цифрами.

Год	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970
Число особей	207	16	5	18	—	—	—	—	19	20	11	39

В первые 3 года заполнения водохранилища вид не был выявлен. Сборы за 1958 год утрачены. Пик численности наблюдается в 1959 г., т. е. на 4-й год после заполнения водохранилища и спустя 2—3 года после пика численности его вероятного хозяина — мотыля. Затем в те-

чение 4 лет мерицитиды не обнаруживаются. Они снова встречаются, начиная с 1966 г., хотя и в меньших количествах.

Отчетливо выражены два максимума находок — в 1959—1960 гг. (37 сборов) и в 1967—1970 гг. (26 сборов). Отсюда весьма вероятно заключение о периодичности массового размножения вида, разделенной периодом в 4—5 лет и длящейся 3—4 года.

Встречается в пробах бентоса на всех глубинах, начиная с прибрежья (0,4 м) до максимальных (36 м). Максимальное количество (свыше 140 особей) добыто на глубине 12 м в бывшем русле Свиги. Значительные количества (10 и более в одной пробе) обнаруживаются как на более мелких участках водохранилища (на глубине 7,5 м, в бывшем русле Черемшана), так и на более значительных глубинах (до 21—25 м, в бывшем русле у Шиловки), по-видимому, в зависимости от численности хозяина. Грунт, на котором встречаются личинки и взрослые черви этого вида, самый разный; в порядке предпочтительности: песок, ил, заиленный песок, реже в почве и среди растительных остатков прибрежий. Постпаразитические личинки и взрослые черви обнаруживаются в водоеме в течение всего периода взятия проб — от апреля до января следующего года. Однако численность постпаразитических личинок имеет два максимума — в конце весны (май—июнь) и в августе—октябре. Этот факт может служить указанием на наличие двух поколений паразита: зимне-весеннего и летнего, в какой-то мере синхронизированных с развитием *Tendipes plumosus* L. Сравнительная редкость нахождения постпаразитических личинок, как и взрослых червей, с ноября по январь, т. е. зимой, указывает не только на возможность этих стадий, но и на вероятность зимовки основной части популяции в стадии паразитической личинки, как это было показано Стрелковым (1964) для *Strelkovimermis singularis* (Strelkov).

Обращает на себя внимание преобладание в сборах бентоса постпаразитических личинок (246 личинок против 89 взрослых червей). У второго по численности вида Куйбышевского водохранилища — *S. limniformis* — отношение обратное: взрослых в 6 раз более, чем личинок. Стациальная очаговость выражена значительно слабее, чем у *S. limniformis*. *G. hibernalis* Rubz. обнаружен в 32 станциях из общего числа 57. Он не обнаружен лишь в Волго-Камском и Тетюшском плёсах и в Усинском заливе, т. е. распространен практически почти по всему Куйбышевскому водохранилищу.

Волжский плес, ст. 50, Звенного, на глубине 16 м, в песке с наилом до 4—5 мм, 1 X 1959, 1 M; у Н. Родионовки на бывшем русле Волги, на глубине 10 м, в заиленном песке, 7 X 1960, 1 Ж. Свижский разрез, ст. 9, старое русло Волги, на глубине 17,5 м, в среднем песке с илом до 25 мм, 5 VIII 1959, 4 постпаразитические личинки, из них 2 Ж и 2 M; там же, на глубине 14 м, в мелком песке с наилом, 2 XI 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж; ст. 9 а, песчаная отсыль Свижского створа р. Волги, на глубине 13 м, в тонко-песчанистом иле, 2 X 1959, 1 Ж, 3 постпаразитические личинки, из них 2 Ж и 1 M; ст. 10, бывшее русло Свиги, на глубине 8,5 м, в сильно заиленном песке, 24 I 1959, 1 Ж, 3 M, из них 1 постпаразитическая личинка; там же, на глубине 12,5 м, в тонком иле с песком, 5 VIII 1959, 11 постпаразитических личинок M; там же, на глубине 12 м, в черном жирном иле, 4 IX 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 11,5 м, в иле, 2 X 1959, 3 Ж, 6 M, 41 постпаразитическая личинка из которых 14 Ж и 27 M; там же, на глубине 12 м, в иле, 2 XI 1959, 1 Ж, 4 M, 74 постпаразитические личинки, из которых 25 Ж и 49 M; там же, на глубине 12 м, в темно-коричневом иле, 3 V 1960, 5 Ж, 3 M; там же, на глубине 12 м, в иле, 4 IX 1961, 3 Ж, из них 2 постпаразитические личинки; там же, на глубине 11 м, в иле 4 X 1961, 2 постпаразитические личинки, из них 1 Ж и 1 M; там же, на глубине 12 м, в иле 8 X 1962, 12 постпаразитических личинок, из них 7 Ж и 5 M; там же, на глубине 8 м, в сером иле, 29 IV 1967, 1 M; ст. 13, Грязный затон, на глубине 12 м, в иле 3 X 1959, 2 Ж, 2 M, из них 1 постпаразитическая личинка M. Камский разрез, ст. 16, бывшее русло Камы, на глубине

14 м, в песке с тонким слоем ила, 5 IX 1959, 1 постпаразитическая личинка М; ст. 17, Б. Воложка, на глубине 9—10 м, в песке с галькой, 21 I 1959, 1 М; ст. 18, бывшее русло Архаровки, на глубине 9 м, в иле с крупными растительными остатками, 4 X 1959, 1 Ж, 1 постпаразитическая личинка М; ст. 18 а, зона вырубки, на глубине 4,5 м, в заиленной почве, 4 X 1959, 2 постпаразитические личинки, из них 1 Ж и 1 М, ст. 19 а, луг между колодами Архаровки, на глубине 5 м в почве с растительными остатками, 6 V 1968, 2 Ж, из них 1 постпаразитическая личинка; там же, на глубине 4 м, в заиленной почве, 4 X 1959, 2 постпаразитические личинки, из них 1 Ж и 1 М; ст. 19 б, ст. Кама у Сорочьих гор, близ берега, на глубине 0,4 м, в почве с дерном, 8 VII 1962, 1 постпаразитическая личинка Ж. Волго-Камский разрез, ст. 45, бывшее русло Камы, на глубине 17 м, в сильно заиленном песке, 2 XI 1959, 1 М; там же, на глубине 18 м, в сером иле, 1 XI 1967, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 15 м, в иле, 14 V 1968, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 20 м, в иле, 10 V 1970, 1 постпаразитическая личинка М; там же, на глубине 19 м, в сером иле, 7 IX 1970, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 18 м, в тонком сером иле, 5 X 1970, 3 постпаразитические личинки М; там же, на глубине 17 м, в тонком сером иле, 3 XI 1970, 6 постпаразитических личинок, из них 3 Ж и 3 М; ст. 51, левая пойма Камы, на глубине 4 м, в растительных остатках, 4 V 1960, 1 М. Ундорский разрез, ст. 21, русло Волги у Ундор, на глубине 36 м, в тонком сером иле, 7 X 1970, 4 постпаразитические личинки, из них 3 Ж и 1 М; там же, на глубине 32 м, в сером иле, 4 XI 1970, 9 Ж, из которых 5 постпаразитических личинок, 6 М. Ульяновский плес, ст. 55, бывшее русло ниже Ульяновска, на глубине 22 м; в сильно заиленном песке, 24 III 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 28 м, в крупном заиленном песке, 12 X 1960, 2 постпаразитические личинки М; ст. 56, бывшее русло у Шидловки, на глубине 27 м, в иле на песке, 4 XI 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж, 3 М, из которых 1 постпаразитическая личинка; там же, на глубине 29 м, в сером песчаном иле, 5 V 1960, 3 М; там же, на глубине 27 м, 20 V 1967, 1 Ж; там же, на глубине 25 м, в иле, 2 XI 1967, 1 М; там же, на глубине 21 м, в иле, 16 V 1968, 4 Ж, 9 М. Новодевичинский плес, ст. 26, бывшее русло Волги, на глубине 30 м, в иле, 7 X 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 27 м, в иле на песке, 4 XI 1959, 4 постпаразитические личинки, из них 3 Ж и 1 М; там же, на глубине 29 м, в сером иле, 6 V 1960, 1 постпаразитическая личинка Ж; ст. 65, русло Волги у Подваля, на глубине 28 м, в иле 22 V 1967, 2 Ж, 1 М; там же, на глубине 27 м, в иле, 3 XI 1967, 1 Ж; ст. 66, левая пойма у Подваля, на глубине 10 м, в темносером иле, 8 X 1970, 2 постпаразитические личинки М. Жаданский разрез, ст. 32, притеррасная река, на глубине 36 м, в сером иле, 12 VII 1970, 1 постпаразитическая личинка Ж; ст. 33, бывшее русло Волги, на глубине 33 м, в иле, 22 V 1967, 1 Ж, 4 М, из которых 1 постпаразитическая личинка; там же, на глубине 29 м, в иле, 4 XI 1967, 4 постпаразитические личинки Ж; там же, на глубине 32 м, в иле, 3 XI 1968, 1 постпаразитическая личинка М; ст. 38, зона песчаной отмели, на глубине 25 м, в песке с наидком, 5 XI 1959, 1 Ж; ст. 39, зона разнотравного луга, на глубине 15 м, 4 X 1967, 1 постпаразитическая личинка М; ст. 40 а, выгон, на глубине до 10 см, в слое ила, 4 II 1959, 1 М. Черемшанский залив, ст. 1, Черемшан у Мекексса, на глубине 4 м, в сильно заиленном песке, 7 VII 1959, 1 Ж, 1 постпаразитическая личинка М. Николо-Черемшанский разрез, ст. 27, бывшее русло Черемшана выше Борка, на глубине 14 м, в сильно заиленном мелком песке, 8 IX 1959, 1 Ж; там же, на глубине 13 м, в заиленной почве с остатками кустарника, 4 XI 1959, 2 постпаразитические личинки Ж; там же, на глубине 15 м, в заиленной почве, 11 X 1962, 5 постпаразитических личинок, из них 2 Ж и 3 М; там же, на глубине 10 м, в иле, 3 XI 1967, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 8 м, в иле, 2 XI 1968, 2 Ж, из них 1 постпаразитическая личинка, там же, на глубине 7 м, в заиленном грунте, 9 X 1969, 3 постпаразитических личинки, из них 1 Ж и 2 М; там же, на глубине 13 м, в черном иле, 8 X 1970, 4 постпаразитические личинки, из них 1 Ж и 3 М; ст. 28, бывший овраг у Черемшана, на глубине 10 м, в заиленной почве, 4 XI 1959, 2 постпаразитические личинки, из них 1 Ж и 1 М; ст. 58, русло Черемшана у Никольского, на глубине 9 м, в черном иле, 4 XI 1969, 8 постпаразитических личинок, из них 5 Ж, 3 М. Черемшанский разрез, ст. 30, бывшее русло Черемшана, на глубине 17 м, в иле, 8 VII 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 16 м, в сильно заиленном песке, 4 XI 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж; ст. 30 б, у левого берега Черемшана, на глубине 6 м, в заиленных растительных остатках, 10 V 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, на глубине 7,5 м, в песке с большим наидком, 8 IX 1959, 1 Ж, 1 М; там же, на глубине 8 м, в глинистом иле, 7 X 1959, 13 постпаразитических личинок, из них 7 Ж и 6 М. Саратовское водохранилище, ст. 62, левая пойма у Балакова, с глубины 5 м, 20 VII 1968, 1 Ж; там же, приплотинный плес, в пойме на глубине 6 м, в глине, 17 X 1970, 1 постпаразитическая личинка Ж; там же, бывшее русло Чагры, с глубины 10 м, в заиленной почве с растительными остатками, 17 X 1968, 1 постпаразитическая личинка М; там же, левая пойма у Меровки, с глубины 4 м, в заиленной почве с растительными остатками, 18 X 1968, 1 постпаразитическая личинка М. Всего 335 особей, из них 37 Ж, 52 М, 107 постпаразитических личинок Ж и 139 постпаразитических личинок М.

Ж $L=16.1$ мм, $a=115$, $b=4$, $V=52\%$.

Ж. Диаметр головы 37 мк, на уровне первого кольца — 100 мк, на уровне вульвы — 140 мк, так что отношение между этими величинами будет 1:2.7:3.8. Кутикула тонкая, равномерной толщины по телу — 3 мк. Латеральные хорды перед нервным кольцом узкие, из двух рядов клеток, позади его расширяются и на большей части тела составляют около $\frac{1}{3}$ диаметра тела, с клетками в передней половине в 4 ряда, в задней — в 4—5 рядов. 6 головных папилл на одном уровне, но латеральные смещены

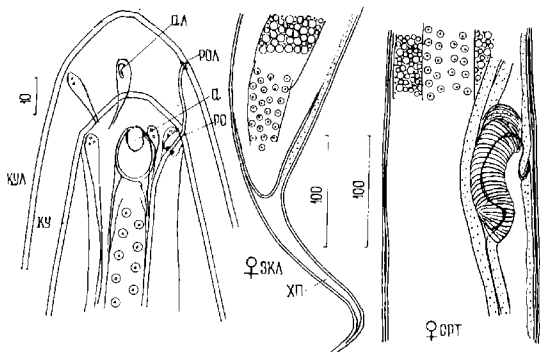


Рис. 6. *Gastromermis longicauda* sp. n., Ж.

от середины высоты тела ближе к вентральным. Амфиды относительно крупные — 17×11 мк, яйцевидные, их округлое отверстие на уровне головных папилл. Рот сдвинут вентрально до головных папилл. Пищевод с воротничком, его диаметр 4 мк. Протяженность не выяснена. Вульва косая, позади середины тела. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая, относительно короткая, с толстым средним коленом — до 40—42 мк. Хвост приостренный, на самом конце закруглен. Яичники незаметны из-за плотного слоя шаровидных гранул трофосомы.

Постпаразитическая личинка. Чуть крупнее. Диаметр головы 42 мк, на уровне первого кольца — 115 мк, посреди тела — 150 мк, так что отношение этих величин будет 1:2.7:3.6. Кутикула толщиной около 3 мк с неясственной перекрестной воложностью. Амфиды вытянуто-овальные, с изогнутым щелевидным отверстием (рис. 6, ал). Хвостовой придаток острокопчиковый, длиной до 180 мк.

Сходен по положению рта с *G. hibernalis* Rubz. Отличается относительно крупными амфидами и длинным хвостовым придатком у постпаразитических личинок.

Нижоло-Черемшанский разрез, ст. 27, русло Черемшана, на глубине 9 м, из черного ила, 9 VIII 1967, 1 Ж, линяющая постпаразитическая личинка. Голотип в препарате № 9310.

Gastromermis tenuisoma sp. n. (рис. 7)

Ж $L=34$ мм, $a=167$, $b=4$, $V=53\%$.

Ж. Постпаразитическая личинка. Тело тонкое, длинное, заметно начинает суживаться перед самой головной капсулой и на кончике хвоста. Диаметр головы на уровне папилл 60 мк, на уровне нервного кольца — 108 мк, на уровне вульвы — 205 мк, так что отношение между этими величинами будет 1:1,8:3,4. Кутикула тонкая, равномерной толщины — 3,5—4 мк, без видимой перекрестной волокнистости. 6 головных папилл на одном уровне с 16 сенсиллами. Амфиды вытянуто-овальные, относительно крупные — 20×10 мк, с округлым отверстием дорсальнее латеральных папилл, на их уровне. Латеральные хорды перед нервным кольцом узкие, шириной $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{4}$ диаметра тела с клетками в 2—3 ряда (рис. 7, $АХ_1$), сразу позади нервного кольца расширяются и образуют широкий шов, в середине тела ширина возрастает от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ диаметра тела, с клетками в 6 рядов (рис. 7, $АХ_2$), на хвосте хорды сдвинуты к дорсальной стороне, швы неясственные и клетки располагаются в 5—7 рядов. Рот сдвинут вентрально на $\frac{1}{2}$ радиуса окружности по папиллам. Пищевод у личинки достигает кутикулы, диаметром около 3 мк, у взрослого червя возникает воротничок длиной около 15 мк с диаметром пищевода 4—5 мк. Трофосома плотно заполнена шаровидными гранулами, сзади простирается почти до конца хвоста и тупо закруглена. Вульва прямая, позади середины тела. Зачаток вагины относительно длинный, S-образно изогнутый (рис. 7, 3 *ва*). Ооциты мелкие, в 6—7 рядов, (на оптическом разрезе). Хвост тупой. Хвостовой придаток тонкий, длинный — около 160 мк.

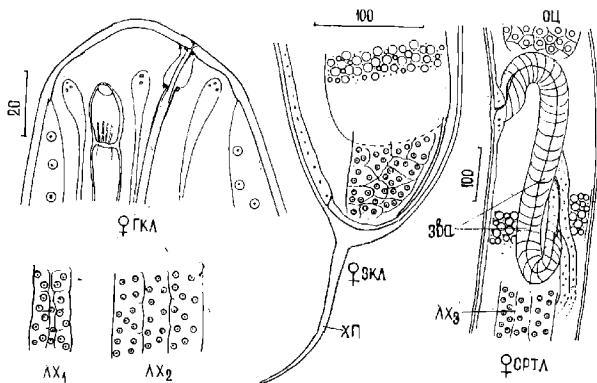


Рис. 7. *Gastromermis tenuisoma* sp. n., Ж.

Сходен с *G. boophthorae* W. et R. Отличается более тонким и длинным телом, относительно крупными амфидами, тонким и длинным хвостовым придатком, строением латеральных хорд.

Связанный разрез, ст. 9, русло Волги у пос. Васильево, на глубине 11 м, в сером иле, 13 V 1968, 1 постпаразитическая личинка Ж перед линькой. Черемшанский залив, ст. 1, Черемшан у Мелекесса, на глубине 4 м, из сильно заиленного песка, 7 VII 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж. Голотип из русла Волги в препарате № 9085.

Lanceimermis distoicha (Steiner) (рис. 8)

Steiner, 1929: 320—321, fig. 23—25 (*Limnomerimix*).

Ж. $L=19-20$ мм, $a=110$, $b \approx 5$, $V \approx 50\%$.

Ж. Постпаразитическая личинка. Диаметр головы 45—50 мк, на уровне нервного кольца — 90—96 мк, на уровне вагины — 115—180 мк, так что отношение между средними из этих величин будет 1:2:3.9. Кутикула тонкая, одинаковой толщины — 3 мк. Латеральные хорды относительно широкие, перед нервным кольцом около $\frac{1}{4}$ диаметра тела с клетками в 3 ряда, позади его на большей части тела около $\frac{2}{5}$ диа-

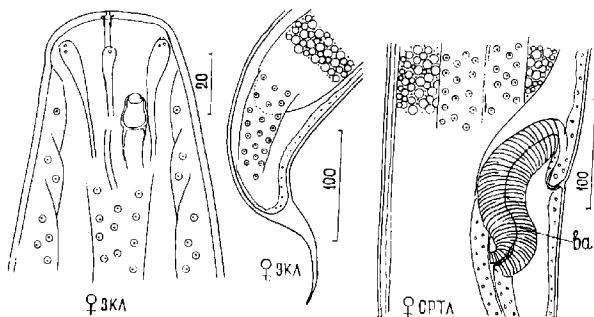


Рис. 8. *Lanceimermis distoicha* (Steiner), Ж.

Цифрами 1, 2 сопровождаются обозначения различных участков одного органа по длине тела, начиная спереди назад.

Цифры над масштабными линейками — мк.

метра тела, разделены швом на 2 полосы клеток с 2—3 рядами в каждой полосе, на хвосте всего в 3 ряда, 6 папилл, каждая с 1—2 сенсиллами на одном уровне. Амфиды грушевидные, расширенные кзади, размером 11×7 мк, с округлым отверстием позади и дорсальнее латеральных папилл на расстоянии около 16 мк. Рот конечный. Пищевод диаметром 3 мк, его передний конец оканчивается в кутикуле, образуя кантик. Зачаток вагины, S-образно изогнутый, наибольшей толщины (рис. 8, *va*), достигает посредине длины среднего колена. Хвост на уровне заднего конца трофосомы вдвое уже диаметра тела посредине, на конце закруглен, с остроконическим хвостовым придатком, длиной 90 мк.

Описан из притока Камы — р. Белой. Наши образцы отличаются от

описания Стейнера (1929) в 2.4 раза более крупными размерами тела (19—20 против 8.53 мм), приростенной формой хвоста и относительно более длинным хвостовым придатком. По другим существенным признакам (форма и расположение амфидов, рта и др.) сходна с ранее описанной личинкой, и мы относим их к одному виду. В связи с отличиями приводим описание и рисунки. Переносим вид в род *Lanceimermis* Artjukhe из-за формы зачатка вагины, крупных размеров амфидов и длинному хвостовому придатку. Этот род очень близок к *Gastromermis* Mic.

Свияжский разрез, ст. 10, бывшее русло Свияги, на глубине 12.5 м, в тонком слое с песком, 5 VIII 1959. 1 постпаразитическая личинка Ж. Каменный карьер у Мелекесса, 6 X 1959, 1 постпаразитическая личинка Ж. Рисунки сделаны с особи из Каменного карьера в препарате № 9895.

ОБСУЖДЕНИЕ

При высокой общей численности особей мермитид, добытых в Куйбышевском водохранилище, число видов необычайно мало. 4 особи, добытые в Саратовском водохранилище, относятся к одному массовому виду — *G. hibernalis* Rubz. Обнаружено всего 10 видов. Это в 3—6 раз ниже того, что найдено в естественных водоемах: в Чудском озере (124 особи — 28 видов), в Вахтанговских озерах (220 особей — 44 вида). Примечательно также, что из 635 особей 588, т. е. 92.6%, относятся к двум видам — *G. hibernalis* (57%) и *S. limnoformis* (43%). Из 10 видов лишь 4 были известны ранее: — *G. hibernalis*, *H. borokii*, *H. grandis* и *G. distoicha*. Три первых были описаны из стоячих водоемов, последний — из р. Белой, но его отождествление с видом из Куйбышевского водохранилища может вызывать сомнения. Остальные 6 видов описываются как новые — *B. psilica*, *S. limnoformis*, *S. repanda*, *G. aculiscula*, *G. longicauda* и *G. tenuisoma* sp. n. Из 12 видов, описанных из Волги до 1930 г., не удалось обнаружить ни одного.

Все сказанное о видовом составе мермитид и экологических особенностях можно истолковать как указания на недавний, молодой, исторически не сложившийся характер фауны мермитид в Куйбышевском водохранилище. Из-за снижения, а местами почти полной утраты проточности, ранее известные виды либо исчезли, либо стали редкими. Напротив, некоторые вселенцы, как *G. hibernalis* и *S. limnoformis*, размножились в массе.

К этому можно добавить бросающееся в глаза полное отсутствие тех представителей родов *Mesomermis*, *Gastromermis*, *Isomermis* *limnomermis* и *Spiculimermis*, которые заражают личинок мошек. Когда Волга была проточной, мошки здесь были заметными компонентами реофильной фауны. Вероятно, резкое уменьшение проточности сопровождалось сокращением или полным исчезновением этих хозяев, а вместе с ними и их специфических паразитов.

Примечательно также незначительное количество особей рода *Hydrotomermis*, хотя два вида, *H. borokii* и *H. grandis*, близких к *H. contorta*, паразитирующем на личинках мотылей, обнаружены и в Куйбышевском водохранилище. Однако этим видам, преобладающим по численности в других водоемах (первый из названных — в Рыбинском водохранилище, второй — в Чудском озере), в Куйбышевском водохранилище недостает каких-то условий для массового размножения.

Особый интерес представляют массовые виды — *G. hibernalis* и *S. limnoformis*. Первый из них описан из окрестностей Ленинграда, где он обнаружен в стоячих и слабопроточных каналах, распространен по всему Куйбышевскому водохранилищу от Свияжского до Жадинского разреза.

Второй вид — *S. limnoformis*, близкий к *S. singularis*, который является массовым видом в Рыбинском водохранилище, где, по наблюдениям Стрелкова (1964), он сильно поражает личинок мотыля. Непонятно, почему последний не проник по Волге ниже, в Куйбышевское водохранилище. *S. limnoformis* значительно мельче. Третий вид этого рода — *S. repanda* — обнаружен лишь на ст. 10 Свияжского разреза в верховьях водохранилища.

Сведения о распространении отдельных видов мермитид в Куйбышевском водохранилище имеются лишь для двух массовых видов. Достаточно подробно они приведены выше, при их описаниях. Практически они встречаются повсеместно — от северных границ водохранилища до южных. Имеются станции и разрезы, где эти виды встречаются в большом количестве во все годы: Свияжский, Волгокамский, Ундорский, Николо-Черемшанский и Березовский разрезы, Новодевичинский и Ульяновский плёсы. Однако отсутствие мермитид в пробах может быть и результатом разных случайностей и упоминавшейся выше очаговости их распространения.

Полное отсутствие в сборах из бентоса инвазионных личинок мермитид нельзя объяснять их отсутствием в бентосе или недосмотром собирателей. Жизнь их относительно кратковременна. Проникнув в хозяина, они в теплую половину года быстро развиваются. При низких температурах, зимой, они могут зимовать в нервных ганглиях хозяина, задерживаясь на начальных стадиях развития, как это было показано Стрелковым (1964) на *S. singularis*. Такой цикл развития, с зимовкой личинок младшего возраста в хозяине, возможен и вероятен (судя по появлению постпаразитических личинок ранней весной) для *G. hibernalis*.

В заключение можно отметить, что в Куйбышевском водохранилище фауна мермитид характеризуется бедностью видового состава и высокой численностью двух видов. Важнейшим пробелом в материалах настоящего исследования является отсутствие сведений о хозяевах паразитов. Несомненно, однако, что наряду с хищниками мермитиды имеют весьма существенное значение в пищевых цепях и в регуляции численности бентосных гетеротопных насекомых, особенно хирономид, и при дальнейших исследованиях водохранилищ они заслуживают более широкого и специального изучения.

ЛИТЕРАТУРА

- Дзюбан Н. А. 1960. О районировании Куйбышевского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, 8—9.
- Зыков В. П. 1903. Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской области. Bull. Soc. Imperiale des Naturalistes de Moscou, XVII.
- Ляхов С. М. 1960. Бентос р. Волги у Куйбышева и его динамика. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 3(6).
- Ляхов С. М. 1971. Бентос Куйбышевского водохранилища за десять лет его существования (1956—1965). «Волга-1». Проблемы изучения и рац. использования биол. ресурсов водоемов. Матер. Первой конф. по изуч. водоемов басс. Волги.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 4(7).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963. Основные трофические связи в волжских водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 5(8).
- Рубцов И. А. 1963. О мермисах, паразитирующих в мошках. Зоол. журн., 42, 12.
- Рубцов И. А. 1969. Сбор, содержание и изучение пресноводных мермитид — паразитов кровососущих двукрылых. Мед. паразитол. и паразитарные болезни, 3.
- Рубцов И. А. 1972а. Водные мермитиды. Изд-во «Наука», Л.
- Рубцов И. А. 1972б. Пресноводные мермитиды Эстонии (в печати).
- Стрелков А. А. 1964. Жизненный цикл мермитид из мотыля. Автореф. канд. дисс. Л.

- Филиппьев И. Н. 1934. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве. М.—Л.
- Dady E. 1913. Beiträge zur Kenntnis der in Süßwassern lebenden Mermithiden. Math.-naturw. Ber., Ungarn, 27(3).
- Illie I. 1967. Limnofauna europaea. Stuttgart.
- Iyeogar M. O. T. 1927. Parasitic nematodes of Anopheles in Bengal. Far East Assoc. Trop. Med., Trans. 7th Congr. British India, 3.
- Linstow O. 1904. Neue beobachtungen an Helminthen. Arch. mikrosk. Anat., 64.
- Man de I. G. 1903. Materialien zur Wolga-Fauna Zykoiff's. Bull. Soc. Moscou, 17.
- Steiner G. 1923. Simulium in the high Alps controlled by Mermis species. J. Parasitol., 10.
- Steiner G. 1926. A New arctic Mermithid, Limnomermis euvaginata n. sp. from Novaya Zemlya in Rep. Sci. Res. Norwegian Expedition Novaya Zemlya 1921, 33.
- Steiner G. 1929. On a collection of Mermithides from the basin of the Volga River. Zool. Jahrb., Syst., 57(3—4).
- Thienemann A. 1954. Chironomus. Die Binnengewässer BD XX, Stuttgart, XVI.

ЗИН АН СССР, Куйбышевская станция
Института биологии внутренних вод АН СССР

Н. И. ЗЕЛЕНЦОВ

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ХИРОНОМИД ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1970 г.

Сведения о сезонной динамике хирономид, их видовом составе и роли в биоценозе приводятся в работах И. Ф. Овчинникова (1949) и В. Ф. Фенюк (1949), изучавших бентос прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Более подробные данные о сезонной динамике хирономид имеются в работах Ф. Д. Мордухай-Болтовского с соавторами (1958) и А. И. Шиловой (1960). Однако первые авторы недостаточно точно определили виды хирономид — наблюдения проводились один раз в 2 недели. А. И. Шилова специально занималась сезонной динамикой двух массовых видов мотыля — *Chironomus plumosus* и *Camptochironomus tentans*. Эти исследования проведены в 1953—1954, 1958 и 1959 гг. С тех пор количественного учета личинок хирономид в прибрежной зоне не производилось.

В нашу задачу входило изучение сезонной динамики численности и биомассы хирономид в прибрежной зоне водохранилища. Материалом для работы послужили еженедельные сборы бентоса на двух станциях прибрежной зоны с мая по октябрь 1970 г. Ст. 1 была расположена в защищенном побережье, на глубине от 0 до 1,5 м, на задернованной серой почве с темным наилком и с зарослями ситника нитевидного и стрелолиста; ст. 2 — в наиболее открытой части побережья водохранилища, на глубине от 0 до 1,5 м, на задернованной супесчаной серой почве с примесью остатков переплывших древесных корней и сучьев. Здесь также преобладали ситник нитевидный и рдест.

Материал собирался по общепринятой стандартной методике дночерпателем системы Экмана — Берджа с площадью захвата 1/40 м² (3 подъема). Пробы промывались через сито с шелковым газом № 15. Из промытых проб в лаборатории отбирали живых хирономид и олигохет, составлявших основу бентоса, и фиксировали их 4%-м раствором формалина. Всего собрано и обработано 40 бентосных проб.

Определение животных произведено при консультации А. И. Шиловой (1972), составившей список видов хирономид Рыбинского водохранилища. Мы не ограничились изучением сезонной динамики численности и биомассы хирономид на единицу площади, а провели также анализ возрастного состава популяции массовых видов. Возрастные стадии определялись по ширине головной капсулы личинок (Константинов, 1950; Шилова, 1958). В сборах учитывались предкуколки и куколки. Биомасса рассчитывалась по сырому весу после фиксации формалином.

Всего собрано 33 вида хирономид (табл. 1). При этом на ст. 1 видовой состав был более разнообразен (32 вида), чем на ст. 2 (26 видов). В 60—90% случаев попадались личинки следующих 8 видов: *Gryptochiro-*

Таблица 1

Видовой состав хирономид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища

№№ п.п.	Вид	Встречаемость, %	
		ст. 1	ст. 2
	Подсем. <i>Chironominae</i>		
	Триба <i>Chironomini</i>		
1	<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walk.) Pagast	5	5
2	<i>C. suppicans</i> Mg.	70	90
3	<i>Harnischia pseudosimplex</i> G.	10	0
4	<i>H. viridula</i> Fabr.	60	15
5	<i>Chironomus plumosus</i> L.	60	50
6	<i>Einfeldia carbonaria</i> Mg. . . .	10	5
7	<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	40	75
8	<i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	15	70
9	<i>G. griekoveni</i> Kieff	25	10
10	<i>Limnochironomus</i> gr. <i>nervosus</i> Staeg.	25	30
11	<i>Microtendipes chloris</i> Mg. . . .	0	10
12	<i>Parachironomus arcuatus</i> G.	15	15
13	<i>P. villosus</i> G.	10	5
14	<i>Pentapeditum exsectum</i> Kieff.	15	5
15	<i>Polypeditum bicrenatum</i> Kieff.	90	80
16	<i>P. convictum</i> (Walk.) Edw.	45	35
17	<i>P. nubeculosum</i> Mg.	5	0
18	<i>P. scalaenum</i> Schr.	5	0
19	<i>Stictochironomus crassiforceps</i> Kieff.	15	10
	Триба <i>Tanytarsini</i>		
20	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> (Walk.) Edw. . . .	10	35
21	<i>Paratanytarsus</i> sp.	5	5
22	<i>Tanytarsus</i> gr. <i>gregarius</i> (Kieff.) Edw. . . .	15	35
	Подсем. <i>Orthoclaadiinae</i>		
23	<i>Corynoneura scutellata</i> Winn. . . .	5	0
24	<i>Cricotopus algarum</i> Kieff. . . .	10	5
25	<i>C. silvestris</i> Fabr.	70	35
26	<i>Orthocladus consobrinus</i> Holmgr.	10	30
27	<i>Psectrocladius psilopterus</i> Kieff.	25	40
28	<i>Rheocricotopus</i> sp.	5	0
	Подсем. <i>Tanypodinae</i>		
29	<i>Ablabesmyia monilis</i> L.	65	55
30	<i>Anatopynia plumipes</i> Fries.	10	5
31	<i>Conchapelopia</i> sp.	5	0
32	<i>Procladius choreus</i> Mg., <i>P. nigricentris</i> Kieff.	90	85
33	<i>P. ferrugineus</i> Kieff.	5	0

nomus supplicans, *Chironomus plumosus*, *Harnischia viridula*, *Polypedium bicrenatum*, *Cricotopus silvestris*, *Ablabesmyia monilis*, *Procladius choreus*, *P. nigriventris*. Из них массовыми были *Ch. plumosus*, *P. bicrenatum* и виды рода *Procladius*. Другие виды встречались значительно реже и в небольшом количестве.

Оценка сезонной динамики видового состава производилась по проценту обнаруженных видов в каждой пробе грунта от их общего количества встреченных на станции за сезон (рис. 1).

На ст. 1 в мае — июне видовой состав был небогат — количество видов колебалось от 15 до 37%. В этот период были найдены личинки родов *Cryptochironomus*, *Polypedium*, *Cricotopus* и *Procladius*. С появлением высшей водной растительности и вселением новых видов из района постоянного затопления водохранилища число видов стало заметно возрастать. С первой декады июля по вторую декаду августа оно возросло от 37 до 50%, затем началось понижение и в последней пробе, взятой в сентябре, было всего 4 вида (12%). На ст. 2 (рис. 1) количество видов в первой половине сезона было немного выше (22—41%), чем на ст. 1, но динамика видового состава была такой же.

Таким образом, наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в июле — августе, наименьшее — в мае — июне и в сентябре.

Численность и биомасса личинок хирономид сильно колеблется в течение сезона. На ст. 1 (рис. 2) максимальная численность была в первой

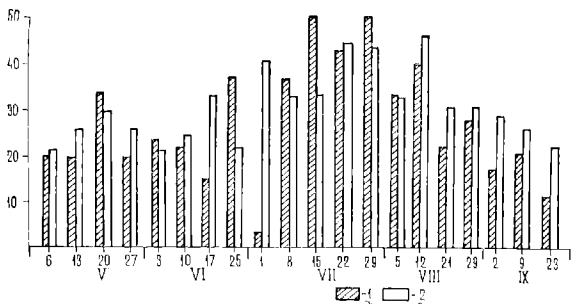


Рис. 1. Сезонная динамика видового состава хирономид
1 — на ст. 1, 2 — на ст. 2. По оси ординат — процент видов; по оси абсцисс — дата.

декаде июня (1928 экз./м²), почти весь июль (1463—2208 экз./м²) и в первой декаде сентября (4362 экз./м²). Большой подъем численности в сентябре вызван подрастающей молодью личинок *Polypedium bicrenatum*. Минимальная численность отмечается в начале мая (133 экз./м²) и в первой декаде июля (120 экз./м²). Биомасса изменяется следующим образом: максимум наблюдается в первой декаде июня (3.21 г/м²), в июле (3.99—9.86 г/м²) и в последней декаде августа (6.04 г/м²). Во второй половине вегетационного периода увеличение биомассы вызывается *Chironomus plumosus*, на долю которого приходится 50—73% общей биомассы всех хирономид.

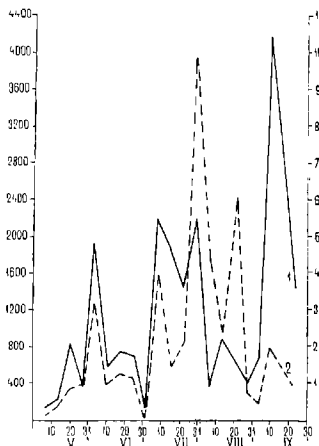


Рис. 2. Сезонная динамика численности и биомассы личинок хирономид на ст. 1.

1 — численность, 2 — биомасса. По оси ординат слева — численность, экз./м², справа — биомасса, г/м²; по оси абсцисс — дата.

Динамика численности и биомассы личинок на ст. 2 (рис. 3) сходна с таковой на ст. 1. Наибольшее их количество отмечается в августе—сентябре (944—1091 экз./м²), наименьшее — в начале лета (257—372 экз./м²). В течение всего сезона биомасса их была сравнительно низкой, увеличение наблюдалось во второй декаде августа (3.82 г/м²). Самые низкие показатели биомассы приходятся на май (0.24—0.31 г/м²). Численность и биомасса на ст. 2 была меньше, чем на ст. 1 в 2—3 раза.

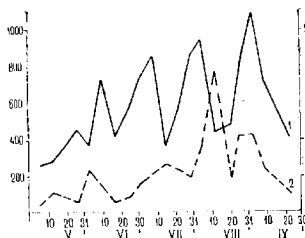


Рис. 3. Сезонная динамика численности и биомассы личинок хирономид на ст. 2.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Резкое изменение численности и биомассы в течение вегетационного периода объясняется прежде всего тем, что постоянно происходит вылет одних видов и заселение других. Многие виды в хорошо прогреваемой мелководной зоне побережья имеют не одно, а два поколения. Мы провели анализ возрастного состава популяции на 5 массовых видах хирономид, постоянно встречающихся на обеих станциях, который дает основание судить о количестве вылетов у этих видов.

Популяция *Chironomus plumosus* (рис. 4) состояла из личинок II—IV возрастов и куколок. Личинки I возраста не учитывались, так как они очень мелкие и при промывке грунта перетираются или проходят

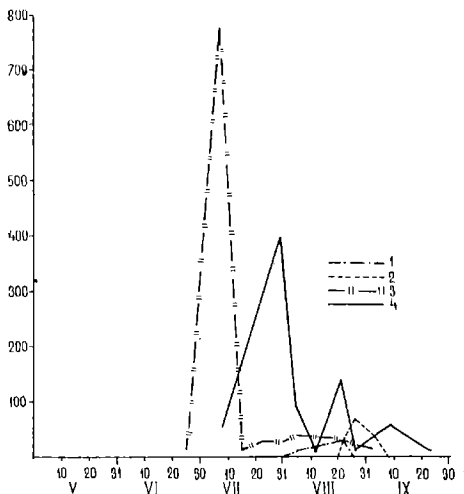


Рис. 4. Сезонная динамика численности *Ch. plumosus* на ст. 1.

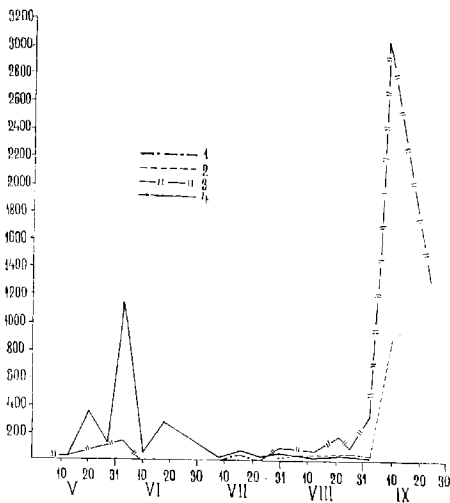
1 — куколки, 2 — личинки II возраста; 3 — личинки III возраста, 4 — личинки IV возраста. По оси ординат — численность, экз./м²; по оси абсцисс — дата.

через сетку. Весной после затопления прибрежной зоны личинки в пробах отсутствовали. Появление личинок III возраста наблюдалось в середине последней декады июня, их численность достигла максимума в начале июля (786 экз./м²). Затем она резко упала, и появились личинки IV возраста, численность которых в конце июля — начале августа возросла до 400 экз./м². Снижению численности личинок IV возраста предшествовало появление куколок, численность которых увеличивалась до последней декады августа. В это время появились личинки II возраста. В первой декаде сентября они исчезли и больше не встречались.

По данным А. И. Шиловой (1958), в прибрежье *Ch. plumosus* имеет 2 поколения в год. Вылет первого поколения начинается в мае — июне,

второго — в конце июля — начале августа. Мы наблюдали только вторую генерацию мотыля, вселившуюся в водоем в июне, лёт ее происходит в августе. Вылет первого поколения не был отмечен, так как его личинки на этих станциях не встречались.

Личинки III возраста *Polypedium bicrenatum* появились в начале мая (рис. 5), численность их возросла в первой декаде июня, и затем они почти полностью исчезли из грунта. Личинки IV возраста были обнару-



Р и с. 5. Сезонная динамика численности *P. bicrenatum* на ст. 1.

Обозначения те же, что на рис. 4.

жены во второй декаде мая, их количество возросло и достигло максимума (1143 экз./м²) в первой декаде июня. Затем оно снизилось и появились куколки. Исчезновение куколок предшествовало появлению личинок II и III возрастов, количество которых повышалось до конца первой декады сентября, при этом преобладали личинки III возраста (3025 экз./м²). Хотя в отдельные периоды численность личинок *P. bicrenatum* была большой, их биомасса в течение сезона оставалась незначительной в связи с мелкими размерами вида. Максимум биомассы наблюдался в начале июня (1,2 г/м²). Анализ возрастного состава личинок дает основание предполагать, что лёт имаго происходит в июле.

Сезонная динамика численности *Cricotopus silvestris* показана на рис. 6. Популяция этого вида состояла из личинок II—IV возрастов. Куколки в пробах не встречались. Личинки IV возраста были обнаружены в первых же пробах в начале мая, количество их постепенно возрастало до начала июля. Затем появились зрелые личинки с увеличенными груд-

ными сегментами и предкуколками. Максимальная численность личинок IV возраста (655 экз./м²) была в конце первой декады июля. Содержание их в пробах резко снизилось в июле, а в августе они совсем исчезли. Личинки III возраста появились в первых числах июня и присутствовали в пробах до конца августа. Личинки II возраста обнаружены после по-

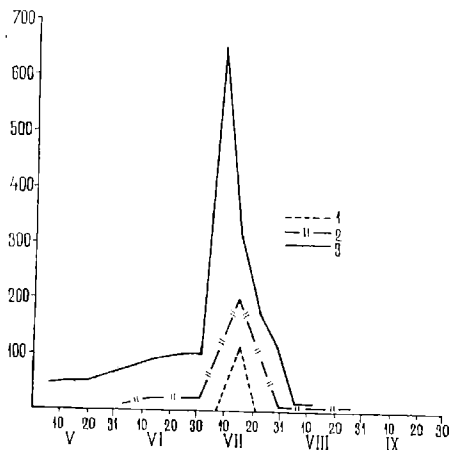


Рис. 6. Сезонная динамика численности возрастных стадий личинок *C. silvestris* на ст. 1.

1 — личинки II возраста, 2 — личинки III возраста, 3 — личинки IV возраста. По оси ординат — численность, экз./м²; по оси абсцисс — дата.

явления предкуколок в середине июля. Анализ возрастных групп личинок *C. silvestris* дает основание предполагать, что вылет имаго происходит в первой половине июля.

Популяция *Ablabesmyia monilis* (рис. 7) состояла из личинок II—IV возрастов и куколок. В начале второй декады мая появились личинки III и зрелые личинки IV возраста, которые, очевидно, благополучно перенесли зимовку в промерзшем грунте. В конце мая численность личинок III возраста резко упала, а IV возраста стала быстро расти и достигла 120 экз./м². В это время были обнаружены зрелые личинки с увеличенными грудными сегментами и предкуколками. К началу второй декады их численность достигла 13 экз./м². В конце первой декады июля появились личинки II возраста, к началу августа они исчезли и больше не встречались. В дальнейшем наблюдался параллельный рост численности личинок III и IV возрастов, которая, достигнув максимума во второй половине июля (132—137 экз./м²), резко снизилась в августе. Уменьшению численности личинок IV возраста предшествовало появление в середине июля куколок. Анализ возрастного состава популяции *A. monilis* дает основание предполагать, что этот вид дает два поколения в сезон. Первый лет наблюдается в конце мая — первой половине июня,

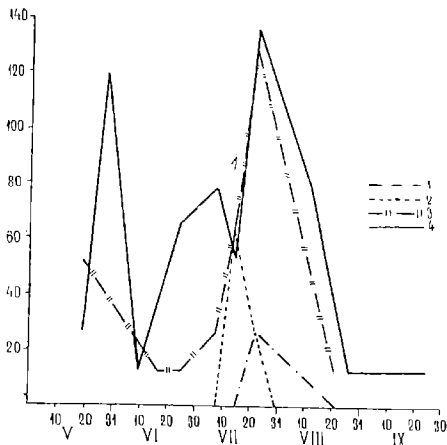


Рис. 7. Сезонная динамика численности *A. monilis* на ст. 1
Обозначения те же, что на рис. 4.

о чем свидетельствует наличие личинок с увеличенными грудными сегментами и предкуколки, второй — с последней декады июля по вторую декаду августа, когда ясно выражены максимум куколок и падение численности личинок III и IV возрастов.

Сезонная динамика популяции *Procladius choreus*, *P. nigri-ventris* (рис. 8) очень сходна с таковой популяции *Ablabesmyia monilis*.

На исследованных станциях прибрежной зоны проводилось комплексное изучение биоценозов, что дает возможность сравнить биомассу хирономид и олигохет. Как видно из рис. 9, на ст. 1 в первой половине сезона биомасса хирономид была несколько ниже, чем олигохет, хотя в

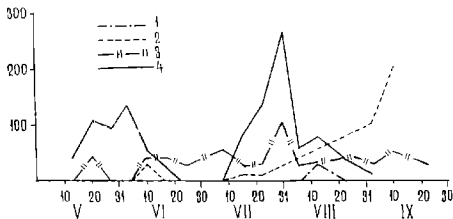


Рис. 8. Сезонная динамика численности *P. choreus*, *P. nigri-ventris* на ст. 1

Обозначения те же, что на рис. 4.

отдельных пробах достигала 55—70%. Во второй половине сезона явно преобладали хирономиды. В среднем, в течение сезона биомасса хирономид была примерно равна биомассе олигохет. Общая биомасса бентоса постоянно изменяется, ее максимальное значение наблюдается в начале августа (11.32 г/м²), минимальное в первой половине мая (0.40 г/м²). На ст. 2 процентное соотношение биомассы хирономид и олигохет было в основном таким же, как на ст. 1.

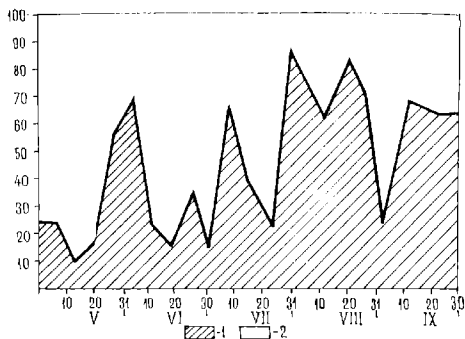


Рис. 9. Сезонная динамика биомассы хирономид и олигохет на ст. 1.
По оси ординат — биомасса, %; по оси абсцисс — дата.
1 — хирономиды, 2 — олигохеты.

Сравним полученные результаты с данными других авторов, сопоставимыми ранее в таких же условиях (табл. 2). Поскольку *Ch. plumosus* — самый массовый вид среди хирономид, его биомасса дается отдельно. Данные по общей биомассе хирономид за 1958 г. и *Ch. plumosus*, любезно предоставлены А. И. Шиловой (1960).

Как видно из приведенных данных, биомасса хирономид в 1970 г. незначительно отличалась от таковой в 1958 г. (Мордухай-Болтовской и др., 1958), но в 1958 г. их биомасса была значительно выше. Это объясняется тем, что А. И. Шилова производила сборы на биотопе, где преобладали личинки массового вида *Ch. plumosus*, на долю которых приходилось 60—70% общей биомассы хирономид. В наших же сборах мотыля было мало, и биомасса хирономид определялась другими, значительно более мелкими видами.

ВЫВОДЫ.

1. Видовой состав хирономид наиболее разнообразен в середине лета.

2. В первой половине сезона большая часть биомассы бентоса приходилась на олигохет, во второй половине по биомассе преобладали хи-

Биомасса хирономид в прибрежной зоне Борка в различные годы, г/м²

	По данным Мордухай-Болтовского и др., 1953		По данным Шиловой, 1958		Наши данные, 1970 г.			
	<i>Ch. plumosus</i>	Всего	<i>Gh. plumosus</i>	Всего	ст. 1		ст. 2	
					<i>Ch. plumosus</i>	Всего	<i>Gh. plumosus</i>	Всего
Май	0	0.01	1.33	2.41	0	0.01	0	0.24
	0	0.01	11.25	11.97	0	0.39	0	0.56
	0.02	0.04	6.42	7.21	0	0.87	0	0.45
	0.35	1.01	3.56	4.37	0	0.95	0	0.31
Июнь	0.39	2.14	2.99	3.96	0	3.21	0.86	1.17
	1.08	2.06	0.43	1.17	0	1.27	0.03	0.73
	0.84	2.01	0.22	1.46	0	0.91	0	0.31
	0.16	0.42	0.12	1.12	0.01	1.18	0	0.44
Июль	0.97	2.52	0.40	1.21	0	0.08	0	0.81
	1.61	2.24	6.25	6.79	1.93	3.99	0	1.09
	1.91	2.40	12.60	13.27	0.03	1.43	0.55	1.33
	1.70	2.14	20.25	20.55	0.22	2.12	0.40	1.21
	—	—	20.26	20.59	7.16	9.86	0	1.00
Август	3.41	3.73	15.25	15.66	3.80	4.46	0	1.74
	5.84	6.15	18.61	19.24	0.08	2.32	3.14	3.82
	10.40	11.32	4.49	6.40	4.95	6.04	0.35	0.93
	4.10	5.10	3.15	3.84	0.44	0.79	1.65	2.08
Сентябрь	11.33	11.40	7.39	7.78	0.15	0.50	1.04	2.14
	4.83	5.22	—	—	1.20	2.02	0.27	1.20
	—	—	—	—	0.61	0.91	0.28	0.52

(—) — взятие проб не производилось.

рономиды, но в среднем биомасса хирономид и олигохет за вегетационный период примерно одинакова.

3. Численность и биомасса хирономид с мая по октябрь постоянно изменяются, максимального значения они достигают в конце июля — последней декаде августа (9.86 г/м²), минимального — в начале мая (0.01 г/м²).

4. Биомасса хирономид в прибрежье в 1970 г. была примерно та же, что и 12—15 лет назад.

ЛИТЕРАТУРА

Константинов А. С. 1950. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурской ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., том I. Изд. общ-ва изучения природы, М.

Мордухай-Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д. и Яновская Г. Я. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.

Овчинников И. Ф. 1949. Эколого-биологический очерк периодически осушаемой зоны Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. ЗИН АН СССР, Л.

- Феиюк В. Ф. 1949. Состав и распределение бентоса в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. Научно-метод. зап. Главн. управления по делам зап. вып. 13.
- Шилова А. И. 1958. О сроках вылета и количестве генераций *Tendipes plumosus* L. в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1.
- Шилова А. И. 1960. О сезонном изменении популяции *Tendipes plumosus* L. и *T. tentans* F. в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3(6).
- Шилова А. И. 1972. Список видов хирономид (*Chironomidae*). В кн.: Рыбнское водохранилище и его жизнь. Изд. «Наука», Л.

БЕНТОС КУТУЛУКСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЛЕТОМ 1972 г.

Бентос Кутулукского водохранилища обстоятельно исследовался в 1946—1947 гг., т. е. на 7-ом году его существования (Ляхов, 1948, 1951). Тогда, в связи со слабым формированием донных отложений, было обнаружено умеренное содержание бентоса.

В конце июля — начале августа 1972 г. Куйбышевская станция Института биологии внутренних вод АН СССР провела повторное обследование водохранилища. В это время абсолютная отметка уровня воды составляла 65,3—65,4 м, то есть уровень по сравнению с НПГ упал более чем на 2 м. Морфометрические данные о водохранилище приводятся в статье Ф. К. Гавлены и А. Ф. Миронова (см. настоящий сборник).

Пробы бентоса брались дночерпателем Экмана-Берджа с площадью захвата 0,25 м² на 5—6 станциях на 4 разрезах, равномерно распределенных по продольной оси водохранилища. Крайние станции устанавливались в 15—20 м от берегов, остальные на расстоянии примерно 300 м друг от друга. Кроме того, пробы были взяты в верхней русловой части водохранилища. Промывка собранного грунта проводилась через сито из газа № 19. При анализе материала полученные данные представлены в виде средней геометрической.

Мизиды отлавливались скребком-ловушкой с размером входного отверстия 75 см на 5 станциях с глубин 0,2; 0,5, 1,0 и 1,5 м. На каждой глубине облавливался участок площадью 15 м² (0,75×20).

В основной части водохранилища грунты представляют собой гомогенные отложения, толщина которых превышает 1 м. Вдоль берегов, вследствие приноса ветрами большого количества мелкозема, гомогенность их нарушается.

Основу донной фауны водохранилища составляют олигохеты и личинки хирономид.

Среди малощетинковых червей преобладают тубифициды. Наибольшее значение из них имеют *Limnodrilus hoffmeisteri* f. *typica* Clap., *L. helveticus* Pig.¹, *L. udekemianus* Clap. и *Potamothrix hammoniensis* (Mich.). Вдоль правого берега на илах с мелкоземом пятнами встречается *Isocha-*

* Н. Д. Бородич обработаны мизиды, В. А. Любиным — олигохеты, С. М. Ляховым — хирономиды.

* Особи, предварительно определенные как *L. helveticus*, имеют некоторые расхождения с признаками, приведенными для этого вида в определителе О. В. Чекановской (1962). В частности пениальная трубка имеет соотношение 3,0—3,2:1, длина тела не превышает 10 мм, число сегментов составляет 33—50.

clides newaensis Mich. Кроме того, в меньших количествах в водохранилище отмечены *Aulodrilus limnobius* Bretsch., *A. pigueti* Kowal., *Limnodrilus hoffmeisteri* f. *parva* South., *L. claparedeanus* Ratzel и *Tubifex tubifex* (Müll.).

Из наидид обнаружен лишь *Dero digitata* (Müll.), который встречался по всему водохранилищу. В одной из проб найден представитель сем. *Enchytraeidae*, ближе не определенный.

Во время отбора проб преобладали ювенальные стадии малощетинковых червей, количество половозрелых особей было невелико. Поэтому нельзя утверждать, что приведенный перечень видов олигохет полностью отражает их таксономический состав в водохранилище.

Среди личинок хирономид господствующее положение занимает *Chironomus plumosus* L., представленный личиночной формой *semireductus*. При встречаемости 96% на его долю приходится половина общего количества собранных личинок. В период наблюдений около 90% популяции состояло из личинок IV возраста, остальные были в III и II возрастах. Найдено всего 2 экз. куколок. Очевидно, в первой половине лета прошел вылет комаров и до конца вегетационного периода должна смениться еще одна генерация.

Кроме мотыля, существенное значение в бентосе имеют личинки *Procladius* sp. (44% от общего количества, встречаемость — 82%). Значительно реже (встречаемость 18—30%) отмечены *Cryptochironomus ex. gr. conjungens* Kieff., *C. ex. gr. defectus* Kieff. и *Polypedilum ex. gr. nubeculosum* Mg. Наконец, единичными экземплярами встречены *Cryptochironomus ex. gr. viridulus* F., *Glyptotendipes* sp., *Limnochironomus nervosus* Staeg., *Lipiniella arenicola* Shilova, *Parachironomus arquatus* (Goetgh.), *Pentapedilum exectum* Kieff., *Polypedilum breviantennatum* Tschern., *P. ex. gr. convictum* Walk., *P. ex. gr. scalaenum* Schr., *Stictochironomus crassiforceps* Kieff., *Tanytarsus ex. gr. mancus* v. d. Wulp.

Помимо олигохет и хирономид в бентосе водохранилища часто в виде единичных экземпляров встречаются личинки *Culicoides* sp. (встречаемость 50%), в верховье водохранилища — личинки *Chaoborus* sp., в разных местах — нимфы поленок (*Cloëon dipterum* L.¹), личинки ручейников и некоторых двукрылых.

За 25 лет, по сравнению с 1946—1947 гг. (Ляхов, 1948), фауна хирономид в водохранилище изменилась мало. Ранее на грунте часто встречались *Valvata piscinalis*, изредка сферииды. В связи с сильным загрязнением водохранилища эти моллюски совершенно исчезли. Как и в первые годы, на мелководьях в больших количествах замечены *Anodonta cygnea* (L.).

Таблица 1

Средние показатели количества бентоса на 1 м² в Кутулудском водохранилище по разрезам

	Верховье	Разрезам			
		IV	III	II	I
Численность мотыля	437	1320	330	136	32
Численность олигохет	600	3860	1900	1780	1250
Общая численность	1990	5740	3750	2280	2240
Общая биомасса (г)	6.44	24.07	5.17	2.90	3.42

* За определение поденки авторы благодарят В. М. Садырша.

В развитии бентоса бросается в глаза четкий градиент по продольной оси водохранилища (табл. 1). Оседание аллохтонной органики, являющейся в водохранилище существенным источником развития донного бактериодетрита, происходит главным образом в верхней части водохранилища, где и создаются наиболее благоприятные трофические условия для детритоядных, бентосных организмов. Судя по количеству бентоса, вниз по водохранилищу отложение аллохтонной органики постепенно убывает. Верховье водохранилища весной промывается паводковым потоком. Поэтому количество бентоса по всем показателям здесь значительно ниже, чем на IV разрезе.

В 1946 г. летние материалы по бентосу водохранилища были собраны с 18 по 24 июля, примерно в те же сроки, что и в 1972 г., поэтому они сравнимы между собой (табл. 2).

Таблица 2

Показатели количественного развития бентоса (gx+m) на м²
в Кутудукском водохранилище в 1946 и 1972 гг.

	1946	1972
Количество проб	21	26
Численность олигохет	70—365 ± 90	310—1670 ± 390
Биомасса олигохет	0,18—0,93 ± 0,22	0,25—1,42 ± 0,32
Численность мотыля	12—60 ± 15	75—295 ± 105
Численность всех хирономид	100—390 ± 135	70—320 ± 85
Биомасса всех хирономид	0,23—1,07 ± 0,30	0,88—3,84 ± 1,16
Общая биомасса	0,44—3,04 ± 0,46	1,10—6,00—1,40
Биомасса олигохет, %	41,3	21,3
Биомасса хирономид, %	49,0	77,0

Общая биомасса бентоса в 1972 г. оказалась в среднем в 2 раза выше, чем в 1946 г. Это обусловлено увеличением биомассы олигохет в 1,5 раза и хирономид почти в 3,5 раза. Отметим, что при той же общей численности хирономид значительно увеличилась в ней доля мотыля — наиболее важного в кормовом отношении для рыб компонента бентоса. Его численность возросла примерно в 6 раз. Это же подчеркивает и процентное соотношение в биомассе бентоса олигохет и хирономид в целом.

Увеличение численности олигохет в 4,5 раза связано с сильным заилением водохранилища. Возможно, в прежние годы большее значение в бентосе имел один из крупнейших видов пресноводных олигохет потамофил *Isochaetides newaensis*. Позднее произошла замена его на более мелкие пелофильные тубофициды, как это было в Куйбышевском водохранилище (Льубин, 1972). Косвенно это подтверждается незначительным увеличением биомассы олигохет при резко возросшей их численности.

На прибрежных участках, где имеются песок, галька или заиленный песок, в небольшом количестве встречаются мизиды. Интродукция этих рачков в водохранилище проводилась в 1961, 1962 и 1964 гг. Ростовской акклиматизационной станцией с целью обогащения кормовой базы рыб. В общей сложности было перевезено свыше 3,5 млн. мизид, отловленных в р. Дон. В посадочном материале преобладали *Paramysis intermedia* и *P. kowalevskyi*. В 1964 г. при проведении контрольных ловов у села

Беловка (Ляхов и Крылова, 1968) в районе станции 1, была обнаружена лишь *P. kowalevskyi*, в основном молодь.

Летом 1972 г. три вида мизид — *P. intermedia*, *P. ullskyi* и *P. baeri* были обнаружены только на двух станциях — 1 и 3, где в зоне прибоя сохранилась узкая полоса песка, а до глубин 1 м — заиленный песок. Наиболее многочисленной была *P. intermedia*. Ее максимальная численность составляла 28 экз./м², *P. ullskyi* встречалась в количествах, не превышающих 1,5 экз./м². Единственный экземпляр *P. baeri* (неполовозрелая самка размером 14,4 мм, весом 21 мг) был обнаружен на 1 станции. *P. kowalevskyi* найти не удалось.

На станциях 2, 4 и 5, где желтая глина или серые и черные илы подходили к самому урезу воды, мизиды отсутствовали. Отсутствие мизид на участках, занятых неблагоприятными для них грунтами, неоднократно отмечалось и для Куйбышевского водохранилища (Бородич, Гавлена, 1970).

Просмотр содержимого кишечника рыб показал, что мизиды в небольшом количестве встречаются в пище окуневых рыб.

Совершенно несомненно, что неблагоприятный гидрологический режим (низкий уровень) летом 1972 г. отрицательно повлиял на численность и распространение рачков. При дополнительном обследовании водохранилища в сентябре не удалось собрать материал по мизидам из-за дальнейшего падения уровня воды. Видимо, в годы с нормальным уровнем, когда площади прибрежных участков, занятые песчаными грунтами, увеличиваются, условия обитания мизид становятся лучше и их численность достигает более высоких показателей.

Таким образом, благодаря естественному развитию, а также вселению мизид, кормность бентоса водохранилища за последние 25 лет значительно увеличилась.

ЛИТЕРАТУРА

- Бородич Н. Д., Гавлена Ф. К. 1970. Распространение мизид в Куйбышевском водохранилище. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 7.
- Любин В. А. 1972. Изменения в фауне малощетинковых червей Куйбышевского водохранилища. Водные мелощетинковые черви. Материалы Второго всесоюзного симпозиума. Борок.
- Ляхов С. М. 1948. Бентос Кутулукского водохранилища. Канд. дисс.
- Ляхов С. М. 1951. Бентос Кутулукского водохранилища. Зоол. журн., т. 29, в. 1.
- Ляхов С. М., Крылова Л. Н. 1968. О результатах пересадки мизид из Дона в Кутулукское водохранилище. Гидробиол. журн., т. 4, в. 4.
- Чекановская О. В. 1962. Водные малощетинковые черви фауны СССР. Определители по фауне СССР, № 78. Изд. АН СССР.

ИХТИОФАУНА р. КУТУЛУК И КУТУЛУКСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Сведения о видовом составе ихтиофауны малых рек бассейна Средней и Нижней Волги очень скудны. В связи с этим Куйбышевская станция Института биологии внутренних вод АН СССР начала с 1966 года регулярные исследования притоков Волги (Гавлена, 1968). В конце июля — начале августа 1972 г. изучалась ихтиофауна реки Кутулук и Кутулукского водохранилища.

Река Кутулук является притоком р. Большой Кинель, который впадает в р. Самару — левобережный приток Волги. Река Кутулук имеет типичный характер равнинной степной реки, питающейся в основном родниковыми водами. Ее длина 144 км, площадь водосбора 1340 км². Ширина реки колеблется в верхней части от 2 до 6 м, в нижней от 4 до 20 м. Пойма реки выше водохранилища редко превышает ширину 400 м, тогда как ниже водохранилища она в отдельных местах превышает 1000 м. В пойме находится несколько мелких озер и стариц, заливаемых паводковыми водами. Берега реки крутые, обрывистые с многочисленными обвалами. Расход воды в межень выше водохранилища в нормальные по водности годы составляет 150—200 л/сек.

1972 год в Европейской части СССР был исключительно маловодным. В период наших исследований расход воды в том же месте составлял всего 25—30 л/сек. Течение реки в 8 местах прервано небольшими запрудами, глубина возникших водоемов до 3 м. Вследствие размыва запруд паводковыми водами, дно реки во многих местах в разной степени заилено. Песок или галька встречаются только на перекатах.

На среднем течении реки в 1939 г. было построено небольшое Кутулукское водохранилище с целью орошения земельных угодий (Ляхов, 1948). Его проектная площадь при НПГ (абс. отм. 67, 50) составила 21,2 км², объем — 105,10⁶ м³, длина 16 км, средняя ширина 1,5 км, максимальная глубина — 16 м и средняя — 5 м. В связи с переработкой берегов и заилением, за истекшие 20 с лишним лет, все эти параметры несомненно в какой-то степени уменьшились. Паводковые воды приносят в водохранилище до 80% годового стока. Сработка уровня во время летнего полива составляет обычно 2—2,5 м. Во время наших работ абсолютная отметка уровня воды составляла 65,3—65,4 м, то есть уровень по сравнению с НПГ упал более чем на 2 м. Расход воды в межень около 2,5—3,0 м³/сек.

Помимо ирригационного, водохранилище имеет также рыбохозяйственное значение. На нем с начала существования организован рыбхоз, эксплуатирующий его рыбные запасы.

Материалы собирались восьмиметровым бреднем с ячеей 6 мм, 50 м мальковым неводом с ячеей 12 мм и с помощью крупноячеистых ставных сетей.

Видовой состав рыб р. Кутулук выше водохранилища беден (см. таблицу). По нашим данным здесь встречается 12 видов рыб, принадлежащих к 4 родам. Такая видовая бедность обусловлена в основном однообразием гидрологических условий равнинной степной реки.

Видовой состав ихтиофауны р. Кутулук

Вид	Выше водохранилища	Водохранилище	Ниже водохранилища
Щука	—	+	+
Плотва	+	—	+
Елец	+	+	—
Голавль	+	—	—
Язь	+	+	+
Верховка	—	+	—
Пескарь обыкновенный	+	+	+
Пескарь белоперый	+	+	—
Уклея	+	+	+
Лещ	—	+	+
Сазан, карп	+	+	+
Карась	—	+	+
Голец	+	—	+
Щиповка	+	+	+
Сом	—	—	+
Судак	—	+	+
Окунь	+	+	+
Ерш	+	+	+

Примечание: (+) — наличие данного вида, (—) — отсутствие.

Самыми многочисленными видами являются уклея (42%) и пескарь обыкновенный (40%). Уклея отсутствовала лишь в верховьях реки, где встречалась основная масса гольца. Эта картина вполне соответствует экологическим условиям верховьев (ил, небольшие глубины, отсутствие плесов). Пескарь белоперый встречается в относительно малом количестве и составляет только 1.2% от общего числа рыб на участке от с. Петровка до водохранилища. Язь, щиповка и окунь встречаются повсеместно также в небольшом количестве, ерш только в местах непосредственно над водохранилищем. Интерес представляет находка в верхней части реки плотвы, которая ниже по течению и в водохранилище отсутствует. Это можно объяснить тем, что она была привезена вместе с посадочным материалом в одну из запруд, в которые колхозами завозился карп. Запруды не спускные, отлов рыбы осенью производится преимущественно бреднем. В средней и нижней части реки, в более глубоких небольших плесах или ямах, иногда удается поймать ушедшего из запруды карпа. Хищных рыб на участке реки Кутулук выше водохранилища не обнаружено.

Верхний и средний участки реки выше водохранилища в настоящее время загрязняются в основном водами нефтепромыслов и Петровским молочным заводом. Особенно сильно сказывается загрязнение в маловодные годы.

Ихтиофауна Кутулуцкого водохранилища состоит из 14 видов рыб, принадлежащих к 4 родам (см. таблицу).

Сазан, лещ и судак в водохранилище были завезены; все остальные рыбы тузоводные.

В связи с изменением гидрологических условий и с постепенным заиливанием часть речных видов рыб из водохранилища исчезла или заняла соответствующие биотопы в верхней части водоема (пескарь, щиповка), где сохранилось небольшое течение. При быстрой и большой сработке воды эти виды встречаются и в средней части водохранилища в районе Красной горы.

По неопубликованным данным Ф. В. Гинтовта в 1945—47 гг. в водохранилище преобладали лещ, сазан, язь, судак, окунь и уклей. В настоящее время основу улова (рыболовная бригада ловит только крупночешуйными сетями) составляет лещ, судак, единично попадается сазан и щука. По нашим неводным уловам в водохранилище имеются значительные запасы окуня, а также молодого леща. Последний почти на 95% заражен лигулезом. Эпизоотия лигулеза вспыхнула в 1947—48 гг. (Дубинина, 1953) и продолжается до настоящего времени. Это, по-видимому, одна из основных причин снижения уловов леща, так как лигулез приводит к гибели рыб, особенно в молодом возрасте (Жошева, 1956). Снижение валового улова рыбы обусловлено также режимом сработки уровня воды, который приводит к уменьшению площади нерестилищ и к значительному сокращению мест нагула рыбы. Большое количество мальков рыб скатывается сквозь поврежденные решетки оголовка в систему ирригационного канала.

Состав ихтиофауны в реке Кутулук ниже водохранилища был исследован у с. Малышевка, а также у с. Кротовка в 4 км выше впадения в р. Большой Кинель.

Анализ уловов показывает, что в этой части реки повсеместно встречаются уклей (40%), лещ (28%) и плотва (18%); реже встречается язь, щиповка, голец и окунь, единично — щука, пескарь обыкновенный, сазан, карась, сом, судак и ерш.

В нижней части реки Кутулук от с. Кротовка до устья р. Кинель состав рыбного населения в основном соответствует качественному составу ихтиофауны р. Самары и Волги.

Таким образом, в бассейне типично степной реки Кутулук найдено 18 видов рыб, принадлежащих к 5 семействам. В популяции абсолютное большинство принадлежит видам фитофильным. В верхней части реки отсутствуют хищные виды рыб, вследствие чего популяция не сбалансирована и продуктивность ее очень низка. С целью увеличения продуктивности следует путем интродукции расширить число ценных видов рыб, особенно хищников (в частности щуки) и не допускать загрязнения стоковыми водами нефтеразведки и местной промышленности.

Для повышения рыбохозяйственной ценности водохранилища необходимо сохранить нормальный уровеньный режим во время массового нереста хозяйственно ценных видов рыб или создать искусственные плодучие нерестилища, пополнить рыбное население хищниками (щукой, сомом) и временно рекомендовать применение неводного лова для разведения стада мелкого лигулезного леща и отлова окуня.

ЛИТЕРАТУРА

Гавлена Ф. К. 1968. Ихтиофауна некоторых притоков Средней Волги. Первая конференция по изучению водоемов бассейна Волги (тезисы докладов).

Дубинина М. П. 1953. Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла. Паразитол. сб., XV.

Кошова А. Ф. 1956. Влияние ремнецов (*Ligula intestinalis* и *Digramma interrupta*) на организм рыбы. Зоол. ж., XXXV, 11.

В. М. ВОЛОДИН, М. Н. ИВАНОВА, С. Н. ПОЛОВКОВА,
И. Е. ПЕРМИТИН

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ КОРЮШЕК

ВВЕДЕНИЕ

В пределах своего ареала европейская корюшка *Osmerus eperlanus* Linne представлена многочисленными популяциями, различающимися между собой рядом биологических особенностей. Хорологическая структура этого вида, как и всего рода *Osmerus*, разработана далеко не четко. В. В. Петров (1925, 1940) впервые предложил разделить всех европейских корюшек на три экологические группы: проходные (морские), озерно-речные и озерные корюшки или сетки. Такое деление вслед за этим автором было принято Л. С. Бергом (1948). По его системе к озерно-речным корюшкам относятся ладожская и онежская (*Osmerus eperlanus eperlanus* natio *ladogensis* Berg), а к озерным — белозерский, поковско-чудской и другие сетки — *O. eperlanus eperlanus* morpho *spirinhus* Pallas. Основными различиями между озерно-речной корюшкой и сетком В. В. Петров и Л. С. Берг считают их размеры и места размножения. Корюшка (крупная форма) для нереста обязательно заходит в реки, а сеток (мелкая форма) нерестится в озере и в реки не поднимается. Однако В. В. Петров признает, что резкой границы между озерно-речными корюшками и сетками не существует. В водоемах Ленинградской обл. и Карелии встречаются формы, занимающие в биологическом отношении промежуточное положение между двумя такими крайними, как ладожская корюшка и белозерский сеток. Многочисленными авторами, изучавшими особенности биологии и экологии корюшек, показана их необыкновенная изменчивость и пластичность (Абросов и Агапов, 1957; Васильев, 1951; Гуляева, 1967; Кожевников, 1949, 1955, 1958; Кудерский, 1968; Кузнецов, 1951; Мельянец, 1946; Смирнова-Стефановская, 1966; Федорова, 1953, и др.).

В различных озерах популяции корюшек различаются типом динамики численности, сроками полового созревания, особенностями размножения, питания и т. д., причем изменение экологических условий может приводить к существенному изменению биологии корюшек. Наглядным примером тому может служить естественная акклиматизация белозерского сетка в водохранилищах волжского каскада. До зарегулирования стока р. Волги сеток в ней не встречался, хотя его появление отмечалось неоднократно в р. Шексне, вытекающей из Белого озера и впадающей в Волгу. С образованием Рыбинского водохранилища белозерский сеток довольно быстро расселился по акватории, и в течение нескольких лет его популяция достигла в новом водоеме высокой численности. На первом этапе этой естественной акклиматизации био-

логия рыбинского снетка и структура его популяции не отличались от таковых исходной белозерской формы (Лапин, 1955). Однако на втором этапе акклиматизации (Иванова и др., 1969) основные черты биологии и структура популяции рыбинского снетка существенно изменились. Жизненный цикл его удлинился практически вдвое, и в настоящее время в водохранилище встречаются особи в возрасте до 6 лет включительно. В отличие от белозерского рыбинский снеток, как правило, в массе созревает на первом году жизни. После первого нереста, видимо, значительная часть особей остается в живых и нерестится повторно. Численность рыбинской популяции в связи с этим отличается известной стабильностью.

С созданием на Волге каскада водохранилищ снеток акклиматизировался в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах и даже встречается в Саратовском. Но в этих водоемах исходная длинноцикловая популяция рыбинского снетка снова превратилась в короткоцикловую. Популяции горьковского и куйбышевского снетков по биологии и структуре в настоящее время сходны с популяцией снетка Белого озера (Иванова и др., 1971).

Интересные данные по изменчивости американской корюшки — *Osmerus mordax* (Mitchill) — получены Раппом и Редмондом (Rupp, Redmond, 1966). Изучая вопрос о происхождении мелкой и крупной корюшки, авторы осуществили ряд пересадок ее икры в различные озера. Например, икра мелкой корюшки из оз. М. Конкорд была пересажена в оз. Шэд. В оз. Конкорд размеры корюшки не превышали 75 мм, а возраст — 2 лет. Через несколько лет после пересадки популяция корюшки в оз. Шэд достигла высокой численности, размеры рыб увеличились до 212 мм, а возраст до 4 лет. В следующей серии работ проведена пересадка икры крупной корюшки (длина 192 мм, предельный возраст 3 года) из оз. Брэнч в озеро Бейсин и Роу. В оз. Бейсин корюшка стала мельче, она как бы «остановилась» на втором году жизни. Размеры ее в этом озере не превышали 120 мм. На основании полученных данных (Rupp and Redmond, 1966, стр. 259) пришли к выводу, что «рост, длина и численность корюшки больше зависят от комплекса физических и биологических факторов среды, чем от предполагаемых генотипических различий отдельных пород».

Естественная акклиматизация белозерского снетка в волжских водохранилищах и данные по пересадке икры американской корюшки в различные озера весьма убедительно свидетельствуют о высокой пластичности корюшек, их способности к изменению биологии в зависимости от экологических условий обитания. Подобная изменчивость дала, в частности, Г. В. Федоровой (1953) основание высказать предположение, что в каждом водоеме, где живет корюшка, она представляет собой особую форму, выработавшуюся под влиянием специфических условий данного водоема.

Задача настоящей работы заключается в изучении морфологических и биологических особенностей пресноводных корюшек в водоемах разного типа. На примере популяций из Ладожского и Белого озер, Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ сделана попытка выяснить taxonomическое положение различных популяций пресноводных корюшек вида *Osmerus eperlanus* (L.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалы для сравнительного морфометрического анализа корюшки и снетка собраны в экспедиционных рейсах на водохранилищах Рыбинском и Куйбышевском и озерах Белом и Ладожском (Волховская губа) весной и летом 1969 г. Пойманных

рыб фиксировали 4%-м формалином и по окончании фиксации (не раньше, чем через месяц) обрабатывали в лаборатории. Наряду с изучением пластических и меристических признаков проводили полный биологический анализ исследуемых рыб. Измерение пластических признаков производили с помощью циркуля-измерителя и линейки с поперечным масштабом, допускающей точность отсчета до 0,2 мм.

Количество позвонков, число лучей в непарных плавниках и число жаберных тычинок подсчитывали под бинокулярным микроскопом. Статистическая обработка результатов измерений произведена на электронной счетно-вычислительной машине «Навиг». Сходство и различие отдельных морфометрических признаков у рыб из разных водоемов определяли с помощью критерия Стьюдента:

$$t = \frac{M_1 - M_2}{\sigma \sqrt{\frac{n_1 + n_2}{n_1 n_2}}}$$

где t — критерий Стьюдента, M_1 — среднее первого ряда, M_2 — среднее второго ряда, σ — среднее квадратическое отклонение, n_1 — число членов первого ряда, n_2 — число членов второго ряда;

и критерия Фишера: $F = \frac{\sigma_1^2}{\sigma_2^2}$

где F — критерий Фишера, σ_1 — среднее квадратическое отклонение первого ряда, σ_2 — среднее квадратическое отклонение второго ряда.

При измерении морфометрических признаков за основу принята схема И. Ф. Правдина (1966) для сем. *Osmeriidae*.

Из пластических признаков нами изучались следующие (рис. 1)...

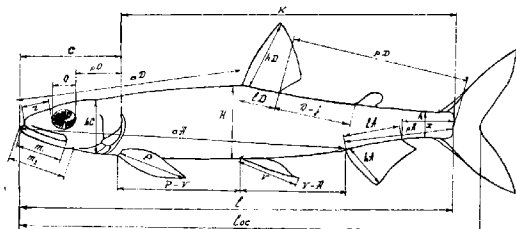


Рис. 1. Схема измерений лососевых рыб по Смитту (объяснения в тексте)

Признаки	Обозначения
1. Длина рыла	г
2. Диаметр глаза	О
3. Длина зрительного отдела головы	рО
4. Ширина межглазничного пространства	іО
5. Длина верхней челюсти	m ₁
6. Длина нижней челюсти	m ₂
7. Высота головы у затылка	hC
8. Длина головы	C
9. Наибольшая высота тела	H
10. Наименьшая высота тела	h
11. Длина туловища	K
12. Длина хвостового стебля	x

Признаки	Обозначения
13. Антедорсальное расстояние	aD
14. Антеанальное расстояние	aA
15. Постанальное расстояние	pA
16. Пекто-вентральное расстояние	P-V
17. Анально-вентральное расстояние	A-V
18. Длина основания спинного плавника (D)	lD
19. Наибольшая высота спинного плавника (D)	hD
20. Длина основания анального плавника (A)	lA
21. Наибольшая высота анального плавника (A)	hA
22. Длина грудного плавника (P)	P
23. Длина брюшного плавника (V)	V

Все абсолютные значения признаков при обработке материала вычислены в % к длине тела рыб по Смитту (Правдин, 1966). Для уточнения соотношения отдельных частей головы признаки 1—7 вычислены в % к длине головы.

Из морфических признаков нами исследовались:

1. Число неветвистых и ветвистых лучей в спинном плавнике.
2. Число лучей в анальном плавнике.
3. Число тычинок на 1-й жаберной дуге.
4. Число позвонков, при подсчете которых первый позвонок, сросшийся с затылочной частью черепа, и последний, сросшийся с уrostилем, не учитывались.

Вследствие легкого опадания чешуи у снетка и корюшки, общее число чешуй в боковой линии и число прободенных чешуй нами не учитывались.

Всего для сравнительного морфометрического анализа обработано рыбинского снетка — 323 экз, белозерского — 72 экз, куйбышевского снетка — 50 экз, и ладожской корюшки — 264 экз.

При описании биологических особенностей снетка из разных водоемов и ладожской корюшки использованы материалы собственных наблюдений и литературные данные.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЛАДОЖСКОГО И БЕЛОГО ОЗЕР, РЫБИНСКОГО И КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ КОРЮШЕК

Ладожское озеро — самое большое в Европе. Его протяженность в меридианальном направлении составляет около 210 км и ширина около 140 км. Общая площадь водного зеркала 18400 км². Основными источниками притока вод служат р. Свирь, через которую поступают воды Онежского озера, р. Волхов — воды оз. Ильмень, а также избыток вод многочисленных озер Карелии и Ленинградской обл. Нева — единственная река, вытекающая из Ладожского озера.

Южные берега Ладожского озера пологие, низкие, северные — высокие, скалистые с многочисленными заливами, шхерами. Глубины в южной части озера сравнительно небольшие — порядка 20—50 м, в северной — преобладают глубины свыше 100 м. Средняя глубина Ладожского озера составляет около 50 м. Рельеф дна неровный. Грунт самый разнообразный — песок, ил, глина, камень.

Уровень озера непостоянен. Характерны значительные стонно-нагонные ветровые колебания. Течения преимущественно ветровые, параллельные берегам. Порой они достигают значительной скорости.

Вода характеризуется сравнительной прозрачностью. В начале осени в северо-западной части озера прозрачность достигает 4—5 м.

Среднемесечная температура поверхностного слоя озера в летний период составляет 20,8°. В глубоких частях профундали температура воды не поднимается выше 5—6°.

Ладожское озеро — олиготрофный водоем сигово-корюшкового типа, населенный в основном палеарктическими формами и характеризующийся большим разнообразием экологических условий (Герд, 1951; Архипцева, 1969).

Белое озеро — сравнительно небольшой, самый мелководный из рассматриваемых водоемов с ровным рельефом дна и слабой изрезанностью береговой линии. Форма озера — довольно правильный овал. Длина — 43 км, ширина — около 33 км, площадь водного зеркала 1120 км². В озеро впадает много мелких ручьев и несколько рек, главная из которых — Ковжа. Вытекает из озера только одна река — Шексна.

Глубина озера большей частью не превышает 4,25 м. Уровень Белого озера непостоянен. Глубина и площадь водной поверхности в значительной мере зависят от величины притока и стока. Наиболее низкий уровень наблюдается, как правило, с октября по май. С конца апреля — в мае в период интенсивного таяния снегов уровень озера резко повышается и в июне достигает максимума. При обильных летних и осенних дождях может наблюдаться второй подъем уровня.

Прозрачность воды невелика. В летний период она составляет всего 1,2 м. Во время ветров развивается значительное волнение, приводящее к полному перемешиванию вод и образованию большого количества взвесей.

Вследствие интенсивного перемешивания водных масс и малых глубин летом озеро хорошо прогревается. Температура воды в открытых районах достигает 25,6°, причем разница температуры поверхностных и придонных вод практически отсутствует. Зимой озеро охлаждается до дна и температура придонных слоев воды снижается до долей градуса.

Белое озеро характеризуется большим разнообразием экологических условий и довольно высокой кормностью. Это водоем снетково-судачьевого типа (Федорова, 1953; Мосевич, 1955; Морозова, 1956).

Рыбинское водохранилище — сравнительно молодой водоем, образование которого относится к периоду 1941—1947 гг. Он создан на базе искусственного зарегулирования стока трех больших рек — Волги, Шексны и Мологи. Длина водохранилища 172 км, ширина — 60 км и средняя площадь — 4550 км². По своей морфометрии Рыбинское водохранилище относится к водоемам озерного типа. Для него характерно наличие большой озеровидной центральной части и длинных языковидных плесов, сочетающих в себе черты озера и реки.

Рыбинское водохранилище в целом мелководный водоем со средней глубиной 5,6 м, в котором узкими лентами проходят сравнительно глубокие затопленные русла рек. Глубина на таких участках местами достигает 30 м, чаще же 15—17 м. Прозрачность воды летом не превышает 1,2 м.

Летний период характеризуется частыми и продолжительными штормами, во время которых вода перемешивается до дна и образуется масса взвесей из частиц торфа и ила.

Уровень водохранилища непостоянен и регулируется искусственно, исходя из потребностей народного хозяйства. Ежегодно после постепенного и длительного понижения уровня наступает весьма быстрый его подъем, который происходит в апреле — мае. Период максимального развития органической жизни приходится на июль — август, т. е. на период максимальной высоты уровня и начала его падения. Критический период для населения водоема — февраль и март, когда при минималь-

ном уровне наблюдается ухудшение газового режима, приводящее в отдельных участках к явлениям заморного типа.

Прогревание и охлаждение водных масс водохранилища происходит довольно быстро. Этому способствуют большая площадь зеркала, малые глубины, ветровые течения. Максимальная температура поверхностного слоя воды может достигать 26°, обычная же дневная летняя температура поверхностных вод составляет 22—24°, у дна — от 9 до 18°. Весной температура воды в северных и южных районах различается на 10—15°.

Рыбинское водохранилище отличается разнообразием экологических условий и сравнительно невысокой кормностью. Это водоем лещево-судачьего типа (Овчинников, 1950; Антипова, 1961a, 1961b).

Куйбышевское водохранилище, созданное в 1955—1957 гг., относится к озерно-речному типу. Это водоем вытянутой формы, характеризующийся рядом расширенных участков, глубоко проникающих в коренные берега. Длина водохранилища вдоль Волги составляет более 600 км, наибольшая ширина достигает 48 км. Площадь водного зеркала около 6450 км². Куйбышевское водохранилище глубже Рыбинского. Средняя его глубина 9,4 м, максимальная — 41,0 м. Прозрачность в летний период в среднем составляет 1,0 м.

Стоковые течения сохраняются, хотя скорости перемещения водных масс в расширенных участках снизились в 2—3 раза по сравнению с естественными условиями.

Наибольший прогрев вод наблюдается в июле — августе. Максимальные температуры поверхностного слоя воды достигают в отдельные годы 27—28°. В глубоководных участках температура воды летом у дна не поднимается выше 13°.

Куйбышевское водохранилище — водоем лещево-сазанье-судачьего типа (Антипова, 1961b; Лукин, 1961).

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ КОРЮШЕК

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Снеток относится к короткоцикловым рыбам. Его популяции обычно состоят из 1—2, реже 3 возрастных групп. В Псковско-Чудском озере, по данным А. И. Ефимовой (1967), снеток представлен в уловах всего двумя возрастными группами (0+ и 1+), причем в южной части этого водоема (в собственно Псковском озере преобладают сеголетки, составляющие от 80 до 100% уловов, а в северной части Чудского озера) — двухлетки (70—80%). До трехлетнего возраста в этом водоеме доживают лишь единичные особи. Псковский снеток крупнее чудского. Вес снетков-годовиков в Псковском озере 2,5—3,0 г, двухгодовиков — 4,0—7,0 г, в Чудском озере соответственно 1,0—1,5 и 2,5—3,0 г. Различия в возрастном составе стад снетка Псковского и Чудского озер связаны с разновременностью его полового созревания.

В Белом озере снеток доживает до 3-летнего возраста. Возрастная структура его популяции обычно представлена тремя группами — 0+, 1+, 2+. Размеры колеблются от 50 до 130 мм (Кучин, 1902; Арнольд, 1925; Федорова, 1953; Морозова, 1956, и др.). Собственные исследования, проводившиеся в 1967—1969 гг., показали, что за последнее десятилетие в размерно-возрастной структуре популяции белозерского снетка существенных изменений не произошло, хотя соотношение отдельных возрастных групп в различных районах озера несколько различалось.

корюшки в Ладожском озере отличались друг от друга всего в 4 раза (против 70 раз в Белом озере).

Таблица 3

Промысловые уловы корюшки в Ладожском озере
в 1947—1954 гг. (по: Архипцева, 1956)

Годы наблюдений	1947	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954
Уловы	5.5	6.4	10.5	16.9	22.8	11.0	10.9	13.2

Меньший размах годовых колебаний численности ладожской корюшки объясняется, как и в случае с рыбинским снетком, более сложным возрастным составом популяции, что в свою очередь способствует поддержанию высокого уровня численности корюшки в этом водоеме.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Половая зрелость корюшек в разных водоемах наступает в различном возрасте. В Псковском озере, например, основная масса снетка созревает уже в первое лето своей жизни, а в соседнем с ним Чудском озере — на второе (Петров, 1940; Чумаевская-Световидова, 1945). В Белом озере массовое созревание снетка происходит на втором году жизни (Морозова, 1955). В Рыбинском водохранилище снеток становится половозрелым в возрасте 1—2 лет, причем соотношение зрелых и незрелых особей среди годовиков в разные годы может различаться. Чаще же массовое созревание происходит уже на первом году жизни (Ляпин, 1955; Иванова и др., 1970 б). В некоторых водоемах, например, в Валдайском озере, массовое созревание снетка происходит даже на третьем году жизни (Чумаевская-Световидова, 1945).

В Ладожском озере корюшка созревает в возрасте от одного до четырех лет. Причем, как считает Н. Т. Архипцева (1969), мелкая форма корюшки созревает в массе в возрасте двух лет, а крупная — трех лет. Сроки наступления половой зрелости корюшек в каждом отдельном случае определяются, видимо, неодинаковыми условиями нагула молоди.

В нерестовом стаде большинства популяций корюшек характерно численное преобладание самцов над самками (Маркун, 1926; Чумаевская-Световидова, 1945; Щетинина, 1954; Архипцева, 1956; Балагурова, 1956; Аброров и Агапов, 1957; Нейман, 1957; Носкова, 1965, и др.). Однако в разном возрасте соотношение полов неодинаково. В частности, у рыбинского снетка в младших возрастных группах преобладают самцы, а в старших — самки (Володин, 1971).

Индивидуальная абсолютная плодовитость корюшек, как и других рыб, зависит от размера самок и их возраста и увеличивается по мере роста рыб (Маркун, 1926; Щетинина, 1954; Морозова, 1955; Архипцева, 1956, 1967; Аброров и Агапов, 1957 и др.). По нашим данным, в 1967—1968 гг. абсолютная плодовитость снетка в Белом озере (Володин, 1972) у рыб разного размера колебалась от 1300 до 6800 икринок (в среднем 4000), а у рыбинского снетка от 900 до 11750 икринок (в среднем 5800). Плодовитость ладожской корюшки в 1951—1963 гг. (Архипцева, 1967) колебалась от 1300 до 133500 икринок (в среднем 28800). На первый взгляд может показаться, что из этих трех видов корюшек наиболее плодовита ладожская, затем идет рыбинский снеток, и, наконец, белозерский. Однако средняя плодовитость зависит главным образом от

размеров рыб во взятой для анализа пробе. Размеры же ладожской корюшки, естественно, больше рыбинского и белозерского сетков, поэтому и средняя плодовитость ее больше. Сравнение же абсолютной плодовитости самок одних и тех же размеров (рис. 2) показывает, что наиболее плодовит рыбинский сеток, затем идет белозерский, ладожская

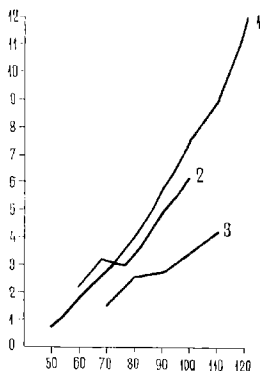


Рис. 2. Абсолютная плодовитость корюшек Рыбинского водохранилища (1), Белого (2) и Ладожского (3) озер

По оси ординат — абсолютная плодовитость, икринок; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм

же корюшка стоит только на третьем месте, хотя ее и относят к наиболее плодовитым формам корюшек.

Многочисленные литературные данные по размножению корюшек свидетельствуют о том, что экологические условия их нереста весьма разнообразны, причем как в различных водоемах, так и в одном и том же водоеме. Однако среди этого разнообразия можно выделить два основных типа нерестилищ — озерные и речные (Самсонов, 1910; Маркун, 1926; Петров, 1940; Кожевников, 1949; Федорова, 1953; Архипцева, 1969, и др.). Приуроченность размножения корюшек к озерным или речным нерестилищам, в частности, легла в основу классификации пресноводных корюшек В. В. Петрова (1925, 1940).

Из озерных и речных нерестилищ наиболее подробно изучены озерные, располагающиеся в прибрежных участках озера и в устьях рек с глубиной 1.6 м и больше. Субстрат для нереста может быть как растительный (преимущественно водяной мох), так и минеральный (песок, камни) (Самсонов, 1910; Петров, 1940; Чумаевская-Световидова, 1945; Мешков и Сорокин, 1952; Мешков, 1966).

В Белом озере нерестилища располагаются сравнительно узкой полосой вдоль берегов на глубине 2.0—3.7 м. Нерестовым субстратом служат корни и стебли растений, мох, древесные остатки (Федорова, 1953; Чиркова, 1959).

В Рыбинском водохранилище озерные нерестилища располагаются по всей озерной части водоема, эстуариях его плёсов и отдельных рек на чистых песчаных отмелях и банках с глубиной от 3 до 8 м. Икра откладывается на остатках отмерших частей высших растений, щепках, палках и мертвых раковинах моллюсков (преимущественно на дрейссене) (Иванова и Половкова, 1972).

Речные нерестилища, описание которых можно найти у В. В. Петрова (1940), П. А. Дрягина (1949), и Ю. Е. Лапина (1955), отличаются от озерных, видимо, главным образом наличием довольно сильного течения.

В Рыбинском водохранилище речные нерестилища сетка располагаются, как правило, в их верхнем течении на глубинах до 2—3 м. Грунт — чистый песок и галька. Икра откладывается на размытые корни и стебли прошлогодней водной растительности (Лапин, 1955), а также на камни и песок (Иванова и Половкова, 1972).

Размерно-возрастной состав производителей в стадах сетка на озерных и речных нерестилищах неодинаков (табл. 4).

Таблица 4

Возрастной состав производителей сетка на озерных и речных нерестилищах Рыбинского водохранилища в апреле — мае 1968—1970 гг.

Место размножения		Возрастные группы				
		1	2	3	4	5
Речное нерестилище . .	Верховье р. Ильдь . .	22.0	29.5	34.0	13.2	1.
Озерные нерестилища .	Устье р. Ильдь	37.5	26.8	31.3	4,7	—
	О-в Шуморовский . .	77.5	16.0	6.5	—	—

На речных нерестилищах размножаются преимущественно рыбы старших возрастных групп, а на озерных — впервые созревшие годовики и двухлетки. Причина этого явления заключается в следующем. В Рыбинском водохранилище (Иванова и др., 1970а, 1970б) взрослые особи и молодь сетка летом нагуливаются в эстуарных частях плеса и в открытой озероподобной части водохранилища. В самих плесах и впадающих в него речках летом сеток практически отсутствует. В августе — сентябре начинается миграция к местам зимовки и нереста. При этом наиболее высоко по плёсу поднимаются самые крупные и сильные, хорошо упитанные рыбы. Сеголетки же и наиболее слабые двухлетки далеко от мест нагула мигрировать не в состоянии. Поэтому они остаются на зимовку в эстуарной части плёса, где и размножаются. Следовательно, как на озерных, так и на речных местах размножения нерестовые стада сетка представлены особями, имеющими «речное» и «озерное» происхождение. Эти данные показывают, что разделение пресноводных корюшек на собственно корюшек и сетков по месту их размножения по существу своему формально. И на речных, и на озерных нерестилищах нерестовые стада смешанные, состоящие из особей как озерного, так и речного происхождения. Различный размерно-возрастной состав производителей на речных и озерных нерестилищах обусловлен исключительно способностью отдельных рыб к преодолению миграционных путей разной протяженности и трудности. Инстинкт нерестовой миграции проявляется во всех случаях, только наиболее крупные и сильные особи способны к более продолжительным и трудным миграциям, а мелкие и слабые таких миграций совершать не в состоянии. Использование корюшками для разм-

ножения как озерных, так и речных нерестилищ приводит к расширению их нерестового ареала и способствует повышению эффективности размножения популяций в целом.

ПИТАНИЕ

Ладожская корюшка. Ладожское озеро относится к средним по кормности водоемам. В составе его зоопланктона по числу видов на первом месте стоят коловратки, а в количественном отношении — копеподы. Наиболее многочисленны в планктоне Ладожского озера *Conochilus*, *Asplanchna*, *Bosmina coregoni*, *B. obtusirostris*, *B. crassicornis*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, *Diaptomus gracilis*. В некоторые периоды многочисленными бывают *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *Eurytemora lacustris*, *Limnocalanus grimaldii* v. *macrurus*. Реже встречаются *Alona*, *Alonella*, *Bythotrephes*, *Leptodora*, *Ceriodaphnia*, *Diaphanosoma* и др. Большинство ракообразных — обитатели пелагиали, живущие преимущественно в слое воды толщиной до 20 м. Видовой состав зоопланктона довольно однообразен на всей акватории озера. Этому способствуют частые ветры и волнения. В количественном же отношении наиболее продуктивны Волховская губа и некоторые участки восточного района. Наименее продуктивна северная часть водоема. Средняя биомасса зоопланктона для всех участков озера составляет 1,284 г/м³ (Соколова, 1956; Денъгина и Соколова, 1968).

Донная фауна Ладожского озера представлена в основном реликтовыми ракообразными — *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa*, *Gammarocantus loricatus*, *Mysis oculata*. Удельный вес остальных компонентов бентоса (олигохет, личинок хирономид, мелких моллюсков и др.) относительно невелик.

Мелкая корюшка нагуливается на глубинах до 15 м и питается преимущественно зоопланктоном, иногда придонными организмами и редко рыбой. Из зоопланктона в составе пищи корюшки основное место занимает лимнокалянус, циклопы, босмина, лептодора, битотрефес (Сальдау, 1956; Архипцева, 1969; наши данные). Крупная корюшка нагуливается преимущественно на глубине от 16 до 30 м. Основу ее пищи составляют придонные реликтовые ракообразные и рыба (собственная молодь и ряпушка). Мелкий зоопланктон в пище крупной корюшки встречается редко. В нерестовый период корюшка, кроме особей, не принимающих участие в размножении, почти не питается (Сальдау, 1956). После нереста интенсивность питания возрастает и достигает наибольшей величины при максимальном прогреве вод озера в августе. Индекс наполнения желудков достигает в это время 242⁰/₁₀₀₀. К октябрю он уменьшается.

Белозерский снеток. Белое озеро отличается сравнительно высокой кормностью. Условия для нагула планктофагов в нем весьма благоприятны, чему способствует мелководность озера, хорошая прогреваемость водной массы и отсутствие сильных течений. Биомасса зоопланктона в прибрежной части составляет 1,4—1,5 г/м³, в открытом озере — 0,3—0,4 г/м³. Основную массу зоопланктона составляют ракообразные, среди которых преобладают копеподы. Доминируют *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia siculata*, *D. cristata*, *Limnosida*, *Diaphanosoma*. В открытой части озера местами встречаются *Leptodora* и *Bythotrephes* (Луфферова, 1966).

Основной нагул снетка происходит в июне — июле. Для молоди в Белом озере сложились наиболее благоприятные условия откорма. Основной ее пищей служат науплиальные и копеподидные стадии весло-

ногих рачков. Максимальные индексы наполнения у сеголетков достигают 295⁰/₀₀₀. К концу вегетационного периода они становятся более упитанными, чем в Рыбинском водохранилище и в Ладожском озере. В пищевом ассортименте старших возрастных групп преобладают эвдиатомусы и мезоциклотсы. Очень редко встречаются крупные хищные ракообразные — лептодора и битотрефес. Средний индекс наполнения кишечника взрослых снетков 60⁰/₀₀₀. Рыбой белозерский снеток не питается. Таким образом, основная пища снетка в Белом озере состоит из мелких планктонных животных. Доля крупного зоопланктона в его пище очень мала.

Рыбинский снеток. Средняя биомасса зоопланктона в Рыбинском водохранилище 0.4 г/м³, т. е. сходна с таковой открытой части Белого озера. Преобладают *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. В середине лета бурно развиваются хищные клadoцеры — *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Limnoda* и др. (Монаков и Луферова, 1967). Главными объектами питания снетка служат босмина, лептодора, битотрефес, дафния и рыба. В отличие от Белого озера для сеголетков снетка в Рыбинском водохранилище условия для нагула менее благоприятны. Индекс наполнения их желудков и кишечника ниже, чем в Белом озере и составляет 106⁰/₀₀₀. С двухлетнего возраста снеток в Рыбинском водохранилище переходит на питание крупным зоопланктоном и рыбой, в связи с чем индекс наполнения желудков у рыб старше 2 лет увеличивается и достигает 100⁰/₀₀₀ (Половкова, 1968; Иванова и др., 1969; Половкова, 1970). Таким образом, в отличие от белозерского у рыбинского снетка главную роль в питании играют крупный зоопланктон и рыба (собственная молодь, молодь окуня, ерша и даже судака).

Куйбышевский снеток. В первый год после заполнения ложа среди планктона Куйбышевского водохранилища встречались в основном речные виды (Соколова, 1958), причем коловратки преобладали над рачками. В последующие годы увеличилась численность озерных ракообразных, особенно таких как *Bosmina*, *Daphnia*, *Chydorus*, *Diaptomus*. В настоящее время биомасса зоопланктона в Куйбышевском водохранилище в 2.0—2.5 раза больше, чем в Рыбинском водохранилище и Белом озере.

Главными кормовыми объектами Куйбышевского снетка служат дафния, босмина и хищные клadoцеры — лептодора и битотрефес. Хищное питание снетка в Куйбышевском водохранилище не отмечено. Индекс наполнения желудков у куйбышевского снетка в среднем выше, чем у рыбинского и белозерского, особенно у сеголетков (160⁰/₀₀₀).

Таким образом, сравнение особенностей питания корюшек в рассматриваемых водоемах выявило известное сходство в питании ладожской корюшки и рыбинского снетка (потребление молоди рыб наряду с беспозвоночными), с одной стороны, и снетка Белого озера и Куйбышевского водохранилища (отсутствие хищного питания) — с другой.

Корюшки в целом относятся к типу стайных пелагических хищников, активно разыскивающих и преследующих добычу. Даже у небольших особей ротовая полость вооружена хорошо развитыми зубами, что способствует схватыванию и удержанию такой крупной и подвижной жертвы как рыба. Тем не менее, ни в Белом озере, ни в Куйбышевском водохранилище снеток рыбой не питается, хотя молоди рыб, доступной для него по размерам, в обоих водоемах вполне достаточно. В Рыбинском водохранилище, как уже было показано, отдельные особи в популяции при длине 70—80 мм начинают питаться рыбой на втором году жизни, а в Ладожском озере — на втором — третьем годах при той же длине

тела. С увеличением размеров и возраста рыб в этих водоемах рыбная пища приобретает все большее значение в их рационах. Можно было ожидать, что разница в характере питания изучаемых популяций корюшек, а значит и в способе добычи пищи должна отразиться на внешнем облике рыб, на соотношении отдельных частей их тела. Изучению этого вопроса и посвящен следующий раздел нашей работы.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СЕТКА И КОРЮШКИ

Как уже было сказано, материалы по морфологии рыбинского сетка собраны в нерестовый (апрель — май) и нагульный (июнь — сентябрь) периоды, а по морфологии белозерского сетка и ладожской корюшки — только в период нагула. Между тем известно, что самцы и самки корюшек в периоды нагула и нереста значительно различаются по внешнему виду. Рыбинский сеток, в частности, во время нереста окрашен значительно темнее, чем летом. Окраска его спины принимает темно-оливковый оттенок, бока становятся синими с металлическим отливом, чешуя покрывается толстым слоем эпителии и крепко держится в чешуйных кармашках. Как у самцов, так и у самок поверхность тела и головы покрыта эпителиальными бугорками, причем у самцов они более многочисленны и более крупные. Ю. Е. Лапин (1955) нашел к тому же, что в период нереста у рыбинского сетка значительно изменяются длина головы, длина рыла, размер межглазничного пространства, диаметр глаза, длина верхней челюсти, длина основания анального плавника, антедорсальное расстояние и даже число позвонков и количество лучей в анальном плавнике. По всем этим признакам автор установил достоверные различия ($M \text{ diff.} > 3$) между нерестовой и нагульной популяциями рыбинского сетка. Судя по данным Ю. Е. Лапина, брачный наряд вызывает существенные изменения морфологических черт строения рыб, хотя утверждение об увеличении числа лучей в анальном плавнике и уменьшении количества позвонков в период нереста вызывает некоторое сомнение. В связи с этими замечаниями необходимо было решить, можно ли использовать для сравнительного анализа материалы, собранные в весенний период, или же следует ограничиться летне-осенними. Следовало проверить также наличие или отсутствие полового диморфизма у исследуемых рыб, хотя некоторые авторы (Кирпичников, 1935; Петров, 1940)) и указывают на отсутствие такового у корюшек.

Для того, чтобы установить наличие или отсутствие полового диморфизма у исследуемых корюшек, а также чтобы выяснить какое влияние на их морфологию оказывает брачный наряд в период нереста, мы провели следующие исследования: у рыбинского сетка сравнили самцов и самок в периоды нереста и нагула, затем отдельно самцов во время нереста и нагула и отдельно самок в те же периоды; у ладожской корюшки — самцов и самок в период нагула (табл. 5—9). Как видно из данных, приведенных в таблицах, достоверные различия получены только в параметрах пекто-вентрального расстояния у самок рыбинского сетка в период нагула и нереста и в длине основания анального плавника у самцов и самок ладожской корюшки. Увеличение пекто-вентрального расстояния у самок рыбинского сетка в период нереста можно объяснить значительным растяжением брюшной полости вследствие развития половых продуктов, а большая длина основания анального плавника у самцов ладожской корюшки, возможно, как-то связана с особенностями размножения. Несмотря на эти различия, полученные материалы дают основание сделать следующие выводы.

Самцы рыбинского снетка в периоды нагула и нереста
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Период нагула		Период нереста		Критерий Стьюдента
	М	m±	М	m±	
Длина рыла	6,53	0,113	6,67	0,095	0,9415
Диаметр глаза	5,18	0,046	5,14	0,056	0,5880
Заглазничный отдел головы	10,43	0,082	10,37	0,074	0,5391
Межглазничное пространство	5,62	0,091	5,86	0,112	1,6079
Длина верхней челюсти	10,52	0,181	10,25	0,208	0,9758
Длина нижней челюсти	12,51	0,233	12,09	0,233	1,2718
Высота головы у затылка	11,55	0,158	11,36	0,270	0,5671
Длина головы	21,39	0,187	21,17	0,189	0,8264
Наибольшая высота тела	16,06	0,165	15,29	0,408	1,6393
Наименьшая высота тела	5,73	0,035	5,74	0,074	0,1085
Длина туловища	72,48	0,169	72,57	0,323	0,2392
Длина хвостового стебля	10,98	0,142	10,76	0,170	0,9591
Антедорсальное расстояние	48,53	0,241	48,27	0,391	0,5475
Антеанальное расстояние	69,78	0,301	69,09	0,403	1,3331
Постанальное расстояние	24,26	0,102	24,47	0,117	1,3344
Пекто-вентральное расстояние	25,63	0,759	26,02	0,373	0,4839
Анально-вентральное расстояние	23,88	0,552	23,16	0,175	1,3150
Длина основания Д	8,30	0,173	8,90	0,172	2,4568
Наибольшая высота Д	16,44	0,205	15,91	0,297	1,4371
Длина основания А	12,77	0,123	13,39	0,366	1,4942
Наибольшая высота А	10,18	0,164	10,05	0,154	0,5738
Длина Р	15,14	0,120	14,61	0,318	1,4661
Длина V	14,12	0,112	14,16	0,095	0,2925
Расстояние между Д и жировым плавниками	27,82	0,222	27,68	0,399	0,2980

$t=2,62$, $t=60-120$ мм.

1. Половой диморфизм у рыбинского снетка и ладожской корюшки отсутствует.

2. Брачный наряд, появляющийся у корюшек перед нерестом, изменяя внешний облик рыб, не влияет существенно на основные морфологические черты их строения. Это позволяет объединить весь полученный материал и рассматривать его независимо от пола рыб и сезона наблюдений. Данные промеров корюшек из каждого водоема приведены в табл. 10—13.

ЛАДОЖСКАЯ КОРЮШКА И БЕЛОЗЕРСКИЙ СНЕТОК

Сравнение морфологических особенностей строения ладожской корюшки и белозерского снетка по совокупным материалам, отражающим размерный состав обеих популяций, показало (табл. 14), что особи этих популяций существенно различаются между собой по 25 из 27 исследованных пластических и меристических признаков. Одинаковыми ока-

Самки рыбинского снетка в периоды нагула и нереста
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Период нагула		Период нереста		Критерий Стьюдента
	M	m±	M	m±	
Длина рыла	6,46	0,100	6,65	0,132	1,1261
Диаметр глаза	5,11	0,057	5,08	0,049	0,2969
Заглазничный отдел головы	10,37	0,124	10,08	0,145	1,5463
Межглазничное пространство	5,63	1,378	5,76	0,070	1,1619
Длина верхней челюсти	10,54	0,178	10,33	0,224	0,7778
Длина нижней челюсти .	12,52	0,144	12,26	0,237	0,8731
Высота головы у затылка	11,64	0,097	11,17	0,169	1,9451
Длина головы	20,04	0,207	21,12	0,239	0,7739
Наибольшая высота тела	15,88	0,181	16,22	0,177	1,5578
Наименьшая высота тела .	5,74	0,123	5,84	0,053	1,6075
Длина туловища	71,81	0,179	72,99	0,489	1,2780
Длина хвостового стебля	10,86	0,789	10,87	0,129	0,0611
Аптедорсальное расстояние	48,70	0,036	49,21	0,345	1,2106
Аптеанальное расстояние .	69,92	0,901	69,86	0,391	0,1468
Постанальное расстояние . .	23,98	0,160	24,04	0,134	0,2512
Пекто-вентральное расстояние .	25,56	0,145	26,74	0,263	3,6058*
Анально-вентральное расстояние	23,41	0,195	23,38	0,227	0,1374
Длина основания Д	8,45	0,102	8,36	0,164	0,4078
Наибольшая высота Д	16,42	0,144	15,67	0,254	2,5617
Длина основания А	12,80	0,150	13,26	0,378	1,0818
Наибольшая высота А . . .	10,28	0,175	10,14	0,142	0,6056
Длина Р	14,76	0,195	14,03	0,424	1,5951
Длина V	13,86	1,162	13,76	0,173	0,3969
Расстояние между Д и жировым плавниками	26,23	0,808	27,40	0,298	1,3537

* — различия достоверны.
t=2,62, t=60—130 мм.

зались лишь диаметр глаза и расстояние между грудным и брюшным плавниками. Ладожская корюшка отличается от белозерского снетка в целом большими размерами головы и ротового аппарата, сравнительно коротким и прогонистым телом, но более длинным хвостовым стеблем, относительно меньшими размерами плавников (за исключением грудного), меньшим числом лучей в непарных плавниках, меньшим числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге и большим количеством позвонков в позвоночнике. Указанные различия определяются биологическими особенностями этих двух форм корюшек, которые будут рассмотрены несколько ниже.

ЛАДОЖСКАЯ КОРЮШКА И РЫБИНСКИЙ СНЕТОК

Сравнение морфологических особенностей строения ладожской корюшки и рыбинского снетка по критериям Стьюдента и Фишера выявило существенное расхождение (табл. 15) 23 из 27 изученных пластических

Сравнение самцов и самок рыбинского снетка по критерию Стьюдента в период нагула (Признаки в % к длине тела)

Признаки	Самцы		Самки		Критерий Стьюдента
	M	m±	M	m±	
Длина рыла	6,53	0,120	6,51	0,129	0,1332
Диаметр глаза	5,18	0,046	5,16	0,047	0,2521
Заглазничный отдел головы	10,43	0,082	10,23	0,098	1,5150
Межглазничное пространство	5,62	0,092	5,57	0,124	0,2897
Длина верхней челюсти	10,52	0,181	10,45	0,181	0,2789
Длина нижней челюсти	12,51	0,253	12,48	0,242	0,0972
Высота головы у затылка	11,55	0,158	11,57	0,232	0,0652
Длина головы	21,39	0,187	21,32	0,168	0,2718
Наибольшая высота тела	16,06	0,165	15,73	0,051	1,8899
Наименьшая высота тела	5,73	0,035	5,76	0,045	0,6580
Длина туловища	72,48	0,169	72,68	0,358	0,4360
Длина хвостового стебля	10,98	0,142	11,02	0,130	0,5038
Аптедорсальное расстояние	48,53	0,241	48,89	0,196	1,1570
Аптеанальное расстояние	69,78	0,301	69,79	0,195	0,5281
Постанальное расстояние	24,26	0,102	24,16	0,185	0,5215
Пекто-вентральное расстояние	25,63	0,759	25,75	0,170	0,2212
Анально-вентральное расстояние	23,88	0,552	23,43	0,134	1,8050
Длина основания Д	8,30	0,173	8,37	0,179	1,3412
Наибольшая высота Д	16,44	0,205	16,50	0,188	0,2645
Длина основания А	12,77	0,123	12,55	0,024	0,1428
Наибольшая высота А	10,18	0,164	10,18	0,245	1,4412
Длина Р	15,14	0,120	14,90	0,183	0,0085
Длина V	14,12	0,112	14,16	0,057	1,1190

$t=2,62$, $t=60-130$ мм.

и меристических признаков. Не обнаружено различия лишь в относительной величине межглазничного пространства, длине основания анального плавника, длине брюшного плавника и числе лучей в спинном плавнике. От рыбиного снетка ладожская корюшка отличается в целом более крупными размерами головы и ротового аппарата, сравнительно коротким и прогонистым телом, длинным хвостовым стеблем, меньшими размерами непарных плавников, меньшим числом жаберных тычинок на первой жаберной дуге и меньшим числом позвонков в позвоночнике.

ЛАДОЖСКАЯ КОРЮШКА И КУЙБИШЕВСКИЙ СНЕТОК

По внешнему строению тела ладожская корюшка отличается от куйбышевского снетка по 20 из 27 исследованных признаков (табл. 16). У ладожской корюшки по сравнению с куйбышевским снетком относительно более крупная голова и ротовой аппарат, небольшое прогонистое тело и более длинный хвостовой стебель, сходные размеры плавников, меньшее число лучей в анальном плавнике и число тычинок на первой жаберной дуге, большее число позвонков.

Сравнение самцов и самок сетка по критерию Стьюдента в период нереста
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Самцы		Самки		Критерий Стьюдента
	M	m ±	M	m ±	
Длина рыла	6,67	0,095	6,57	0,122	0,6606
Диаметр глаза	5,14	0,056	5,12	0,036	0,4618
Заглазничный отдел головы	10,37	0,074	9,99	0,137	2,4098
Межглазничное пространство	5,86	0,112	5,73	0,068	0,9838
Длина верхней челюсти	10,25	0,208	10,22	0,229	0,0743
Длина нижней челюсти	12,09	0,233	12,12	0,215	0,0936
Высота головы у затылка	11,36	0,270	11,12	0,186	0,7504
Длина головы	21,17	0,189	20,93	0,172	0,9172
Наибольшая высота тела	15,29	0,408	16,23	0,203	2,0702
Наименьшая высота тела	5,74	0,074	5,64	0,061	1,0371
Длина туловища	72,57	0,323	73,23	0,493	1,1173
Длина хвостового стебля	10,76	0,170	11,08	0,192	1,2266
Антедорсальное расстояние	48,27	0,391	49,11	0,382	1,5395
Антеанальное расстояние	69,09	0,403	69,76	0,392	1,1991
Постанальное расстояние	24,47	0,117	24,13	0,111	2,0664
Пекто-вентральное расстояние	26,02	0,373	26,83	0,284	1,7305
Анально-вентральное расстояние	23,16	0,175	23,46	0,246	0,9879
Длина основания Д	8,90	0,172	8,40	0,184	2,0034
Наибольшая высота Д	15,91	0,297	15,51	0,226	1,0707
Длина основания А	13,39	0,366	13,02	0,345	0,7175
Наибольшая высота А	10,05	0,154	10,57	0,535	0,9281
Длина Р	14,61	0,318	14,33	0,348	0,5978
Длина V	14,16	0,095	13,31	0,491	1,6952

$t=2,62$, $t=60-120$ мм.

СНЕТОК РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И БЕЛОГО ОЗЕРА

Сравнение рыбинского и белозерского сетков по критериям Стьюдента и Фишера (табл. 17) показало, что они достоверно различаются между собой по 18 из 27 признаков. Рыбинский сеток от белозерского отличается несколько большими размерами головы и ротового аппарата, относительно более коротким телом и длинным хвостовым стеблем, меньшими размерами плавников (за исключением грудного) большим числом лучей в анальном плавнике, и большим количеством тычинок на первой жаберной дуге, а также большим числом позвонков в позвоночнике.

СНЕТОК РЫБИНСКОГО И КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

Сравнение рыбинского и куйбышевского сетков (табл. 18) показало, что они различаются по 20 из 27 признаков. У рыбинского сетка по сравнению с куйбышевским более крупная голова и мощный ротовой аппарат, относительно меньшие размеры туловища, но более длинный хвостовой стебель, примерно одинакова площадь плавников, меньшее

Сравнение самцов и самок ладожской корюшки по критерию Стьюдента
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	Самцы		Самки		Критерий Стьюдента
	М	m ±	М	m ±	
Длина рыла	6,25	0,187	6,22	0,189	0,1236
Диаметр глаза	5,15	0,092	5,16	0,095	0,0585
Заглазничный отдел головы	11,17	0,092	11,12	0,063	0,3759
Межглазничное пространство	5,39	0,075	5,43	0,090	0,3615
Длина верхней челюсти	11,77	0,194	11,75	0,183	0,0945
Длина нижней челюсти	13,48	0,256	13,94	0,561	0,9589
Высота головы у затылка	12,11	0,157	12,22	0,096	0,5754
Длина головы	22,23	0,169	22,16	0,151	0,3353
Наибольшая высота тела	14,29	0,131	14,26	0,124	0,1663
Наименьшая высота тела	5,47	0,071	5,48	0,070	0,1265
Длина туловища	71,07	0,133	71,39	0,313	0,9305
Длина хвостового стебля	11,05	0,117	10,95	0,089	0,6294
Антедорсальное расстояние	46,96	0,354	47,90	0,196	2,3783
Антеанальное расстояние	70,59	0,184	70,94	0,190	1,3042
Постанальное расстояние	239,2	0,100	23,79	0,145	0,7395
Пекто-вентральное расстояние	25,12	0,161	25,07	0,148	0,2586
Анально-вентральное расстояние	22,18	0,161	22,46	0,138	1,3320
Длина основания Д	8,35	0,058	8,35	0,051	0,0436
Наибольшая высота Д	15,47	0,150	15,31	0,108	0,8370
Длина основания А	13,08	0,067	12,67	0,095	3,5001*
Наибольшая высота А	9,64	0,077	9,74	0,052	1,1102
Длина Р	15,21	0,125	14,94	0,127	1,5153
Длина V	13,92	0,112	13,69	0,107	1,4853

* — различия достоверны.

Достоверность различия = 2,60.

количество тычинок на первой жаберной дуге, большее число лучей в анальном плавнике и позвонков в позвоночнике.

СНЕТОК БЕЛОГО ОЗЕРА И КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Куйбышевский снеток по морфологии наиболее близок к белозерскому. Они различаются между собой по 18 из 27 исследованных пластических и меристических признаков, однако различия выражены не так резко, как между остальными рассматриваемыми формами корюшек (табл. 19). Из 18 признаков 9 различаются только по критерию Фишера, т. е. их средние индексы довольно близки друг к другу. У куйбышевского снетка несколько более крупная голова, относительно небольшие размеры ротового аппарата и глаз несколько меньшие относительные размеры туловища, но более высокое тело и более длинный хвостовой стебель, относительно небольшие размеры непарных плавников, большее число тычинок на 1-й жаберной дуге и большее число позвонков в позвоночнике.

Таблица 10

Морфометрическая характеристика строения корюшек Ладозского озера
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M	G*	G	Cv	m±	t
Длина рыла	6,25	0,552	0,742	0,118	0,185	33,65
Диаметр глаза	5,13	0,136	0,369	0,072	0,092	55,45
Заглазничный отдел головы	11,13	0,087	0,296	0,026	0,074	150,41
Межглазничное пространство	5,41	0,110	0,332	0,061	0,083	65,13
Длина верхней челюсти	11,75	0,547	0,740	0,063	0,185	63,49
Длина нижней челюсти	13,48	0,930	0,964	0,071	0,241	55,89
Высота головы у затылка	12,19	0,178	0,422	0,034	0,105	115,39
Длина головы	22,26	0,307	0,554	0,024	0,138	160,42
Наибольшая высота тела	14,27	0,221	0,471	0,033	0,117	121,19
Наименьшая высота тела	5,44	0,070	0,265	0,048	0,066	81,94
Длина туловища	71,09	0,235	0,485	0,006	0,121	586,26
Длина хвостового стебля	10,92	0,059	0,243	0,022	0,060	179,40
Антедорсальное расстояние	47,79	0,187	0,433	0,009	0,108	441,05
Антеанальное расстояние	70,63	0,222	0,471	0,006	0,117	599,57
Постанальное расстояние	23,65	0,059	0,244	0,010	0,061	386,20
Пекто-вентральное расстояние	24,31	1,126	1,061	0,043	0,265	91,63
Анально-вентральное расстояние	22,33	0,160	0,401	0,017	0,100	222,65
Длина основания Д	8,33	0,026	0,162	0,019	0,040	205,52
Наибольшая высота Д	15,34	0,233	0,483	0,031	0,120	127,07
Длина основания А	12,89	0,103	0,322	0,025	0,080	159,98
Наибольшая высота А	9,66	0,337	0,192	0,019	0,048	200,48
Длина Р	15,06	0,289	0,537	0,035	0,134	112,04
Длина V	13,76	0,205	0,453	0,032	0,113	121,44

Признаки в % к длине головы

Признаки	M	G*	G	Cv	m±	t
Длина рыла	28,09	7,468	2,732	0,097	0,683	41,12
Диаметр глаза	23,13	4,702	2,168	0,093	0,542	42,67
Заглазничный отдел головы	50,16	0,363	0,603	0,012	0,150	332,551
Межглазничное пространство	24,45	1,194	1,093	0,044	0,273	89,48
Длина верхней челюсти	52,72	4,914	2,216	0,042	0,554	95,12
Длина нижней челюсти	60,57	10,096	3,177	0,052	0,794	76,24
Высота головы у затылка	54,59	0,281	0,530	0,009	0,132	411,25

Меристические признаки

Признаки	M	G*	G	Cv	m±	t
Число лучей в Д	11-8,29	0,021	0,145	0,017	0,036	227,43
Число лучей в А	14,34	0,029	0,171	0,011	0,042	334,62
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33,33	0,145	0,381	0,011	0,095	349,86
Число позвонков	58,36	0,034	0,184	0,003	0,046	1263,9

**Морфометрическая характеристика строения корюшек Белого озера
(Признаки в % к длине тела)**

Признаки	M	G*	G	Cv	m±	t
Длина рыла	5.40	0.040	0.200	0.037	0.089	50.37
Диаметр глаза	5.38	0.121	0.349	0.064	0.156	34.44
Заглазничный отдел головы	10.46	0.318	0.563	0.053	0.252	41.48
Межглазничное пространство	4.46	0.188	0.433	0.097	0.193	23.00
Длина верхней челюсти	10.00	0.154	0.393	0.039	0.176	56.80
Длина нижней челюсти	11.48	0.127	0.356	0.031	0.159	72.03
Высота головы у затылка	11.20	0.219	0.469	0.041	0.209	53.93
Длина головы	20.32	0.586	0.766	0.037	0.342	59.30
Наибольшая высота тела	15.50	1.279	1.131	0.072	0.505	30.63
Наименьшая высота тела	6.24	0.078	0.279	0.044	0.124	49.96
Длина туловища	74.04	1.598	1.264	0.017	0.565	130.97
Длина хвостового стебля	9.56	0.187	0.433	0.045	0.193	49.30
Аптедорсальное расстояние	47.08	0.306	0.554	0.011	0.247	189.99
Антеанальное расстояние	68.98	0.536	0.732	0.010	0.327	210.48
Постапальное расстояние	24.09	0.075	0.273	0.011	0.122	196.77
Пекто-вентральное расстояние	24.94	0.758	0.870	0.034	0.389	64.05
Апально-вентральное расстояние	23.26	0.332	0.577	0.024	0.258	90.13
Длина основания Д	9.12	0.247	0.496	0.054	0.222	41.03
Наибольшая высота Д	16.22	1.386	1.177	0.073	0.526	30.61
Длина основания А	13.86	0.443	0.665	0.048	0.297	46.56
Наибольшая высота А	10.42	0.337	0.580	0.055	0.259	40.14
Длина Р	14.54	1.007	1.003	0.069	0.448	32.38
Длина V	14.44	0.372	0.610	0.042	0.273	52.87

Признаки в % к длине головы

Признаки	M	G*	G	Cv	m±	t
Длина рыла	26.56	2.582	1.607	0.060	0.718	36.95
Диаметр глаза	26.56	3.592	1.895	0.071	0.847	31.33
Заглазничный отдел головы	51.46	4.373	2.091	0.040	0.935	55.02
Межглазничное пространство	22.08	4.101	2.025	0.091	0.905	24.38
Длина верхней челюсти	49.14	3.407	1.846	0.037	0.825	59.52
Длина нижней челюсти	56.58	3.197	1.788	0.031	0.799	70.76
Высота головы у затылка	55.06	11.443	2.382	0.061	1.512	36.39

Меристические признаки

Признаки	M	G*	G	Cv	m±	t
Число лучей в Д	11-8.42	0.075	0.274	0.032	0.122	68.52
Число лучей в А	14.62	0.095	0.308	0.021	0.137	105.98
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.73	0.457	0.676	0.020	0.302	111.47
Число позвонков	57.01	0.598	0.773	0.013	0.345	164.82

Морфометрическая характеристика строения корюшек Рыбинского водохранилища
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M	G ²	G	Cv	m±	t
Длина рыла	6.50	0.047	0.217	0.033	0.072	89.47
Диаметр глаза	5.10	0.025	0.158	0.031	0.052	96.76
Зягласничный отдел головы	10.34	0.072	0.269	0.026	0.089	115.03
Межгласничное пространство	5.64	0.057	0.240	0.042	0.080	70.45
Длина верхней челюсти	10.38	0.231	0.481	0.046	0.160	64.64
Длина нижней челюсти	12.32	0.216	0.465	0.037	0.155	79.37
Высота головы у затылка	11.49	0.166	0.407	0.035	0.135	84.57
Длина головы	21.25	0.185	0.430	0.020	0.143	148.14
Наибольшая высота тела	15.84	0.432	0.657	0.041	0.219	72.25
Наименьшая высота тела	5.68	0.029	0.171	0.030	0.057	99.26
Длина туловища	72.62	0.501	0.708	0.009	0.236	307.51
Длина хвостового стебля	10.88	0.181	0.426	0.039	0.142	76.50
Аптедорсальное расстояние	48.84	0.415	0.644	0.013	0.214	227.39
Аптеанальное расстояние	69.82	0.404	0.635	0.090	0.211	329.37
Постанальное расстояние	24.07	0.154	0.393	0.016	0.131	183.39
Пекто-вентральное расстояние	25.32	0.719	0.848	0.033	0.282	89.56
Анально-вентральное расстояние	24.28	0.431	0.657	0.027	0.219	110.82
Длина основания Д	8.43	0.160	0.400	0.047	0.133	63.25
Наибольшая высота Д	16.08	0.191	0.438	0.027	0.146	110.09
Длина основания А	12.80	0.132	0.364	0.028	0.121	105.49
Наибольшая высота А	10.34	0.382	0.618	0.059	0.206	50.16
Длина Р	14.60	0.242	0.492	0.033	0.164	88.94
Длина V	13.76	0.292	0.541	0.039	0.180	76.26

Признаки в % к длине головы

Признаки	M	G ²	G	Cv	m±	t
Длина рыла	30.98	0.594	0.771	0.024	0.257	120.53
Диаметр глаза	24.17	1.167	1.080	0.044	0.360	67.10
Зягласничный отдел головы	48.76	0.940	0.969	0.019	0.323	150.84
Межгласничное пространство	26.52	0.884	0.940	0.035	0.313	84.60
Длина верхней челюсти	48.83	1.759	1.326	0.027	0.442	110.43
Длина нижней челюсти	57.92	1.271	1.127	0.019	0.375	154.07
Высота головы у затылка	53.95	1.000	1.000	0.018	0.333	161.84

Меристические признаки

Признаки	M	G ²	G	Cv	m±	t
Число лучей в Д	11-8.12	0.049	0.223	0.027	0.078	102.98
Число лучей в А	15.17	0.011	0.106	0.007	0.037	401.11
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.93	0.039	0.199	0.005	0.070	481.10
Число позвонков	58.65	0.325	0.570	0.009	0.201	290.86

Морфометрическая характеристика строения корюшек Куйбышевского водохранилища
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M	G ²	G	Cv	m±	t
Длина рыла	4.67	0.003	0.057	0.012	0.033	139.99
Диаметр глаза	5.13	0.003	0.057	0.011	0.033	153.99
Заглазничный отдел головы	10.87	0.043	0.208	0.019	0.120	90.42
Межглазничное пространство	5.00	0.009	0.099	0.019	0.057	86.60
Длина верхней челюсти	9.43	0.003	0.057	0.006	0.033	282.99
Длина нижней челюсти	10.80	0.010	0.100	0.009	0.057	187.06
Высота головы у затылка	11.37	0.013	0.115	0.010	0.066	170.50
Длина головы	20.93	0.003	0.057	0.002	0.033	627.99
Наибольшая высота тела	15.77	0.123	0.351	0.022	0.202	77.76
Наименьшая высота тела	6.27	0.003	0.057	0.009	0.033	188.00
Длина туловища	73.77	0.053	0.230	0.003	0.133	553.25
Длина хвостового стебля	10.30	0.010	0.100	0.009	0.057	178.40
Антедорсальное расстояние	47.43	0.003	0.057	0.001	0.033	1422.99
Антеанальное расстояние	69.37	0.023	0.152	0.002	0.088	786.54
Постанальное расстояние	23.53	0.013	0.115	0.004	0.066	352.99
Пекто-вентральное расстояние	25.40	0.010	0.100	0.003	0.057	439.94
Анально-вентральное расстояние	23.60	0.269	0.519	0.022	0.299	78.67
Длина основания Д	9.10	0.009	0.099	0.010	0.057	157.62
Наибольшая высота Д	15.20	0.279	0.529	0.034	0.305	49.75
Длина основания А	13.07	0.013	0.115	0.008	0.066	196.00
Наибольшая высота А	9.33	0.103	0.321	0.034	0.185	50.29
Длина Р	13.97	0.143	0.378	0.027	0.218	63.89
Длина V	13.90	0.120	0.346	0.024	0.200	69.49

Признаки в % к длине головы

Признаки	M	G ²	G	Cv	m±	t
Длина рыла	22.40	0.269	0.519	0.023	0.299	74.67
Диаметр глаза	24.43	0.053	0.230	0.009	0.133	183.25
Заглазничный отдел головы	51.90	0.570	0.754	0.014	0.435	119.07
Межглазничное пространство	23.90	0.279	0.529	0.022	0.305	78.23
Длина верхней челюсти	45.13	0.253	0.503	0.011	0.290	155.31
Длина нижней челюсти	51.60	0.250	0.500	0.009	0.288	178.75
Высота головы у затылка	54.23	0.373	0.611	0.011	0.352	153.74

Меристические признаки

Признаки	M	G ²	G	Cv	m±	t
Число лучей в Д	11-8.26	0.005	0.072	0.008	0.041	198.40
Число лучей в А	14.88	0.025	0.158	0.010	0.091	162.35
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	34.21	0.001	0.032	0.000	0.018	184.46
Число позвонков	57.53	0.015	0.125	0.002	0.072	791.71

Сравнение ладожской корюшки и белозерского снетка
по критериям Стьюдента и Фишера
(Признаки в % к длине тела рыб)

Признаки	M_1	M_2	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6,25	5,40	4,12*	13,80*
Диаметр глаза	5,12	5,38	1,40	1,12
Заглазничный отдел головы	11,13	10,47	2,55*	3,63*
Межглазничное пространство	5,41	4,46	4,51*	1,70
Длина верхней челюсти	11,75	10,00	6,85*	3,53
Длина нижней челюсти	13,48	11,48	6,92*	7,33*
Высота головы у затылка	12,19	11,20	4,21*	1,23
Длина головы	22,26	20,32	5,24*	1,91
Наибольшая высота тела	14,27	15,50	2,36*	5,77*
Наименьшая высота тела	5,44	6,24	5,63*	1,10
Длина туловища	71,09	74,04	5,10*	6,79*
Длина хвостового стебля	10,92	9,56	6,71*	3,17*
Антедорсальное расстояние	47,79	47,08	2,62*	1,63
Антеанальное расстояние	70,62	68,98	4,72*	2,42
Постанальное расстояние	23,65	24,10	3,29*	1,25
Расстояние между Р и V	24,31	24,94	1,33	1,49
Расстояние между А и V	22,33	23,26	3,35*	2,07
Длина основания Д	8,33	9,12	3,49*	9,39
Наибольшая высота Д	15,34	16,22	1,88	4,32*
Длина основания А	12,89	13,86	3,15*	4,27*
Наибольшая высота А	9,66	10,42	2,87*	9,07*
Длина Р	15,06	14,54	1,11	3,49*
Длина V	13,76	14,44	2,31*	1,82
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8,29	11—8,42	0,97	3,55*
Число лучей в А	14,34	14,62	1,95	3,24*
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33,33	33,73	1,27	3,15*
Число позвонков	58,36	57,01	3,89*	17,53

* Различия достоверны.

$t=19$, $t_{05}=2,0$, $F_{05}^1=5,84$, $F_{05}^2=3,06$, f — число степеней свободы, t_{05} — критерий Стьюдента при уровне значимости 95% и данном числе степеней свободы, F_{05}^1 — критерий Фишера при уровне значимости 95% и $M_1 > M_2$, F_{05}^2 — критерий Фишера при уровне значимости 95% и $M_1 < M_2$.

Как было отмечено нами раньше, сравнительный анализ морфологического строения корюшек изучаемых водоемов выполнен по всей совокупности собранных материалов, поскольку половой диморфизм у данного вида отсутствует, а брачные изменения не оказывают существенного влияния на внешнее строение рыб. Чтобы получить наиболее общее представление о сходстве или различии в строении тела снетка

Сравнение ладожской корюшки и рыбинского снетка по критериям
Стьюдента и Фишера (Признаки в % к длине тела)

Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6,25	6,50	1,25	11,62
Диаметр глаза	5,12	5,10	0,23	5,47*
Заглазничный отдел головы	11,13	10,34	6,76*	1,20
Межглазничное пространство	5,41	5,64	2,01	1,91
Длина верхней челюсти	11,75	10,38	5,60*	2,36
Длина нижней челюсти	13,48	12,32	4,04*	4,29*
Высота головы у затылка	12,19	11,49	4,06*	1,07
Длина головы	22,26	21,26	5,01*	1,66
Наибольшая высота тела	14,27	15,84	6,31*	1,95
Наименьшая высота тела	5,44	5,68	2,67*	2,40
Длина туловища	71,09	72,62	5,76*	2,13
Длина хвостового стебля	10,92	10,88	0,31	3,07*
Антердорсальное расстояние	47,79	48,84	4,39*	2,21
Антеанальное расстояние	70,62	69,82	3,31*	1,82
Постанальное расстояние	23,65	24,07	2,88*	2,58
Расстояние между Р и V	24,31	25,32	2,60*	1,57
Расстояние между А и V	22,33	24,28	8,08*	2,68*
Длина основания Д	8,33	8,43	0,73	6,08*
Наибольшая высота Д	15,34	16,08	3,87*	1,21
Длина основания А	12,89	12,80	0,60	1,28
Наибольшая высота А	9,66	10,34	3,22*	10,30*
Длина Р	15,06	14,60	2,18*	1,19
Длина V	13,76	13,76	0,00	1,43
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8,29	11—8,12	1,94	2,34
Число лучей в А	14,34	15,17	14,53*	2,57
Число тычинок в 1-й жаберной дуге	33,33	33,99	5,57*	3,64*
Число позвонков	58,36	58,65	1,37	9,53*

$$f=23, t_{05}=2,07, F_{05}^1=3,20, F_{05}^2=2,64.$$

Обозначения те же, что и в табл. 5.

разных популяций и ладожской корюшки, сознательно не была принята во внимание и возможная размерно-возрастная изменчивость отдельных признаков. Между тем данные по ладожской корюшке получены на основании промера рыб с длиной тела по Смитту от 60 до 220 мм, по рыбинскому снетку — от 50 до 140 мм, по белозерскому снетку — от 50 до 100 мм, а по куйбышевскому снетку — всего от 50 до 80 мм. В связи с такой неравноценностью размерных рядов может возникнуть сомнение в достоверности полученных данных. Можно предположить, что наблюдаемое расхождение признаков в действительности не так велико, и что обнаруженная разница в соотношении отдельных частей тела не

Сравнение ладожской корюшки и куйбышевского снетка
по критериям Стюдента и Фишера
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6,25	4,67	8,39*	165,60*
Диаметр глаза	5,13	5,13	0,39	41,00*
Заглазничный отдел головы	11,13	10,87	1,87	2,02
Межглазничное пространство	5,41	5,00	4,08*	11,05*
Длина верхней челюсти	11,75	9,43	12,32*	164,40*
Длина нижней челюсти	13,48	10,80	10,81*	93,10*
Высота головы у затылка	12,19	11,37	6,57*	13,39*
Длина головы	22,26	20,93	9,27*	92,39*
Наибольшая высота тела	14,27	15,77	6,36*	1,80
Наименьшая высота тела	5,44	6,27	11,07*	21,19*
Длина туловища	71,09	73,77	14,83*	4,41
Длина хвостового стебля	10,92	10,30	7,45*	5,93
Антедорсальное расстояние	47,79	47,43	3,12*	56,35*
Антеанальное расстояние	70,63	69,37	8,55*	9,51
Постанальное расстояние	23,65	23,53	1,29	4,50
Расстояние между Р и V	24,31	25,40	4,00*	112,65*
Расстояние между А и V	22,33	23,60	4,01*	1,68
Длина основания Д	8,33	9,10	15,92*	7,89
Наибольшая высота Д	15,34	15,20	0,44	1,20
Длина основания А	12,89	13,07	1,71	7,79
Наибольшая высота А	9,66	9,33	1,72	2,78
Длина Р	15,06	13,97	4,27*	2,02
Длина V	13,76	13,90	0,62	1,71
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8,29	11—8,26	0,61	4,09
Число лучей в А	14,34	14,88	5,35*	1,16
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33,33	34,21	9,07*	140,55*
Число позвонков	58,36	57,52	9,85*	2,15

$t=17$, $t_{95}=2,40$, $F_{65}^1=19,43$.

Обозначения те же, что и в табл. 5.

превышает их размерно-возрастной изменчивости. Как показал графический анализ зависимости между относительной величиной ряда признаков и размером рыб, проведенный нами по ладожской корюшке (рис. 3—7), с ростом рыб относительная величина отдельных частей их тела не остается постоянной. Некоторые из них прогрессивно растут, скорость роста других все время уменьшается. Следовательно, для получения истинного представления о морфологическом сходстве или различии исследуемых популяций корюшек желательно рассматривать рыб более или менее одинаковых размеров. Учитывая это обстоятельство, в табл.

Сравнение рыбинского и белозерского сетка по критериям Стьюдента и Фишера
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M_1	M_2	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6,50	5,40	9,54*	1,19
Диаметр глаза	5,10	5,38	1,70	4,88*
Заглазничный отдел головы	10,34	10,46	0,43	4,37*
Межглазничное пространство	5,64	4,46	5,64*	3,25
Длина верхней челюсти	10,38	10,00	1,58	1,50
Длина нижней челюсти	12,32	11,48	3,78*	1,71
Высота головы у затылка	11,49	11,20	1,15	1,32
Длина головы	21,25	20,32	2,52*	3,17
Наибольшая высота тела	15,84	15,50	0,62	2,96
Наименьшая высота тела	5,68	6,24	4,09*	2,65
Длина туловища	72,62	74,04	2,31*	3,18
Длина хвостового отдела	10,88	9,56	5,48*	1,03
Антердорсальное расстояние	48,84	47,08	5,38*	1,35
Антеанальное расстояние	69,82	68,98	2,16	1,33
Постанальное расстояние	24,07	24,09	0,18	2,07
Расстояние между Р и V	25,32	24,94	0,79	1,05
Расстояние между А и V	24,28	23,26	3,01*	1,30
Длина основания Д	8,43	9,12	2,65*	1,54
Наибольшая высота Д	16,08	16,22	0,30	5,25*
Длина основания А	12,80	13,86	3,30*	3,34
Наибольшая высота А	10,34	10,42	0,23	1,14
Длина Р	14,60	14,54	0,12	4,16*
Длина V	13,76	14,44	2,09	1,27
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8,12	11—8,42	2,01	1,51
Число лучей на А	15,17	14,62	3,84*	8,32*
Число тычинок в 1-й жаберной дуге	33,99	33,73	0,83	11,46*
Число позвонков	58,65	57,01	4,10*	1,84

$$f=12, \quad t_{95}=2,18, \quad F_{05}^1=6,04, \quad F_{05}^2=3,84.$$

Обозначения те же, что в табл. 5.

20—24 мы привели данные сравнительного анализа по критериям Стьюдента и Фишера ладожской корюшки, рыбинского, белозерского и куйбышевского сетков с длиной тела до 100 мм. В данном случае были взяты группы рыб примерно одного размера. Оказалось, что у рыб с длиной тела до 100 мм и у всей совокупности рыб каждого водоема соотношение отдельных частей тела в общем примерно одинаковы. Различаются главным образом лишь абсолютные показатели индексов, последние имеют меньшую величину у особей с длиной тела до 100 мм. Другими словами, расхождение абсолютного большинства признаков у исследуемых рыб происходит уже на самых первых годах жизни. С дальнейшим

Сравнение рыбинского и куйбышевского снетка по критериям Стьюдента и Фишера
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6,50	4,67	22,94*	14,25
Диаметр глаза	5,10	5,13	0,53	7,50
Заглазничный отдел головы	10,34	10,87	3,48*	1,68
Межглазничное пространство	5,64	5,00	6,52*	5,78
Длина верхней челюсти	10,38	9,43	5,76*	69,58*
Длина нижней челюсти	12,32	10,80	9,19*	21,69*
Высота головы у затылка	11,49	11,37	0,81	12,46
Длина головы	21,26	20,93	2,19	55,58*
Наибольшая высота тела	15,84	15,77	0,26	3,51
Наименьшая высота тела	5,68	6,27	8,89*	8,83
Длина туловища	72,62	73,77	4,22*	9,41
Длина хвостового стебля	10,88	10,30	3,76*	18,19
Антердорсальное расстояние	48,84	47,43	6,49*	124,58*
Антеанальное расстояние	69,82	69,37	1,98	67,33*
Постанальное расстояние	24,07	23,53	3,62*	11,62
Расстояние между Р и V	25,32	25,40	0,27	71,94*
Расстояние между А и V	24,28	23,60	1,82	1,60
Длина основания Д	8,43	9,10	4,59*	16,00
Наибольшая высота Д	16,08	15,20	2,59*	1,46
Длина основания А	12,80	13,07	1,93	9,94
Наибольшая высота А	10,34	9,33	3,64*	3,70
Длина Р	14,60	13,97	2,32*	1,69
Длина V	13,76	13,90	0,54	2,44
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8,12	11—8,26	1,51	9,58
Число лучей в А	15,17	14,88	2,91*	2,20
Число тычинок на I-й жаберной дуге	33,99	34,21	3,00*	38,66*
Число позвонков	58,65	57,52	5,28*	20,54*

$$f=10, \quad t_{05}=2,23, \quad F_{05}^1=19,36.$$

Обозначения те же, что и в табл. 5.

ростом строение тела корюшки и рыбинского снетка изменяется довольно мало. И среди рыб с длиной тела до 100 мм ладожская корюшка отличается наиболее крупными относительными размерами головы и отдельных ее частей, сравнительно коротким прогонистым телом и удлиненным хвостовым стеблем, небольшими размерами непарных и брюшных плавников, но увеличенными грудными, сравнительно небольшим числом лучей в анальном плавнике и числом тычинок на I-й жаберной дуге, увеличенным количеством позвонков в позвоночнике. На втором месте по этим показателям (а по некоторым из них даже на первом) стоит рыбинский снеток. Белозерский снеток отличается сравнительно

Сравнение куйбышевского и белозерского снетка
по критериям Стьюдента и Фишера
(Признаки в % к длине тела)

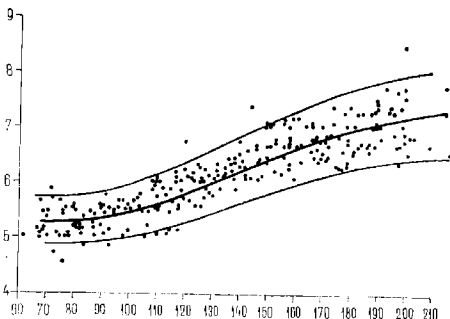
Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	4,67	5,40	7,68*	12,00
Диаметр глаза	5,13	5,38	1,54	36,60*
Заглазничный отдел головы	10,87	10,46	1,45	7,34
Межглазничное пространство	5,00	4,46	2,67*	18,80
Длина верхней челюсти	9,43	10,00	3,16*	46,50
Длина нижней челюсти	10,80	11,48	4,01*	12,70
Высота головы у затылка	11,37	11,20	0,76	16,50
Длина головы	20,93	20,32	1,78	176,10*
Наибольшая высота тела	15,77	15,50	0,49	10,38
Наименьшая высота тела	6,27	6,24	0,21	23,40*
Длина туловища	73,77	74,04	0,47	29,96*
Длина хвостового стебля	10,30	9,56	3,66*	18,80
Антедорсальное расстояние	47,43	47,08	1,41	92,10*
Антеанальное расстояние	69,37	68,98	1,14	23,01*
Постанальное расстояние	23,53	24,09	4,06*	5,62
Расстояние между Р и V	25,40	24,94	1,17	75,80*
Расстояние между А и V	23,60	23,26	0,86	1,23
Длина основания Д	9,10	9,12	0,09	24,70*
Наибольшая высота Д	15,20	16,22	1,88	3,60
Длина основания А	13,07	13,86	2,60*	33,22*
Наибольшая высота А	9,33	10,42	3,40*	3,26
Длина Р	13,97	14,54	1,15	7,03
Длина V	13,90	14,44	1,59	3,11
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8,26	11—8,42	1,22	14,51
Число лучей в А	14,88	14,62	1,57	3,77
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	34,21	33,73	1,58	443,15*
Число позвонков	57,52	57,01	1,44	37,78*

$t=6$, $t_{05}=2,45$, $F_{05}^I=19,25$.

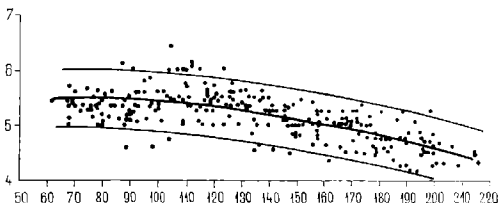
Обозначения те же, что и в табл. 5.

длинным и высоким туловищем, крупными непарными и брюшными плавниками, расположенными наиболее близко к переднему концу тела, небольшим числом лучей в анальном плавнике и числом тычинок на 1-й жаберной дуге, самым малым количеством позвонков в позвоночнике. Куйбышевский снеток занимает промежуточное место между рыбинским и белозерским.

Таким образом, наблюдаемое расхождение в строении тела ладожской корюшки и снетков Белого озера, Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ происходит уже на первых годах их жизни. Это расхож-



Р и с. 3. Длина рыла у ладожских корюшек разного размера
По оси ординат — длина рыла в % к длине тела; по оси абсцисс — длина тела
рыб, мм



Р и с. 4. Диаметр глаза у ладожских корюшек разного размера
По оси ординат — диаметр глаза в % к длине тела; по оси абсцисс — длина тела
рыб, мм

ление величин признаков корюшки разных водоемов превышает существующую размерно-возрастную изменчивость рыб каждой отдельной популяции. Поэтому и материалы, приведенные по всей совокупности рыб в пробах, вполне сравнимы, а наблюдающиеся различия в строении тела рыб в соотношении отдельных его частей достоверны.

Изучение морфологии тела ладожской корюшки, рыбинского, белозерского и куйбышевского снетков подтвердило наше предположение о связи внешнего строения рыб с особенностями биологии отдельных популяций. Ладожская корюшка и рыбинский снеток, как было показано, отличаются наиболее крупными размерами головы и ротового аппарата, сравнительно коротким прогонистым туловищем, удлинненным хвостовым стеблем, небольшими и сдвинутыми к заднему концу тела непарными плавниками, увеличенными размерами грудных плавников, наибольшим числом позвонков в позвоночнике и т. д.

В своей книге «Функциональные основы внешнего строения рыбы» Ю. Г. Алеев (1963) на огромном фактическом материале подробно рас-

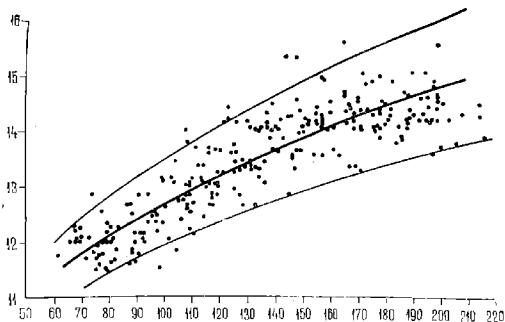


Рис. 5. Длина нижней челюсти у ладожской корюшки разного размера
По оси ординат — длина нижней челюсти в % к длине тела; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм

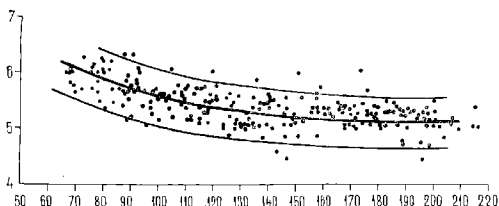


Рис. 6. Наименьшая высота тела у ладожских корюшек разного размера
По оси ординат — наименьшая высота тела в % к длине тела; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм

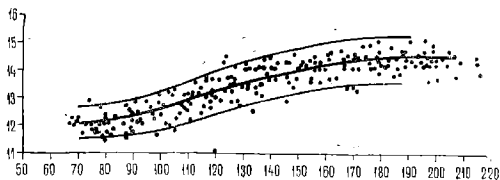


Рис. 7. Длина хвостового стебля у ладожских корюшек разного размера
По оси ординат — длина хвостового стебля в % к длине тела; по оси абсцисс — длина тела рыб, мм

Сравнение ладожской корюшки и белозерского снетка
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	5.30	5.40	1.02	6.00
Диаметр глаза	5.40	5.38	0.13	2710.12*
Заглазничный отдел головы	10.82	10.46	1.42	34.69*
Межглазничное пространство	5.42	4.46	4.47*	5.25
Длина верхней челюсти	10.70	10.00	3.69*	7.76
Длина нижней челюсти	12.10	11.48	3.46*	4.76
Высота головы у затылка	11.82	11.20	26.7*	5.17
Длина головы	21.65	20.32	3.53*	6.07
Наибольшая высота тела	14.42	15.50	2.10	56.89*
Наименьшая высота тела	5.85	6.24	2.77	4.68
Длина туловища	71.72	74.04	3.80*	7.89
Длина хвостового стебля	10.75	9.56	5.82*	11.28*
Аптедорсальное расстояние	47.37	47.08	1.12	10.52*
Аптеанальное расстояние	70.40	68.98	4.11*	11.50*
Постанальное расстояние	23.45	24.10	4.33	2.50
Расстояние между Р и V	25.00	24.94	0.15	16.24*
Расстояние между А и V	22.67	23.26	1.56	1.12
Длина основания Д	8.25	9.12	3.76*	14.82*
Наибольшая высота Д	14.87	16.22	2.41*	2.31
Длина основания А	12.72	13.86	3.41*	6.33
Наибольшая высота А	9.55	10.42	3.14*	9.19*
Длина Р	14.62	14.54	0.17	4.98
Длина V	13.67	14.44	2.48*	4.52
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8.23	11—8.42	1.41	6.07
Число лучей в А	14.16	14.62	3.04*	5.72
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.34	33.73	1.26	18.86*
Число позвонков	58.53	57.01	4.19*	11.99*

$f=7$, $t_{95}=2.37$, $t_{99}=3.50$, $t_{99.9}=5.41$, $F_{0.5}=9.1$, $F_{0.1}=271$.

* — различия достоверны.

считывает различные приспособления в строении тела рыб, связанные с маскировкой и защитой, нейтрализацией действия силы тяжести, обеспечением поступательного движения, стабилизацией и изменением направления движения, захватом пищи и т. п. С позиций этого автора разница в морфологическом строении исследуемых корюшек может найти следующее объяснение.

Как уже было показано, рыбинский снеток и ладожская корюшка на определенном этапе развития примерно со второго — третьего года жизни начинают активно хищничать, поедая собственную молодь и мо-

Сравнение ладожской корюшки и рыбинского снетка
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	5.30	6.36	14.61*	2.70
Диаметр глаза	5.40	5.14	3.83*	4810.11*
Заглазничный отдел головы	10.82	10.22	9.96*	1.31
Межглазничное пространство	5.42	5.52	0.62	2.01
Длина верхней челюсти	10.70	10.00	6.14*	2.00
Длина нижней челюсти	12.10	11.94	1.66	2.05
Высота головы у затылка	11.82	11.24	3.21*	2.66
Длина головы	21.65	20.92	4.48*	8.05
Наибольшая высота тела	14.42	15.50	4.02*	14.67*
Наименьшая высота тела	5.85	5.76	1.09	1.28
Длина туловища	71.72	73.10	4.87*	1.40
Длина хвостового стебля	10.75	11.14	2.15	8.58
Антеросальное расстояние	47.37	48.72	5.55*	8.81
Аптеанальное расстояние	70.40	69.64	2.38*	9.71*
Постанальное расстояние	23.45	24.36	7.17*	1.43
Расстояние между Р и V	25.00	25.86	3.76*	4.35
Расстояние между А и V	22.67	24.04	3.55*	1.24
Длина основания Д	8.25	8.22	0.16	9.12*
Наибольшая высота Д	14.87	15.80	2.67*	7.92
Длина основания А	12.75	12.58	1.08	1.89
Наибольшая высота А	9.55	9.92	2.96*	1.14
Длина Р	14.62	14.64	0.05	1.71
Длина V	13.67	13.98	1.79	1.96
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8.23	11—8.07	1.16	6.10
Число лучей в А	14.16	15.14	11.82*	1.18
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.34	33.93	5.25*	1.34
Число позвонков	58.53	58.60	0.20	10.42*

$t=7$, $t_{95}=2.37$, $t_{99}=3.50$, $t_{99.9}=5.41$, $F_{0.5}=9.1$, $F_{0.1}=28.71$.

* — различия достоверны.

лодь других видов рыб. Укороченное стреловидное туловище, удлиненный хвостовой стебель и сдвинутые к заднему концу тела непарные плавники, видимо, способствуют выполнению короткого и сильного броска за подвижной добычей, а большая голова и хорошо развитый ротовой аппарат — ее захвату и удержанию. Крупная голова утяжеляет передний конец тела рыбы, заставляя его опускаться вниз, что мешает направленному прямолинейному движению. В связи с этим происходит увеличение размеров грудных плавников, которые не только играют роль вертикальных рулей, но и выполняют функцию несущих плоскостей, помогающих

Сравнение ладожской корюшки и куйбышевского снетка
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)
Признаки в % к длине головы

Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	5.30	4.67	12.02*	2.00
Диаметр глаза	5.40	5.13	8.00*	70.10 ¹⁰ *
Заглазничный отдел головы	10.82	10.87	0.32	4.72
Межглазничное пространство	5.42	5.00	3.83*	3.58
Длина верхней челюсти	10.70	9.43	16.20*	6.00
Длина нижней челюсти	12.10	10.80	13.00*	2.67
Высота головы у затылка	11.82	11.37	3.73*	3.19
Длина головы	21.65	20.93	4.51*	14.00
Наибольшая высота тела	14.42	15.77	6.21	5.48
Наименьшая высота тела	5.85	6.27	5.73*	5.00
Длина туловища	71.72	73.77	7.81*	3.80
Длина хвостового стебля	10.75	10.30	5.20*	1.67
Антдорсальное расстояние	47.37	47.43	0.64	8.35
Антеанальное расстояние	70.40	69.37	7.41*	2.00
Постанальное расстояние	23.45	23.53	0.76	2.25
Расстояние между Р и V	25.00	25.40	3.26*	4.67
Расстояние между А и V	22.67	23.60	2.28	2.09
Длина основания Д	8.25	9.10	9.81*	1.67
Наибольшая высота Д	14.87	15.20	0.72	1.56
Длина основания А	12.75	13.07	2.14	5.25
Наибольшая высота А	9.55	9.33	1.04	2.82
Длина Р	14.62	13.97	2.10	1.41
Длина V	13.67	13.90	0.91	1.45
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8.23	11—8.26	0.47	2.39
Число лучей в А	14.16	14.88	6.45*	1.51
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33.34	34.21	10.91*	23.48*
Число позвонков	58.53	57.52	7.61*	3.15

$f=5$, $t_{95}=2.57$, $t_{99}=4.03$, $t_{99.9}=6.86$, $F_{0.5}=19.16$, $F_{0.1}=99.17$.

* — различия достоверны.

рыбе при движении удерживать передний конец тела в горизонтальном положении.

Белозерский и куйбышевский снетки всю свою жизнь питаются планктоном. Их форма тела больше приспособлена к парению в толще воды и захвату планктонных организмов. Сравнительно длинное и высокое тело, увеличенная поверхность непарных плавников способствуют распространению локомоторной волны по наибольшей поверхности тела рыбы, увеличивая тем самым коэффициент полезного действия движителя, с одной стороны, и улучшая поворотливость тела в горизонтальной пло-

Сравнение рыбинского и белозерского снетка
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6,36	5,40	8,91*	2,22
Диаметр глаза	5,14	5,38	1,41	5,30
Заглазничный отдел головы	10,22	10,46	0,94	45,43*
Межглазничное пространство	5,52	4,46	4,65*	2,61
Длина верхней челюсти	10,00	10,00	0 00	3,87
Длина нижней челюсти	11,94	11,48	2,75*	9,76
Высота головы у затылка	11,24	11,20	0,15	1,95
Длина головы	20,92	20,32	0,73	48,92*
Наибольшая высота тела	15,50	15,50	0,00	3,88
Наименьшая высота тела	5,76	6,24	3,56*	6,00
Длина туловища	73,10	74,04	1,59	11,02*
Длина хвостового стебля	11,14	9,56	6,14*	1,31
Антродорсальное расстояние	48,72	47,08	4,88*	1,19
Антисапальное расстояние	69,64	68,98	1,48	1,18
Постсапальное расстояние	24,36	24,10	1,69	1,74
Расстояние между Р и V	25,86	24,94	2,10	3,73
Расстояние между А и V	24,04	23,26	2,08	1,10
Длина основания Д	8,22	9,12	3,18*	1,62
Наибольшая высота Д	15,80	16,22	0,91	18,30*
Длина основания А	12,58	13,86	4,13*	11,97*
Наибольшая высота А	9,92	10,42	1,84	10,53*
Длина Р	14,64	14,54	0,21	8,54*
Длина V	13,98	14,44	1,60	8,88*
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8,07	11—8,42	2,00	1,00
Число лучей в А	15,14	14,62	3,55*	6,78*
Число тычинок на 1-й жаберной дуге	33,93	33,73	0,62	14,10*
Число позвонков	58,60	57,01	3,37*	1,15

$$f=8, \quad t_{95}=2,31, \quad t_{99}=3,36, \quad t_{99,9}=5,04, \quad F_{0,5}=6,4, \quad F_{0,1}=15,98.$$

* — различия достоверны.

скости, с другой. Последнее свойство крайне необходимо при поимке планктонных организмов, которых корюшки именно ловят, а не фильтруют, как истинные планктофаги. Фильтрующий аппарат у корюшек развит довольно слабо (сравнительно небольшое количество тычинок на жаберных дугах).

Ладожская корюшка и рыбинский снеток—хищники, но и среди этих двух форм первая отличается от второй более крупными размерами головы и ротового аппарата, коротким туловищем и удлиненным хвостовым стеблем, меньшими размерами плавников за исключением груд-

Сравнение рыбинского и куйбышевского снетка
по критериям Стьюдента и Фишера (группа рыб до 100 мм)
(Признаки в % к длине тела)

Признаки	M ₁	M ₂	Критерий Стьюдента	Критерий Фишера
Длина рыла	6,36	4,67	24,67*	5,40
Диаметр глаза	5,14	5,13	0,09	6,90
Заглазничный отдел головы	10,22	10,87	5,14*	6,19
Межглазничное пространство	5,52	5,00	3,90*	7,20
Длина верхней челюсти	10,00	9,43	55,97*	12,00
Длина нижней челюсти	11,94	10,80	14,80*	1,30
Высота головы у затылка	11,24	11,37	0,77	8,47
Длина головы	20,92	20,93	0,22	3,50
Наибольшая высота тела	15,50	15,77	0,81	2,67
Наименьшая высота тела	5,76	6,27	8,32*	3,90
Длина туловища	73,10	73,77	3,08*	2,71
Длина хвостового стебля	11,14	10,30	4,70*	14,30
Антедорсальное расстояние	48,72	47,43	5,61*	4,94
Антеанальное расстояние	69,64	69,37	0,87	19,41*
Постанальное расстояние	24,36	23,53	7,24*	3,22
Расстояние между Р и V	25,86	25,40	2,19	20,30*
Расстояние между А и V	24,04	23,60	1,09	1,36
Длина основания Д	8,22	9,10	4,79*	15,20
Наибольшая высота Д	15,80	15,20	1,86	5,09
Длина основания А	12,58	13,07	4,47*	2,77
Наибольшая высота А	9,92	9,33	2,90*	3,22
Длина Р	14,64	13,97	2,52*	1,21
Длина V	13,98	13,90	0,36	2,85
Меристические признаки				
Число лучей в Д	11—8,07	11—8,26	1,46	14,67
Число лучей в А	15,14	14,88	2,49*	1,79
Число тычинок на I-й жаберной дуге	33,93	34,21	3,45*	31,42*
Число позвонков	58,60	57,52	3,27*	32,83*

$f=6$, $t_{96}=2,45$, $t_{99}=3,71$, $t_{99,9}=5,96$, $F_{65}=19,16$, $F_{61}=99,17$.

* — различия достоверны.

ных и т.п. Собственно они различаются между собой теми же признаками, что и хищные корюшки от корюшек-планктофагов. Причина этих различий заключается в том, что ладожская корюшка питается более крупной добычей, чем рыбинский снеток. Основу ее рациона (до 91%) составляет рыба и крупные придонные ракообразные. На долю мелкого планктона приходится всего только 9% пищи. В пище рыбинского снетка наряду с рыбой имеет весьма существенное значение планктон (до 40%), причем крупные придонные ракообразные в Рыбинском водохранилище отсутствуют совершенно. Таким образом, величина кормовых организмов

и способы их добычи тесно связаны с морфологическими особенностями изучаемых корюшек.

Помимо особенностей питания с внешним строением тела связана и способность совершать миграции разной продолжительности и степени трудности. Как было показано, старшие возрастные группы рыбного снетка и ладожской корюшки размножаются преимущественно на речных нерестилищах. При этом они вынуждены совершать миграции от мест нагула к нерестилищам протяженностью до 50 (Волховская губа — р. Волхов) — 100 км (Волжский плёс Рыбинского водохранилища). Движение против течения воды для корюшек представляет определенную трудность. Удлиненный хвостовой стебель и смещенные к заднему концу тела непарные плавники усиливают мощность хвостового отдела, играющего роль локомоторного органа и горизонтальных рулей. Белозерский и куйбышевский снетки дальних миграций не совершают, и их локомоторный аппарат развит слабее.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пресноводные корюшки вида *Osmerus eperlanus* (Linné) показывают исключительно демонстративный пример экологической изменчивости вида. С экологической точки зрения многочисленные ее популяции могут быть объединены в две большие группы, имеющие полное право называться морфами. Одну из них представляют популяции мелких корюшек с коротким жизненным циклом (моноциклические корюшки), другую — популяции крупных корюшек со сравнительно длинным жизненным циклом (полициклические корюшки). Первая из них известна под названием снетка, вторая — корюшки.

Короткоцикловые корюшки живут, как правило, не более трех лет и погибают, вероятно, после первого нереста, длинноцикловые — до 6—7 лет, значительная часть их особей нерестится повторно. Основу популяций мелких корюшек составляют годовики, а крупных — особи более старших возрастов. Следуя классификации Г. Н. Монастырского (1949), нерестовые популяции мелких корюшек надлежит относить к I типу, а крупных — ко II и даже к III. Динамика численности популяций короткоцикловых корюшек характеризуется значительными годовыми колебаниями, а длинноцикловых — известной стабильностью. Так, например, максимальные годовые уловы белозерской корюшки могут превышать минимальные в 70 раз, а ладожской — всего в 4 раза. Мелкие корюшки всю свою жизнь питаются исключительно планктоном, а крупные, с определенного этапа своего развития начинают хищничать, питаясь молодой как собственной, так и других видов рыб. Помимо указанных признаков морфологически короткоцикловые особи отличаются от длинноцикловых относительно меньшими размерами головы и ротового аппарата, относительно длинным и высоким туловищем с коротким хвостовым стеблем и увеличенной поверхностью непарных плавников.

Наблюдения показывают, что свойства этих двух групп наследственно не закреплены. Короткоцикловые популяции в соответствующих условиях могут превращаться в длинноцикловые и наоборот. Примером тому могут служить естественная акклиматизация корюшек в системе волжских водохранилищ, искусственная акклиматизация ладожской корюшки в Сегозерском водохранилище (Смирнова-Стефановская, 1966), опыты канадских исследователей (Rupp и Redmond, 1966) по пересадке икры «мелкой» и «крупной» американской корюшки в различные озера и др.

Мы полагаем, что продолжительность жизненного цикла каждой популяции корюшек и связанные с ней другие их особенности определяют во многом характером питания. Критическим его моментом, видимо,

является переход от питания планктоном к хищничеству. В водоемах, где корюшки начинают хищничать, их популяции становятся длинноцикловыми, происходит повторный нерест и т. д. Если же переход к хищному питанию не происходит, жизненный цикл, по всей вероятности, заканчивается первым нерестом. Наличие зубов в ротовой полости даже у самых мелких корюшек заставляет предполагать, что потенциально все особи этого вида хищники, а молодь их, как и ряда других хищных рыб, питается планктонными организмами лишь до определенного возраста. Мальки рыб, доступные для питания корюшек, имеются в любом водоеме, где они обитают, хищничают же корюшки не везде. По аналогии с другими хищниками можно было бы предположить, что для перехода на хищное питание корюшкам необходимо какое-то переходное звено между зоопланктоном и рыбой. В Ладожском озере, например, таким может служить крупный планктон и реликтовые придонные рачки. В этом плане была бы понятна короткоцикловость корюшки Белого озера, в котором крупного планктона мало. Но в Куйбышевском водохранилище, где сеголетки корюшек отличаются очень хорошим ростом, крупного планктона даже больше, чем в Рыбинском, и он составляет значительную долю в их пищевом рационе, тем не менее и в этом водоеме корюшки на хищное питание не переходят. Следовательно, переход на хищное питание особей отдельных популяций обусловлен не только наличием подходящего корма, но зависит и от ряда других, пока неизвестных нам факторов.

Таким образом, *Osmerus eperlanus* (L.) в экологическом аспекте представлен по крайней мере тремя (проходные, озерные корюшки и снетки) морфами. Под этим термином вслед за Б. С. Кузиным (1962) мы понимаем фазовое состояние особей вида, обусловленное факторами внешней среды.

Рассматривая тот же вид в географическом аспекте, не трудно заметить, что в пределах своего ареала он представлен многочисленными популяциями, особи которых различаются целым рядом биологических и морфологических признаков. При этом соседние популяции имеют между собой не больше сходства, чем с популяциями более удаленными. Б. С. Кузин (1962), рассматривая различные проявления географической изменчивости, указывает, что элементарные более или менее изолированные популяции вида, которые он называет стадами, не всегда группируются в хорологические единицы более высокого порядка (подвид, племя). В таких случаях каждая из этих популяций является как бы микроскопическим подвидом. Отмечать каждое такое стадо-подвид особым латинским наименованием, по мнению этого автора, не следует. Соглашаясь с этим, мы предлагаем не разделять искусственно вид *Osmerus eperlanus* (L.) на подвиды и пации, а тем более не включать в систему его хорологические подразделения и морфы (как это было сделано Л. С. Бергом, 1948), которые относятся к понятиям другого аспекта, — экологического. По нашему мнению, следует упразднить всю крайне запутанную и нелогичную внутривидовую синонимию единого, но крайне изменчивого и экологически пластичного вида *Osmerus eperlanus* (L.) и обозначать каждую его отдельную популяцию по наименованию водоема, который она населяет, например ладожская, онежская, рыбная, псковская, белозерская корюшка и т. п. Это не противоречило бы и правилам зоологической номенклатуры, принятым на XV международном зоологическом конгрессе, согласно которым в таксоны видовой группы включаются лишь категории вида и подвиды. Инфраподвидовые формы (вариетет, морфа) в таксоны видовой группы не входят и положения Международного кодекса зоологической номенклатуры (1966) к ним не применимы.

- Абросов В. Н., Агапов Ю. Д. 1957. О саморегуляции численности снетка в Жижикском озере. *Вопр. ихтиол.*, вып. 8.
- Алеев Ю. Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд. АН СССР, М.
- Антипова О. П. 1961а. Рыбинское водохранилище. Изв. ГосНИОРХ, т. 50.
- Антипова О. П. 1961б. Основные сведения о существующих, строящихся и проектируемых водохранилищах СССР. Изв. ГосНИОРХ, т. 50.
- Арпольд И. Н. 1925. Материалы по описанию беломорского лосося на Белом озере. Изв. Отд. прикл. ихтиол. и научн.-пром. исслед., т. 3, вып. 1.
- Архипцева Н. Т. 1956. Промыслово-биологическая характеристика ладожской корюшки. Изв. ВНИОРХ, т. 38.
- Архипцева Н. Т. 1967. Численность волховского стада ладожской корюшки и прогнозы ее весенних уловов. Изв. ГосНИОРХ, т. 62.
- Архипцева Н. Т. 1968. Биология и состояние запасов корюшки в Ладожском озере. В сб.: *Биол. ресурсы Ладожского озера*. Изд. «Наука», Л.
- Архипцева Н. Т. 1969. Биология и рыбохозяйственное значение корюшки Ладожского озера. Автореф. дис. канд. биол. наук ГосНИОРХ, Л.
- Балагурова М. В. 1956. Нерестовая миграция беломорской корюшки и ее использование промыслом. *Тр. К.-Ф. фил. АН СССР*, вып. 3.
- Берг Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. I, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Васильев Л. Н. 1951. О снетке Рыбинского водохранилища. *Зоол. ж.*, т. 30, вып. 6.
- Володин В. М. 1971. Плодовитость снетка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. *Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР*, вып. 22(25).
- Володин В. М. 1972. Плодовитость снетка Белого озера. *Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР*, № 13.
- Герд С. В. 1951. Озера Карело-Финской ССР и их рыбные богатства. ГИЗ К.-Ф. ССР. Петрозаводск.
- Гуляева А. М. 1967. О корюшке Выгозерского водохранилища. Изв. ГосНИОРХ, т. 62.
- Денягина Р. С., Соколова М. Ф. 1968. О видовом составе зоопланктона Ладожского озера. В сб.: *Биол. ресурсы Ладожск. оз.* Изд. «Наука», Л.
- Дрягин П. А. 1949. Половые циклы и нерест рыб. Изв. ВНИОРХ, т. 28.
- Ефимова А. И. 1967. Метод прогнозирования уловов снетка Псковско-Чудского водоема. Изв. ГосНИОРХ, т. 62.
- Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. 1969. Структурные особенности и численность популяции снетка *Osmerus eperlanus eperlanus morpha spirinchus Pallas* Рыбинского водохранилища. *Вопр. ихтиол.*, т. 9, вып. 3(56).
- Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. 1970а. Сезонные особенности распределения взрослого снетка *Osmerus eperlanus eperlanus morpha spirinchus Pallas* в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. *Вопр. ихтиол.*, т. 10, вып. 5(64).
- Иванова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е. 1970б. Некоторые черты биологии молоди снетка Рыбинского водохранилища. *Зоол. ж.*, т. 49, вып. 6.
- Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Володин В. М., Половкова С. Н. 1971. Вселение снетка в Горьковское водохранилище. *Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР*, вып. 22(25).
- Иванова М. Н., Половкова С. Н. 1972. Типы нерестилищ и экология нереста снетка в Рыбинском водохранилище. *Вопр. ихтиол.*, т. 12, вып. 4(75).
- Кирпичников В. С. 1935. Биолого-систематический очерк корюшки Белого моря, Чешской губы и р. Пенеры. *Тр. ВНИРО*, т. 2.
- Кожевников Г. П. 1949. Сроки и характер нерестовой миграции невской корюшки. Изв. ВНИОРХ, т. 29.
- Кожевников Г. П. 1955. Экологические особенности невской корюшки. *Вопр. ихтиол.*, вып. 3.
- Кожевников Г. П. 1958. Снеток в Горьковском водохранилище. *Научн.-техн. бюлл. ВНИОРХ*, № 6—7.
- Кудерский Л. А. 1968. Случаи саморасселения и аутоакклиматизации корюшки. *Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ*, т. 5, № 1.
- Кузин Б. С. 1962. О низших таксономических категориях. В сб.: *«Общ. зоол. и мед. паразитол.»*, М.
- Кузнецов Н. В. 1951. О нахождении корюшки в р. Волге в районе г. Горького. *Тр. К.-Ф. отд. ВНИОРХ*, т. 3.
- Кучин И. В. 1902. Исследование рыболовства на Белозере, оз. Чарандском и других озерах Белозерского и Кирilloвского уездов Новгородской губернии. *Вестн. рыбо-пром., орг., Императ. рос. общ. рыбов. и рыбол.*, № 6.

- Лалин Ю. Е. 1955. Снеток Рыбинского водохранилища. Дисс. канд. биол. наук, ИМЖ, М.
- Лукин А. В. 1961. Кудбышевское водохранилище. Изв. ГосНИОРХ, т. 50.
- Луферова Л. А. 1966. Формирование зоопланктона Чиреновского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12(15).
- Маркун М. И. 1926. Весенний лов корюшки в устье реки Волхова (по наблюдениям 1925 г.). Изв. Отд. прикл. ихтиол. и научн.-пром. исслед., т. 4, вып. 1.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV международным зоологическим конгрессом. Изд. «Наука», М.—Л. 1966.
- Мельянцева В. Г. 1946. Материалы по корюшке Пяозера (*Osmerus eperlanus eperlanus* L. *patio pjaoseri* нова). Тр. К.-Ф. отд. ВНИОРХ, т. 2.
- Мешков М. М. 1966. Размножение и развитие рыб Псковско-Чудского водоема. В сб.: Гидробиол. и рыбн. хоз. Псковск.-Чудск. оз. Изд. «Валгус», Таллин.
- Мешков М. М. и Сорокин С. М. 1952. Снеток Псковского водоема. Уч. зап. Псковск. пед. инст., вып. 1.
- Моляков А. В., Луферова Л. А. 1967. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12(15).
- Монастырский Г. И. 1949. О типах нерестовых популяций рыб. Зоол. ж., т. 28, вып. 6.
- Морозова П. Н. 1955. Рыбы Белого озера и их промысловое использование. В сб.: Рыб. на Белом и Кубенском озерах. ОГИЗ, Вологда.
- Морозова П. Н. 1956. Рыбные запасы Вологодской области и пути их рационального использования. Тр. научн. конф. по изуч. Вологодской обл. ОГИЗ, Вологда.
- Мосевич Н. А. 1955. Белое озеро. В сб.: Рыб. на Белом и Кубенском озерах. ОГИЗ, Вологда.
- Нейман А. А. 1957. О биологии и промысле азиатской корюшки в дельте реки Енисей. Научн.-техн. бюлл. ВНИОРХ, № 5.
- Носкова Е. Д. 1955. Факторы колебания улова снетка в Курском заливе. Тр. АтлантиИРО, вып. 14.
- Овчинников И. Ф. 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Ворож», т. 1.
- Петров В. В. 1925. Материалы по систематике русских корюшек. Изв. Отд. прикл. ихтиол. и научн.-пром. исслед., т. 3, вып. 1.
- Петров В. В. 1940. Снеток Псковско-Чудского водоема. Изв. ВНИОРХ, т. 23.
- Пиху Э. Р. 1966. О биологии и промысле снетка в Псковско-Чудском озере. В сб.: Гидробиол. и рыбн. хоз. Псковско-Чудского озера. Изд. «Валгус», Таллин.
- Половкова С. Н. 1968. Питание снетка и сига на различных биотопах Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16(19).
- Половкова С. Н. 1970. Состав пищи и суточные вертикальные миграции снетка. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 6.
- Правдин И. Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. Изд. Пищепром, М.
- Сальдау М. П. 1956. О пищевом значении бентоса и планктона для рыб Ладожского озера. Изв. ВНИОРХ, т. 38.
- Самсонов Н. А. 1910. Весенний лов снетка рядами на Лифляндском берегу Чудского озера. Вестн. рыбпром., т. 25.
- Смирнова-Стефановская А. Ф. 1966. Систематические и биологические особенности корюшки Сегозерского водохранилища. Тр. Карельск. отд. ГосНИОРХ, т. 4, № 2.
- Соколова М. Ф. 1956. Зоопланктон Ладожского озера. Изв. ВНИОРХ, т. 38.
- Соколова К. Н. 1958. Данные по зоопланктону в первые два года существования Кудбышевского водохранилища. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, вып. 8.
- Федорова Г. В. 1953. Белозерская форма озерной корюшки. Автореф. дисс. канд. биол. наук. ВНИОРХ, Л.
- Чиркова З. Н. 1959. Материалы по биологии промысловых рыб Белого озера. Тр. Инст. биол. водохр., т. 2(5).
- Чумаевская-Световидова Е. В. 1945. Биология и развитие валдайского и псковско-чудского снетков. Зоол. ж., т. 24, вып. 6.
- Шетинина Л. А. 1954. Снеток Рыбинского водохранилища. Зоол. ж., т. 33, № 6.
- Rupp R. S. a. Redmond M. A. 1966. Transfer studies ecologic and genetic variation in the American smelt. Ecol., v. 47, N 2.

О ПОВТОРНОСТИ НЕРЕСТА У ПРЕСНОВОДНЫХ КОРЮШЕК (НА ПРИМЕРЕ РЫБИНСКОЙ И БЕЛОЗЕРСКОЙ ПОПУЛЯЦИЙ)

Многие исследователи (Арнольд, 1925; Kendall, 1926; Дрягин, 1934; Петров, 1940 и др.), занимавшиеся изучением биологии и экологии пресноводных корюшек, склонны считать, что их так называемая «карликовая» форма, или сеток, нерестится только один раз в жизни и вскоре после нереста погибает. Основанием для такого заключения служат, главным образом, факты резких периодических колебаний численности, а иногда и практически полное исчезновение популяций пресноводных корюшек в различных водоемах. Между тем, непосредственные наблюдения массовой посленерестовой гибели корюшек очень редки. Из известной нам литературы мы можем сослаться лишь на Д. П. Жданова (1907), который описал массовую гибель крупного сетка в Белом озере в конце мая—начале июня 1907 г. Этот автор, однако, причину наблюдавшейся гибели усматривал в заморе, а не в чем-либо другом. Из других источников можно назвать работу Харта и Мак Хьюга (Hart a. McHugh, 1944), в которой описана массовая посленерестовая гибель корюшек другого рода и вида сем. *Osmesidae* — *Taleichthys pacificus*.

Ю. Е. Лапин (1955) считал, что у сетка Рыбинского водохранилища также имеет место посленерестовая гибель, особенно среди особей, нерестящихся в годовалом возрасте. Однако фактических данных в защиту своей точки зрения названный автор не привел. Впрочем Ю. Е. Лапин допускал, что некоторая часть особей может созревать и нереститься повторно.

Ряд других исследователей, в частности М. Н. Иванова, И. Е. Пермитин и С. Н. Половкова (1969), наоборот, полагают, что рыбинская корюшка нерестится несколько раз в своей жизни. Это мнение основано на том, что у нее среди старших возрастных групп отсутствуют особи с незрелыми половыми железами (рыбинская корюшка впервые созревает в возрасте 1—2 лет, а живет до 6 лет и, возможно, даже дольше).

Таким образом, относительно повторности нереста у пресноводных корюшек существуют две разные точки зрения, из которых следуют, разумеется, и два противоположных, но крайне важных в теоретическом и практическом отношении вывода о моно- или полицикличности их популяций. Однако сторонники ни одной из этих точек зрения не располагают достаточно убедительными доказательствами для их обоснования. Таковые, на наш взгляд, могут быть получены только путем гистологического анализа состояния половых желез у взрослых рыб в посленерестовый период.

Задачей настоящей работы явилось гистологическое изучение гонад взрослых особей рыбинской и белозерской популяций корюшки вида *Osmerus eperlanus* (L.) в весенне-летне-осенний периоды их развития.

Материал собран в экспедиционных рейсах, проводившихся с конца мая по середину октября 1971 г. в Рыбинском водохранилище и в конце мая 1971 г. на Белом озере. Кусочки половых желез корюшек фиксировали жидкостями Бузна и Серра, а также 4%-м формалином. После фиксации в жидкостях Серра материал проводили через бутиловый спирт — целлоидиновое масло — хлороформ и заливали в парафин. После фиксации в жидкостях Бузна и формалине кусочки желез обезвоживали в спиртах 70, 80, 90, 96 и 100%-м, проводили через метилбензол — бензол и заливали в парафин. Срезы толщиной 6 мкм окрашивали гематоксилином с докраской пикроиндигокармином. Жир в яйцеклетках выявляли с помощью осмиевой кислоты после повторной фиксации последней кусочков желез, фиксированных формалином. Всего гистологическому анализу подвергнуто 285 половых желез корюшек, из которых 215 самок, размером 77—157 мм в возрасте 2—5 полных лет.

После нереста, который у рыбинской и белозерской корюшек обычно происходит в начале — середине мая, яичники самок заполнены пустыми и спавшимися фолликулами, оставшимися после вымета зрелой икры. Довольно часто встречаются и отдельные невыметанные остаточные икринки (см. рисунок, а), причем число их иногда может доходить до нескольких десятков штук. Помимо пустых фолликулов и остаточных икринок, в половых железах имеется большое количество овоцитов синнаптенного пути развития и разных стадий протоплазматического периода роста. Эти молодые овоциты являются тем «резервным фондом», по выражению П. А. Дрягина (1949), из которого будет развиваться икра к последующему сезону размножения. У большинства самок этот резерв довольно велик. По подсчетам на срезах количество молодых овоцитов обычно превышает отношение 1:1 к числу пустых фолликулов и остаточных икринок. В конце мая у части особей развитие очередной генерации овоцитов из периода протоплазматического роста вступает в фазу краевой вакуолизации плазмы (см. рисунок, б).

К середине июня фолликулы, оставшиеся после вымета зрелой икры предыдущей генерации, в значительной степени опадают и уменьшаются в размерах. Остаточные икринки начинают резорбироваться. Развитие овоцитов старшей генерации переходит в фазу краевой вакуолизации уже примерно у половины самок.

В июле заканчивается процесс атрезии спавшихся фолликулов. Лишь у некоторых самок на срезах с яичника удается найти их остатки в виде отдельных небольших групп клеток фолликулярного эпителия с липофусцином. К началу августа следы прошедшего нереста можно обнаружить лишь по наличию резорбирующихся остаточных икринок. К этому времени протоплазматический рост овоцитов очередной генерации заканчивается в яичниках всех без исключения самок. У половины из них в овоцитах, помимо продолжающейся краевой вакуолизации плазмы, в вакуолях околяядерной зоны начинает накапливаться жир (см. рисунок, в). Кроме овоцитов старшей генерации и резорбирующейся остаточной икры, в яичниках присутствуют, естественно, и овоциты «резервного фонда» на различных стадиях своего развития.

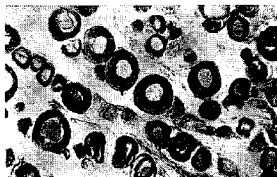
В течение августа заканчивается тотальная резорбция, которой, судя по материалам, собранным в июне и июле, в 1971 г. подверглась зрелая икра 16—17% самок рыбинской корюшки. В начале сентября не удастся обнаружить даже следов фолликулов, образовавшихся не только после вымета икры, но и после тотальной резорбции. Овоциты



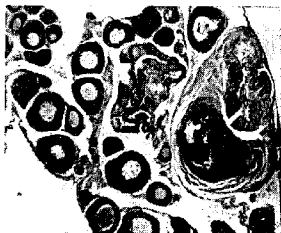
a



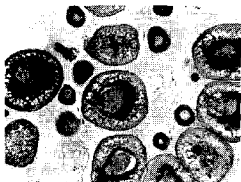
z



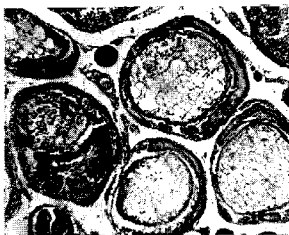
б



в



г



д

Оогенез рыбной корюшки

a. Послеперестовое состояние яичника (увел. 7X20). Конец мая. На фотографии видны спавшиеся фолликулы, остаточная резорбирующаяся икринка, овоциты протоплазматического периода роста. Гематоксилин с докраской пикроидигокармином; б. Начало красной вакуолизации плазмы (увел. 7X9). Начало июня. На фотографии видны спавшиеся фолликулы — следы прошедшего перераста. Гематоксилин с докраской пикроидигокармином; в. Вакуолизация плазмы и первоначальные этапы накопления жира (увел. 7X9). Начало августа. Видна остаточная икринка в конце резорбции. Осмиевая кислота с докраской свинцовым зеленым; г. Первоначальное накопление жира (увел. 7X9). Середина октября. Хорошо видна остаточная резорбирующаяся икринка. Гематоксилин с докраской пикроидигокармином; д. «Никапсуляция» резорбирующейся остаточной икры (увел. 7X9). Середина июля. Гематоксилин с докраской пикроидигокармином; е. Тотальная резорбция икры (увел. 7X9). Середина июня. Гематоксилин с докраской пикроидигокармином.

старшей генерации всех без исключения самок находятся в фазе краевой вакуолизации и жиронакопления.

Гораздо дольше, чем атрезия фолликулов и тотальная резорбция зрелой икры, происходит процесс резорбции остаточных икринок. Следы последних заметны на срезах даже в середине октября в виде отдельных довольно редко встречающихся фолликулов с остатками желтка или оболочек, а иногда и пустых (см. рисунок, *г*). Изредка остаточные икринки обрастают соединительной тканью яичника и как бы инкапсулируются (см. рисунок, *д*).

В начале октября в плазме овоцитов некоторой части самок появляются глыбки желтка. К середине этого месяца процесс накопления желтка идет уже у подавляющего большинства особей. Численность овоцитов синантенного пути развития и ранних стадий периода протоплазматического роста в этот период развития половых желез на срезах оказывается неожиданно сравнительно низкой. Наличие «большого резерва» в октябре 1971 г. нами было отмечено всего только у 2,8% исследованных самок (см. таблицу). Заметим, кстати, что в это время наблюдалось такое же количество особей, у которых процесс накопления желтка в овоцитах старшей генерации еще не начался. Этот факт дает основание предполагать, что «резервный фонд» овоцитов вовсе не сократился, как можно было бы подумать на первый взгляд, а просто с началом накопления желтка овоциты, значительно увеличиваясь в размерах, оттесняют молодое поколение в более свободные участки яйценосной пластинки. В связи с этим на срезах они и встречаются в меньшем количестве.

В зимний период наблюдения над развитием половых желез корюшек нами не проводились. Однако на основании просмотра проб, собранных в преднерестовый период 1972 г., в которых следы нереста прошлого года не были обнаружены ни разу, можно говорить о том, что в течение зимних месяцев окончательно исчезают все следы прошедшего нереста. У старшей генерации продолжается накопление желтка, идет увеличение размеров овоцитов до дефинитивных размеров.

Как уже было отмечено, в 1971 г. в Рыбинском водохранилище около 17% самок не выметало икру, и последняя подверглась тотальной резорбции. Не вдаваясь в подробности, отметим, что процесс резорбции близкой к зрелости икры корюшек протекает иначе, чем у карповых рыб. Резорбция у них осуществляется путем внедрения клеток фолликулярного эпителия, а, возможно, и некоторых других, под оболочку икринок. Резорируется сначала желток и прочее содержимое икринок и только потом оболочка (см. рисунок, *е*). Таким образом, у корюшек резорбция зрелой икры идет как бы «изнутри», а не «снаружи» в отличие от карповых рыб. Однако и у корюшек резорбция близкой к зрелости и зрелой икры не оказывает существенного влияния на развитие следующей генерации овоцитов. Вакуолизация плазмы и последующие фазы развития начинаются у них, как и у карповых, также задолго до конца полной резорбции.

Начало краевой вакуолизации плазмы, знаменующее начало троплазматического роста, является характерным признаком начавшегося вителлогенеза овоцитов старшей генерации у всех видов рыб, в том числе и у корюшки. Появление вакуолей в протоплазме краевой зоны овоцита указывает на то, что начавшийся процесс накопления питательных веществ через сравнительно небольшой срок будет закончен обрастанием в яичнике зрелой икры, и самка сможет принять участие в размножении в ближайшем нерестовом сезоне. Однако опираясь только на картину состояния овоцитов старшей генерации и даже принимая во

внимание при этом размер и возраст рыб, далеко не всегда удается решить вопрос о том, созревает ли данная особь впервые, или она уже перестилась по крайней мере в предыдущий сезон размножения и созревает повторно. Для видов, особи которых имеют сравнительно большие размеры, повторность нереста можно легко установить путем мечения самок на нерестилищах. У таких же мелких рыб как корюшка мечение представляет большие трудности вследствие нежности объекта, который почти не переносит каких-либо операций с ним. В этом случае повторность созревания можно установить исключительно по наличию естественных меток. Такими метками могут служить атретические фолликулы или следы их в половой железе в период начала трофоплазматического периода роста овоцитов «резервного фонда», а также присутствие остаточной икры, резорбирующейся длительное время.

В таблице суммированы описанные выше результаты наблюдений за состоянием половых желез рыбной корюшки в период с конца мая по середину октября 1971 г. Можно видеть, что фолликулы, оставшиеся после вымета зрелой икры, и группы клеток фолликулярного эпителия сохраняются в яичнике до середины июля. В это время уже у половины самок начинается краевая вакуолизация плазмы в овоцитах следующей генерации, а у остальных заканчиваются последние стадии периода протоплазматического роста. Еще дольше сохраняются в половой железе остаточная икра и следы ее резорбции. Последние заметны даже тогда, когда в овоцитах старшей генерации происходит накопление желтка. В 1971 г. у рыбной корюшки остаточная икра имела в яичниках

Состояние половых желез у самок рыбной корюшки
в течение вегетационного периода 1971 г.
(количество самок, %)

Состояние половых желез		Конец мая	Сере- дина июня	Сере- дина июля	Начало авгус- та	Начало сентяб- ря	Сере- дина октября
Признаки про- шедшего нереста или развития пре- дыдущей генера- ции	Тотальная резорбция икры	7.4	17.2	16.0	10.0	—	—
	Наличие резорбирующей- ся икры	48.3	58.6	63.2	63.3	63.6	83.3
	Только пустые и спав- шиеся фолликулы	44.3	24.2	10.9	—	—	—
	Следы нереста не обнару- живаются	—	—	10.9	26.7	36.4	16.7
Развитие овоцитов следующей генерации	Протоплазматический рост	96.5	45.0	58.0	—	—	—
	Вакуолизация плазмы	3.5	55.0	42.0	47.0	—	—
	Вакуолизация плазмы и накопление жира	—	—	—	53.0	100.0	2.8
	Накопление желтка	—	—	—	—	—	97.2
	Наличие «резерва» *	93.1	93.1	74.0	97.0	95.5	2.8
Количество исследованных самок		29	29	19	30	22	36

* под «резервом» подразумеваются овоциты синантенного пути развития и ранних стадий периода протоплазматического роста в количественном соотношении не менее 1:1 к числу овоцитов старшей генерации и пустых фолликулов.

более 60% самок. Суммируя число самок только с пустыми фолликулами и количество самок, имеющих остаточную икру, и естественно, пустые фолликулы, находим, что следы нереста в данном году имелись более чем у 80% особей. У остальных наблюдалась тотальная резорбция зрелой икры, параллельно которой шло развитие следующей генерации, что тоже указывает на повторность созревания.

У белозерской популяции корюшки нами исследовано 45 половых желез самок, собранных после нереста в конце мая 1971 г. Основную часть яичников в тот период занимали пустые фолликулы, оставшиеся после вымета зрелой икры. Помимо них, в железе присутствовали овоциты синантеного пути развития и разных стадий протоплазматического периода роста, а у одной из самок развитие части овоцитов старшей генерации даже вступило в фазу краевой вакуолизации плазмы. «Большой резервный фонд» был обнаружен в яичниках 84% изученных особей. У 16% самок имелась остаточная икра. Эти неполные данные показывают, что и у белозерской корюшки повторность нереста так же весьма вероятна, как и у рыбинской.

Таким образом, обнаруживаемые естественные метки в виде атретических фолликулов и резорбирующейся остаточной икры в разные периоды развития половой железы самок рыбинской и белозерской корюшек наряду с другими данными (Иванова и др., 1969) свидетельствуют о том, что у большинства особей этих пресноводных популяций корюшки вида *O. eperlanus* (L.) имеет место повторное созревание и неоднократный нерест. Следовательно, они с полным правом могут быть отнесены к полициклическому типу популяций. У настоящих моноцикловых рыб, к которым относятся, например, летняя кета и горбуша, овогонии и молодые овоциты в яичниках отсутствуют совсем (Иванова, 1956). Что касается других популяций, которые нами самостоятельно не изучены, то возможно, к некоторым из них более подходят термины «условная моноциклия» или «скрытая полициклия» (Дрягин, 1949) и «обратная моноциклия» (Кузнецов, 1964). Во всяком случае, термин «истинная моноциклия», вероятно, не применим ни к одной из популяций этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольд И. Н. 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. Изв. отд. прикл. ихтиол. и научн.-пром. исслед., т. 3, вып. 1.
- Дрягин П. А. 1934. Размеры рыб при наступлении половой зрелости. Рыбн. хоз. СССР, № 4.
- Дрягин П. А. 1949. Половые циклы и нерест рыб. Изв. ВНИОРХ, т. 28.
- Жданов Д. П. 1907. От каких причин погибал сеток на Белом озере летом 1907 г. Вестн. рыбопр. инст., № 8—9—10.
- Иванова С. А. 1956. Гистологическое исследование гонад горбуши и летней кеты. Вopr. ихтиол., вып. 6.
- Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. 1969. Структурные особенности и численность популяции сетка *Osmerus eperlanus eperlanus* morpha *spitinchus* Pallas Рыбинского водохранилища. Вopr. ихтиол., т. 9, вып. 3(56).
- Kendall W. C. 1926. The smelts. Bull. US Bureau of Fish., Washington, v. 42.
- Кузнецов Ю. К. 1964. О функциональных основах адаптивной радиации в пределах вида *Osmerus eperlanus* (L.). Вopr. ихтиол., т. 4, вып. 3(32).
- Лапин Ю. Е. 1955. Сеток Рыбинского водохранилища. Канд. дисс., ИМЖ, М.
- Петров В. В. 1940. Сеток Псковско-Чудского водоема. Изв. ВНИОРХ, т. 23.
- Hart J. L. a. McHugh. 1944. The smelts (*Osmeridae*) of British Columbia. Fish. Res. B. of Canada, N. 64.

К ИЗУЧЕНИЮ МЕХАНИЗМА ИММУНИТЕТА У РЫБ

В основе адаптации животных к вирусам, бактериям, грибкам и другим паразитам лежит явление иммунитета. Сущность его заключается в способности животных защищать себя от патогенного воздействия паразитов и сохранять биологическое равновесие внутренней среды организма в целом, обеспечивая жизнеспособность особи. Основу иммунитета составляют фагоцитоз, нейтрализация, аллергия, образование антител и т. д., обусловленных определенными системами и структурами организма животных.

Иммунитет и факторы, его обуславливающие, наиболее полно изучены на теплокровных животных. Систематическое изучение физиологического механизма иммунитета рыб к вирусам, бактериям, простейшим, споровикам и другим паразитам как в Советском Союзе, так и за рубежом проводится сравнительно недавно. Большинство литературных данных по иммунитету рыб посвящено исследованию защитных систем и структур на различных этапах их филогенетического развития в плане сравнительной иммунологии (Аветикян, 1958; Лукьяненко, 1964, 1966а, 1966б, 1967, 1971; Сирстини 1937, 1964; Clem a. Sigel, 1965, 1966; Evans et al., 1965, 1966; Marchalonis a. Edelman, 1965, 1966; Papermaster et al., 1964. и др.).

Следует отметить, что многие авторы при изучении иммунитета рыб в качестве антигена использовали вещества, не имеющие ничего общего с возбудителями болезней рыб. Испытывались сывороточные белки человека и животных, гемоцианин, вирус гриппа и многие другие вещества. До недавнего времени среди исследователей не было единого мнения в вопросах антителогенеза и способности рыб приобретать резистентность к заразным болезням после активной иммунизации.

Совершенно не изучены защитные реакции рыб в онтогенезе, связь их с внутренними органами и тканями и иммунитет при инвазионных заболеваниях.

Иными словами, проблема иммунитета у рыб до сих пор разработана далеко не полно, а механизмы, определяющие невосприимчивость рыб к инфекции, изучены весьма слабо. Исследование этих вопросов было бы важным как с точки зрения теории, так и практики при разработке мер борьбы с эпизоотиями рыб в условиях культурного рыбного хозяйства.

Настоящее сообщение посвящено обобщению собственных многолетних экспериментальных данных по исследованию механизмов иммунитета рыб при бактериальной инфекции.

Нами изучались: 1) фагоцитоз бактерий и фагоцитарная активность лейкоцитов; 2) распределение и элиминация продуктов распада бактерий в организме рыб; 3) антителообразовательная функция у рыб; 4) бактериостатические свойства сыворотки крови; 5) выживаемость рыб после заражения их вирулентной культурой бактерий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве опытных рыб использовались карпы и частично караси. Карпы взяты потому, что они неприхотливы к существованию в лабораторных условиях. Кроме того, они являются одним из ценных культурных видов рыб, разводимых в прудовых хозяйствах, и среди них часто наблюдаются эпизоотии сопровождающиеся массовой гибелью (Бауэр с соавт., 1969; Гончаров, 1959; Schäperclaus, 1954 и др.).

Иммунизация и заражение рыб проводились вирулентными культурами бактерий *Aeromonas punctata*, выделенными из карпов, больных краснухой. Для иммунизации рыб использовалась инактивированная нагреванием при температуре 50° в течение 30 мин. взвесь суточной культуры микробов, выращенных на агаре. Инфицирование рыб производилось суточной бульонной культурой путем внутрибрюшинной инъекции по 0.5—1 млрд. бактериальных тел.

В опытах в качестве антигенного раздражителя применялись также другие виды микробов: *Pseudomonas fluorescens*, *Escherichia coli communis*, *Hydrogenomonas facilis*.

Фагоцитоз и фагоцитарная активность лейкоцитов изучались *in vivo* и *in vitro* (Гончаров, 1966, 1970). При определении фагоцитарной активности лейкоцитов *in vivo* бактерии первоначально вводились в брюшную полость, а затем через определенные промежутки времени бралась проба полостного экссудата для получения мазка на предметных стеклах. Мазок фиксировался метиловым спиртом и красился азул-эозином по Романовскому. Для определения фагоцитирующей способности лейкоцитов *in vitro* использовались клетки, выделенные из лимфатической ткани почек карпов. Методику получения лейкоцитов и способ останавки опытов смотрите в работе Г. Д. Гончарова (1970).

Фагоцитарная активность оценивалась по количеству фагоцитирующих и нефагоцитирующих лейкоцитов с завершенным и незавершенным фагоцитозом на 100 или 200 клеток белой крови (в зависимости от обилия выхода лейкоцитов). Завершенный и незавершенный фагоцитоз различался по разрушению бактериальной клетки.

Распределение бактерий и выделение продуктов их распада из организма рыб проводилось с помощью меченых S^{14} водородокисляющих микробов *Hydrogenomonas facilis*.

Микробы метились на среде Руланда по ранее описанной методике (Гончаров, Романенко, Микряков, 1966; Романенко и Флеров, 1969). Бактерии в организм рыб вводились в дозе по 150—250 млн. микробных тел с удельной радиоактивностью 20—40 тыс. имп./мин. Относительное содержание S^{14} —бактерий в тканях учитывалось с помощью радиометра под торцовым счетчиком Гейгера, для чего использовались гомогенаты тканей и органов рыб. Продукты распада бактерий, выделенные из организма рыб, определялись в составе углекислоты и в продуктах экстракции по методике, разработанной В. Н. Романенко и Б. А. Флеровым (1969).

Антителообразовательная функция у рыб изучалась через различные промежутки времени после иммунизации рыб (Гончаров, 1962; Микряков, 1964, 1970а). Антитела в сыворотке крови и гомогенатах тка-

ней определялись с помощью реакции агглютинации по Видалю, а антителосинтезирующие клетки выявлялись по методу Эрне и Нордина (Jern a. Nordin, 1963). С целью определения электрофоретической подвижности антител сыворотки крови и гомогенаты тканей рыб подвергались электрофорезу на бумаге с помощью ЭФА-1 в веронал-мединаловом буфере при pH-8.6 (Балабанова, 1971).

Бактериостатические свойства сыворотки крови рыб изучались с помощью радиоуглеродного метода по В. И. Романенко (1966), основанного на явлении гетеротрофной ассимиляции углекислоты бактериями. Количество ассимилированной микробами углекислоты при росте их на питательных средах в присутствии сыворотки крови учитывалось с помощью изотопа C^{14} . Опыты ставились по ранее описанной схеме (Микряков, Гончаров, Романенко, 1967).

Опыты по выживаемости производились на иммунизированных и неиммунизированных карпах. Предварительную иммунизацию рыб проводили трехкратно по 0.1—0.15 млрд. микробных тел за 35—40 дней до заражения их живой вирулентной культурой бактерий *Aeromonas punctata*. Рыбы заражались внутрибрюшинными инъекциями суточной бульонной культурой микробов по 0.5—1 млрд. клеток (Микряков, 1969).

Основная работа проведена в лаборатории в аквариальных условиях и только незначительная часть экспериментов поставлена в прудах экспериментальной базы Института биологии внутренних вод АН СССР. Всего в опытах использовано более 1500 сеголетков карпа, 250 двухлеток, 100 трехлеток и 200 экз. карасей, имеющих возраст 2—3 года. Подопытные рыбы содержались в 250, 500 и 1000-литровых аквариумах при заданной температуре. В аквариумах с помощью специальных приспособлений создавалась хорошая аэрация и проточность воды. Рыбы ежедневно подкармливались. Рацион рыб состоял из муки туютового шелкопряда, отрубей, олигохет, картофеля, рыбного фарша, иногда рыбы подкармливались дождевыми червями.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

1. ФАГОЦИТОЗ БАКТЕРИЙ И ФАГОЦИТАРНАЯ АКТИВНОСТЬ ЛЕЙКОЦИТОВ РЫБ

Несмотря на то, что со времени открытия фагоцитоза И. И. Мечниковым, положившим начало клеточной теории иммунитета, прошло более 70 лет, работ по изучению фагоцитоза бактерий в организме рыб сравнительно немного (Нечипоренко и Кулажко, 1962; Пучков и Титова, 1959; Пучков и Федорова, 1951; Тец, 1969; Pliszka, 1939). Авторы указанных работ отмечают, что бактерии в организме рыб пожираются лейкоцитами и что активность лейкоцитов зависит от температуры воды и физиологического состояния организма.

Мы исследовали особенность фагоцитарной реакции лейкоцитов иммунных и неиммунных рыб. В опытах определялся состав лейкоцитов, участвующих в фагоцитозе бактерий, и динамика фагоцитарной реакции.

Было установлено, что фагоцитоз бактерий в полости рыб осуществляется мигрирующими лейкоцитами: моноцитами, гранулоцитами, полиморфными клетками и лимфоцитами. Процесс фагоцитоза бактерий, как было показано Г. Д. Гончаровым (1966), осуществляется согласно известным для теплокровных животных четырем фазам: хемотаксис, аттракция, погружение и переваривание (Адо, 1961).

По динамике относительного числа активных фагоцитов установлено различная степень участия лейкоцитов в фагоцитозе бактерий (табл. 1).

Относительное число фагоцитирующих макрофагов в брюшной полости иммунизированных и интактных карпов, %

Время от начала опыта, мин	Иммунизированные рыбы			Интактные рыбы		
	среднеарифметическое	коэффициент вариации	отклонение	среднеарифметическое	коэффициент вариации	отклонение
5	26 ± 1.5 17 ± 2.1	23 60	$11-36$ $5-32$	12 ± 2.0 13 ± 1.6	65 63	$1-28$ $4-32$
15	51 ± 4.0 19 ± 1.7	30 41	$30-81$ $8-33$	18 ± 2.3 14 ± 2.2	49 56	$8-30$ $4-29$
30	39 ± 2.2 24 ± 2.0	22 37	$24-50$ $12-35$	27 ± 2.6 20 ± 2.8	38 50	$13-50$ $8-34$
60	22 ± 1.7 37 ± 3.2	29 34	$10-33$ $21-49$	35 ± 2.4	26	$21-52$
120	14 ± 1.8 41 ± 3.6	49 34	$1-25$ $27-54$	36 ± 2.0	21	$24-50$

Примечание. В числителе — относительное число фагоцитов после инъекции гомологичных бактерий, в знаменателе — гетерологичных бактерий.

У иммунизированных особей количество фагоцитов, участвующих в процессе фагоцитоза, больше, чем у интактных. Это различие особенно заметно в первые минуты после введения бактерий. Например, если относительное число фагоцитирующих лейкоцитов у опытных карпов через 15 мин. равнялось в среднем 51%, то у контрольных — 18%. В дальнейшем число активных фагоцитов у иммунизированных рыб постепенно снижается, а у неиммунизированных, наоборот, увеличивается. Несмотря на это, среднее максимальное число у контрольных карпов было ниже, чем у опытных (табл. 1). Следует отметить, что усиление фагоцитарной активности лейкоцитов иммунизированных рыб наблюдается только после введения гомологичных бактерий *A. punctata*. После инъекции иммунизированным рыбам гетерологичных бактерий *Ps. fluorescens* статистически достоверной разницы между относительным числом фагоцитирующих лейкоцитов у иммунных и неиммунных карпов не обнаружено, несмотря на имеющееся в ряде случаев увеличение их фагоцитарной активности у иммунных рыб по сравнению с интактными.

Лейкоциты, участвующие в фагоцитозе бактерий, у опытных рыб отличались от контрольных как по числу, так и по составу (табл. 2). У иммунизированных особей наибольшее количество от общего числа фагоцитирующих лейкоцитов составляют лимфоциты — около 84%, у интактных — моноциты, в среднем около 50%. У неиммунизированных рыб лимфоцитов было в три раза меньше (около 26%), моноцитов, напротив, в пять раз больше, чем у иммунизированных карпов. Разница в составе участвующих в фагоцитозе бактерий лейкоцитов у опытных и контрольных рыб выявлена только в первые 15—30 мин. от начала опыта. В дальнейшем это различие постепенно сглаживается. Повышение фагоцитарной активности лимфоцитов иммунизированных рыб отмечено также в опытах, поставленных *in vitro* (Гончаров, 1970).

Другой отличительной чертой является то, что бактерии в брюшной полости иммунизированных карпов образуют aberrantные формы, а у интактных — гигантские. Появление aberrantных форм бактерий

Соотношение различных лейкоцитов,
участвующих в фагоцитозе бактерий, у карпов, %

Время от начала опыта, мин	Иммунизированные					Интактные				
	число рыб	лимфоциты	моноциты	гранулоциты	полиморфноядерные	число рыб	лимфоциты	моноциты	гранулоциты	полиморфноядерные
5	15	84	10	4	2	10	26	50	18	8
15	15	61	19	7	13	10	26	41	11	22
30	15	38	30	12	20	10	27	40	13	20

в брюшной полости иммунизированных рыб, по-видимому, свидетельствует о наличии факторов, задерживающих процесс размножения бактерий. Появление гигантских бактерий в организме рыб указывает на наличие относительно более благоприятных условий для размножения и развития бактерий в полости неиммунизированных рыб по сравнению с иммунизированными.

Для установления зависимости между интенсивностью фагоцитоза и уровнем содержания антител в организме рыб у части опытных карпов проводилось определение агглютининов (табл. 3).

Таблица 3

Соотношение между числом активных фагоцитов
и уровнем агглютининов у иммунизированных рыб

№ рыбы	Число фагоцитов, %	Титр антител	№ рыбы	Число фагоцитов, %	Титр антител
1	51	1280	11	63	5120
2	50	640	12	55	1280
3	35	640	13	64	5120
4	48	1280	14	62	1280
5	41	640	15	60	640
6	39	2560	16	60	320
7	23	2560	17	76	320
8	31	5120	18	75	1280
9	23	5120	19	70	1280
10	21	—	20	77	1280

Из табл. 3 видно, что между относительным числом фагоцитирующих лейкоцитов и уровнем содержания антител в крови рыб прямой зависимости не существует. У особей, имеющих высокий титр агглютининов, в разведении сыворотки крови от 1:2560 до 1:5120, относительное число активных фагоцитов обнаружено в более низких величинах, чем у рыб, содержащих невысокие титры антител (1:320 и 1:640).

Таким образом, установлено, что бактерии, попавшие в организм рыб, первоначально подвергаются процессу фагоцитоза клетками фагоцитарной системы. Активность лейкоцитов зависит от иммунизации рыб.

II. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИИ И ЭЛИМИНАЦИЯ ИХ ИЗ ОРГАНИЗМА РЫБ

Существенный интерес при изучении механизмов иммунитета представляет вопрос об особенностях распределения бактерий в тканях рыб и путях выведения их из организма. Первые экспериментальные работы подобного рода на рыбах с использованием сывороточных белков и бактериальных токсинов проведены Б. Г. Аветикяном (1958, 1959). Содержание чужеродного белка в тканях рыб определялось реакцией связывания комплемента. В результате автор пришел к выводу, что чужеродный белок из организма рыб быстро выводится в неизменной форме, не стимулируя антителообразовательной функции. В Институте биологии внутренних вод АН СССР с помощью меченых изотопов было показано, что бактерии в организме рыб разрушаются клетками ретикуло-эндотелиальной системы до углекислоты и идентифицированных органических веществ, часть из которых элиминируется из организма, а значительная часть продолжает оставаться в тканях рыб неопределенно долгое время (Гоичаров с соавт., 1966; Микряков, 1966; Микряков, Флеров, 1970; Романенко, Флеров, 1969).

В табл. 4 показаны особенности поступления C^{14} -бактерий в ткани карпов после внутрибрюшинной и внутрисердечной инъекции микробов. C^{14} в тканях рыб после внутрисердечной инъекции обнаруживается раньше на 30—60 мин., чем после введения их в брюшную полость. Так, если в случае введения бактерий в полость сердца, C^{14} -антиген через 30 мин. обнаружен во всех исследуемых тканях, то во втором случае — только через 60 мин. При сопоставлении величин поглощенного тканя-

Таблица 4
Относительное содержание C^{14} -бактерий в тканях и органах рыб, имп./мин.

Наименование органа, ткани	Время от начала опыта, часы							
	0,12	0,5	1	2	6	24	48	96
Кровь	750 0	900 40	490 70	230 120	170 290	150 200	120 180	70 100
Кишечник	0 0	80 60	100 210	110 300	200 450	280 500	270 490	200 380
Мышцы	0 0	40 0	100 20	100 40	60 60	80 80	90 70	60 70
Мозг	0 0	10 0	40 10	30 30	40 50	60 40	60 40	60 40
Печень	0 0	240 300	480 780	720 1190	1190 2230	1560 2390	1810 1800	1220 1280
Почки	1970 0	2850 60	2700 280	2660 609	2600 1280	2070 1260	2100 1210	1840 1200
Селезенка	90 0	130 80	250 250	370 490	500 800	600 1000	570 900	540 870

Примечание. В числителе — относительная радиоактивность органов после внутрисердечной инъекции бактерий, в знаменателе — после внутрибрюшинной. Навеска ткани — 50 мг.

ми рыб C^{14} -антигена видно, что после внутрибрюшинной инъекции происходит постепенное нарастание радиоактивности тканей, и своего максимального значения она достигает через 24—48 час. Наиболее активно поглощает радиоактивный антиген печень. После внутрисердечной инъекции максимальное количество радиоактивного углерода бактерий в первые часы до начала опыта концентрируется в точках.

В дальнейшем, вероятно, происходит постепенное перераспределение органического вещества бактерий по другим органам, вследствие чего в почках и печени рыб концентрация C^{14} -микробов постепенно снижается, а в других органах нарастает. Однако нарастание C^{14} -бактерий в тканях рыб при разных способах введения микробов отмечалось только в течение первых 2—4 суток от начала опыта (рис. 1). Из кривых

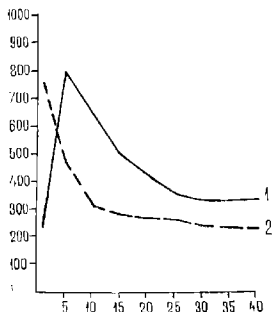


Рис. 1. Динамика концентрации C^{14} -микробов в тканях карпов после внутримышечной (1) и внутрисердечной (2) инъекций

По оси ординат — удельная активность тканей, мп.дмн., по оси абсцисс — время, дни.

рис. 1 видно, что, начиная с 4-го дня, концентрация C^{14} -бактерий в организме рыб постепенно снижается. Несмотря на продолжающееся снижение количества радиоактивного углерода микробов в тканях рыб, он все-таки из организма выводится не полностью и продолжает оставаться в органах неопределенно долгое время — свыше одного года у карпов (Микряков, 1970а) и более двух лет в организме карасей (табл. 5).

Обнаружено, что как при внутрисердечном, так и при внутрибрюшинном способе введения меченого антигена большей поглотительной активностью обладали ткани тех органов, которые богаты ретикулолимфоидными клетками. У рыб такими органами являются печень, почки, селезенка и стенка кишечника. В тканях мышц и головного мозга, видимо, этих клеток содержится меньше, чем в указанных выше органах, поэтому количество C^{14} -микробов в них обнаружено мало.

Аналогичные результаты по распределению меченых бактерий в организме рыб нами получены после введения их в брюшную полость

карасей (табл. 5). Данные свидетельствуют, что чужеродный белок в организме карасей, как и карпов, задерживается во всех исследуемых тканях. Большая часть C^{14} -микробов на единицу веса ткани приходится также на такие органы, как печень, почки, селезенка и стенка кишечника.

Таблица 5

Распределение C^{14} -бактерий в тканях карасей (имп./мин.)

Наименование органа, ткани	Количество ткани, мг	Через сколько дней взяты пробы			
		1	5	45	750
Кровь	10.0	40	31	0	0
Кишечник	50.0	2500	2050	2450	200
Мышцы	50.0	350	300	200	0
Мозг	50.0	650	300	200	0
Печень	50.0	3000	3200	800	200
Почки	50.0	3500	2800	2760	250
Селезенка	50.0	6450	4000	3300	400

В опытах по изучению путей выведения C^{14} -микробов из организма рыб установилось, что элиминация чужеродного белка и продуктов его распада происходит через жабры, кожный покров, кишечный тракт и мочевыводящие пути. Данные наших опытов не подтверждают выводы Б. Г. Аветикяна (1958, 1959) о возможности выведения чужеродного белка из организма рыб в исходном состоянии, т. е. в том виде, какой он имел до введения его в организм рыб. Наоборот, чужеродный белок, в частности бактерии, из организма элиминируется только после парентерального переваривания их клетками фагоцитарной системы, причем в результате катаболических процессов бактерии подвергаются разложению до такого конечного продукта обмена, как углекислота. Образующаяся углекислота из организма выделяется при дыхании рыб. Следует отметить, что не вся биомасса микробов распадается на CO_2 , а только часть ее — около 21% за один месяц. Другая часть распавшихся микробов в виде идентифицированных органических веществ выводится из организма через кожный покров, кишечный канал и мочевыводящие пути, на долю которых за месяц приходится выведение около 9% C^{14} введенных бактерий. Из общей суммы выделенных в течение месяца из организма карасей продуктов распада бактерий около 70% составляет углекислота и только 30% — органическое вещество.

III. АНТИТЕЛООБРАЗОВАНИЕ У РЫБ

В общих чертах антителообразовательная функция у рыб, по сравнению с другими защитными реакциями, в настоящее время считается наиболее полно изученной. Выявлены закономерности антителогенеза в зависимости от видовых и биологических особенностей и от температурных условий среды обитания рыб, определены физико-химические свойства антител и их структурные характеристики. Более подробные сведения об антителах у рыб можно найти в работах советских и зарубежных исследователей (Гоичаров, 1962, 1971 б; Сорвачев с соавт., 1962; Владимиров, 1966; Лобунцов, 1972; Лукьяненко, 1966а, 1971; Ambrosius, 1967; Clem a. Sigel, 1965, 1966; Nybelin, 1934, 1968; Paper-

master et al., 1963, 1964; Marchalonis a. Edelman, 1965, 1966; Uhr et al., 1962 и др.).

Несмотря на достигнутые успехи в изучении антителообразовательной функции рыб, эта область до сих пор слабо разработана. Прежде всего это относится к морфологической основе синтеза антител. Совершенно не изучена особенность антителообразования у рыб в зависимости от их исходного физиологического состояния. Сведений по влиянию токсических веществ на процессы синтеза антител также не имеется.

1. Морфологические основы и закономерности биосинтеза антител

Принято считать, что синтез антител, как защитная реакция животных на антигенные раздражители, является результатом деятельности клеток лимфоидно-макрофагальной системы и что процесс образования антител весьма сложный и связан с трансформацией и пролиферацией иммунокомпетентных клеток (Покровская с соавт., 1964; Фриденштейн, 1964; Coons et al., 1955; Fagraeus, 1948 и др.). Если на теплокровных животных эти вопросы изучены довольно подробно, то на рыбах почти не изучены. До сих пор нет четкого представления о месте синтеза антител и о том, какие клетки (иммуноциты) участвуют в процессе антителогенеза у рыб.

Учитывая слабую изученность морфологических основ антителогенеза у рыб, нами рассмотрены следующие вопросы: а) в каких органах происходит образование антител и б) какие клетки участвуют в антителогенезе.

Для выяснения первого вопроса мы исследовали вытяжки из тканей различных органов (печень, почки и селезенка), полученные через различные промежутки времени после инъекции карпам инактивированных бактерий.

Из рис. 2 видно, что основным местом синтеза антител у карпов, по-видимому, являются почки, поскольку в экстрактах из них антитела выявлены в наиболее высоком титре (в разведении 1:640). В тканях печени ни в одном из опытов антитела не были обнаружены.

Для определения клеток, ответственных за синтез антител, нами была изучена клеточная реакция в ретикуло-лимфоидной ткани рыб с одновременным определением серологических и биохимических изменений в тканях и сыворотке крови.

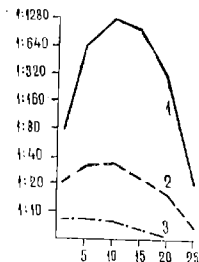


Рис. 2. Динамика образования антител в почках (1), в селезенке (2) и в печени (3) иммунизированных карпов

По оси ординат — титр агглютининов в разведениях экстрактов тканей; по оси абсцисс — время, дни.

Клеточная реакция изучалась в мазках-отпечатках почек карпов (в органе, наиболее богатом клетками ретикуло-лимфоидной ткани) по изменению относительного числа ретикулярных, лимфоидных и плазматических клеток (Микряков, 1970б).

В результате нами установлено, что в организме рыб после введения бактерий происходит трансформация и пролиферация ретикуло-лимфоидных клеток. Она выражается в изменении путей дифференцировки состава ретикуло-лимфоидных клеток (табл. 6).

Таблица 6

Относительное число иммунокомпетентных клеток в лимфоидной ткани почек карпов до и после иммунизации, %

Время взятия пробы	Число рыб	Бласты $\bar{X} \pm x$	Зрелые и незрелые плазматические клетки $\bar{X} \pm x$	Клетки лимфоидного ряда $\bar{X} \pm x$	Клетки ретикулярного ряда $\bar{X} \pm x$	Гранулоциты, моноциты и полиморфноядерные клетки $\bar{X} \pm x$
До иммунизации	23	3.2 ± 0.2	3.9 ± 0.2	25.0 ± 1.2	12.0 ± 0.3	56.0 ± 1.04
После иммунизации через						
0.5 ч.	10	2.0 ± 0.15	2.1 ± 0.1	16.0 ± 1.04	9.0 ± 0.1	70.0 ± 1.2
24 ч.	10	10.9 ± 0.2	6.0 ± 0.1	32.0 ± 1.04	10.0 ± 0.3	41.0 ± 1.2
72 ч.	10	10.9 ± 0.2	9.3 ± 0.3	$41. \pm 1.04$	10.0 ± 0.28	29.0 ± 1.5
120 ч.	10	9.0 ± 0.16	10.6 ± 0.2	43.0 ± 1.5	8.0 ± 0.1	30.0 ± 1.5
240 ч.	10	6.2 ± 0.1	12.2 ± 0.3	44.0 ± 0.2	9.0 ± 0.2	30.0 ± 0.9
480 ч.	10	4.0 ± 0.1	8.4 ± 0.4	38.0 ± 1.9	12.0 ± 0.21	38.0 ± 1.2
960 ч.	10	3.1 ± 0.1	4.5 ± 0.2	27.0 ± 1.0	13.0 ± 0.3	53.0 ± 1.6

Примечание. \bar{X} — средняя арифметическая, x — ошибка среднего.

При рассмотрении клеточных трансформаций обнаружены три типа следующих друг за другом реакций.

1. Макрофагальная реакция — возникает тотчас после инъекции антигена. Характерным для нее является увеличение относительного числа фагоцитов (моноцитов, гранулоцитов и полиморфноядерных лейкоцитов) в среднем до 70% против 56% в норме (табл. 6). Появление этой реакции, видимо, связано с процессом парентерального переваривания бактерий клетками фагоцитарной системы и переводом корпускулярного антигена в растворимое состояние.

2. «Бласт-реакция» — характеризуется появлением в популяциях лимфоидных клеток в первые трое суток большого числа бласт. По-видимому, это свидетельствует о начальной стадии дифференцировки иммунокомпетентных клеток в сторону антителообразующих клеток. Однако функциональное значение их в синтезе антител требует еще дальнейших специальных исследований.

3. Плазмоклеточная реакция — обусловлена увеличением относительного числа зрелых и незрелых плазматических клеток на 5—10-е сутки до 12% против 3.9% в норме. Эти клетки, вероятно, так же, как и у высших позвоночных, являются антителообразующими. Одновременно с увеличением относительного числа плазматических нами обнаружено повышение количества клеток лимфоидного ряда в среднем до 44% при 26% в контроле. Появление значительного числа их в популяциях клеток ретикуло-лимфоидной ткани трудно объяснить. По-видимому, они так же, как и плазматические, играют значительную роль в синтезе антител.

Параллельно было проведено исследование экстрактов почек на наличие антител. Удалось показать, что одновременно с увеличением клеток плазматического и лимфоидного рядов в тканях почек повышается уровень антител (рис. 3). Достоверность выработки антител клетками ретикуло-лимфоидной ткани почек карпа подтверждена *in vitro* по методу Эрне и Нордина (Jerne a. Nordin, 1963). Этот метод, основанный на учете гемолизирующей способности антителосинтезирующих клеток по отношению к эритроцитам барана, позволил установить способность лимфоидных клеток карпа синтезировать специфические антитела (методы постановки опытов см. в ст. Г. Д. Гончарова, 1971а). Электрофоретический анализ экстрактов почек карпа показал, что у рыб в процессе антителогенеза увеличивается гамма-глобулиновая фракция белков. На 5—10-й день от начала опыта количество гамма-глобулинов повышается в среднем на 30% по сравнению с контролем.

При изучении динамики накопления антител в сыворотке крови установлена следующая закономерность. Во-первых, антитела в крови накапливаются гораздо медленнее, чем в тканях почек. Из рис. 4 видно,

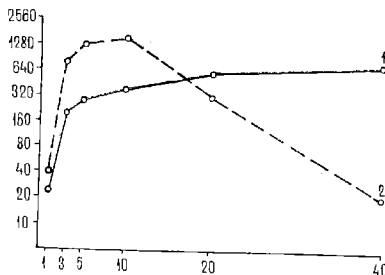


Рис. 3. Динамика нарастания титра агглютининов в экстрактах тканей почки (1) и сыворотках крови (2) карпов

По оси ординат — уровень антител, по оси абсцисс — время, дни.

что если максимальный уровень в экстрактах почек был обнаружен на 10-й день от момента иммунизаций, то в сыворотке крови — на 30—40-й. Во-вторых, динамика накопления антител зависит от сроков между первичной и вторичной иммунизациями (Гончаров, 1971б). Показано, что антителогенез осуществляется лучше при 10-дневном интервале двухкратных прививок, чем при 5-дневном.

2. Влияние некоторых факторов среды на синтез антител

Из многочисленных факторов среды, оказывающих влияние на функционирование всех систем организма, в том числе на иммунную функцию рыб, нами изучена роль голодания, температуры и присутствия токсических веществ. Эти факторы, на наш взгляд, оказывают наибольшее влияние на жизненные функции рыб.

а) Влияние голодания

Чтобы ясно представить, насколько важно питание рыб в борьбе

с инфекцией и в создании специфического иммунитета, нами проведено исследование интенсивности антителогенеза на голодающих и получающих ежедневно корм карпах. Параллельно определялось содержание общего белка в сыворотке крови и коэффициента упитанности по Фультону ($K = \frac{100 \cdot w}{l^3}$, где K — коэффициент упитанности; w — вес рыбы, г; l — длина рыбы от начала рыла до конца чешуйного покрова, см).

Осредненные величины представлены в табл. 7.

Таблица 7

Сравнительная характеристика интенсивности антителогенеза у голодающих и получающих корм карпов

Категория рыб	Число рыб	Средний титр антител	Число рефрактерных особей	Общий белок, г%	Коэффициент упитанности
Опытные (голодные)	30	1:55	10	2.21 ± 0.1	1.7 ± 0.03
Контрольные	30	1:463	0	6.7 ± 0.1	2.1 ± 0.08

Данные свидетельствуют, что у голодающих рыб, имеющих низкие показатели общего белка сыворотки крови и коэффициента упитанности, антитела в среднем выявлены при более низких разведениях сыворотки крови (1:55), чем у получающих корм. Кроме того, из 30 опытных рыб антитела через 30 дней после иммунизации их бактериями *A. punctata* обнаружены только у 20 особей, у остальных же карпов они не выявлены. Антитела у контрольных карпов выявлены у 100%. Результаты данных опытов свидетельствуют, что интенсивность антителогенеза зависит от условий содержания рыб. При голодании синтез антител задерживается, а при кормлении усиливается.

б) Влияние температуры

Многими авторами установлено, что антителогенез у рыб зависит от температуры воды (Гончаров, 1962; Лукьяненко с соавт., 1967; Микряков, 1964; Ambrosius, 1967; Hildemann, 1962; Nybelin, 1934, 1968; Pliszka, 1939; Smith, 1920 и др.). Высокая температура, как правило, усиливает, низкая замедляет процессы синтеза антител.

Однако, несмотря на это, рядом авторов (Аветикян, 1958, 1959; Эпштейн с соавт., 1960) роль температуры при постановке иммунологических опытов не учитывалась, вследствие чего ими получены отрицательные результаты в отношении антителогенеза у рыб.

В одной из серий опытов нами еще раз было показано замедляющее действие низкой температуры на интенсивность антителогенеза у карпов (табл. 8).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что у рыб, содержащихся при температуре 10—12°, через месяц после их иммунизации антитела обнаружены в среднем в разведении сыворотки 1:35, тогда как у карпов, находящихся при температуре 18—22°, — в разведении 1:2210. Максимальные и минимальные значения титров антител у рыб, подвергавшихся влиянию низкой температуры, имеют более низкие величины, чем у карпов, содержащихся при относительно высокой температуре.

Таблица 8

Влияние температуры на интенсивность антителообразования

Температура воды, °С	Количество рыб	Титр антител	
		средний	колебания
10—12	15	$1:35 \pm 1:101$	1:10—1:80
18—22	15	$1:2250 \pm 1:373$	1:320—1:10240

в) Влияние токсических веществ.

Влияние токсических веществ на антителообразовательную функцию рыб, как и на всю иммунологическую функцию в целом, в настоящее время изучено слабо. В условиях, когда наблюдается поступление в водоемы различного рода токсических веществ, вредных для рыб, исследование влияния их на иммунитет очень важно.

Нами изучалось действие малых доз фенола на антителообразовательную функцию. Опыты ставились на сеголетках карпа при температуре 12—14° в непероточных аквариумах в условиях ежедневной смены воды и добавления фенола из расчета 12.1 мг/л (Гончаров, Микряков, 1970). Результаты представлены в табл. 9.

Таблица 9

Интенсивность антителообразования у рыб в условиях фенольной интоксикации

Категория рыб	Условия питания	Количество рыб	Титры антител		
			средний титр	коэффициент вариации	уровень значимости
Опытные . . .	Не кормились	30	$1:19 \pm 1:170$	60	0.08
Контрольные		30	$1:55 \pm 1:380$	67	
Опытные . . .	Кормились	15	$1:102 \pm 1:470$	84	0.01
Контрольные		15	$1:373 \pm 1:1670$	56	

У опытных карпов 1-й группы (не получающих корм) титр антител в среднем равнялся 1:19, а 2-й — 1:102, тогда как в контроле 1-й группы — 1:55 и 2-й — 1:373. При сравнении степени подавляющего действия фенола на синтез антител у рыб, находящихся в различных условиях кормления, видно, что фенол на антителообразовательную функцию рыб влияет одинаково интенсивно. Антитела в обоих вариантах опыта с фенолом обнаружены в более низких разведениях сыворотки, чем у контрольных рыб.

Таким образом, синтез антител у рыб происходит в ретикуло-лимфочной ткани. Интенсивность антителообразования зависит от исходного физиологического состояния, кормления, температуры воды и наличия в воде токсических веществ.

IV. БАКТЕРИОСТАТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СЫВОРОТОК КРОВИ

В настоящее время известно, что сыворотка крови рыб содержит специфические и неспецифические факторы естественного иммунитета.

Бактериостатическая активность сыворотки крови, характеризующая естественную резистентность живых организмов к биотическим факторам среды, зависит от действия всего комплекса факторов. Сведений по изучению бактериостатических свойств сыворотки крови рыб в литературе не имеется, за исключением тех работ, которые были проведены нами (Гончаров, Романенко, Микряков, 1966; Микряков, 1966; Микряков, Гончаров и Романенко, 1967, 1969). Нас интересовал вопрос, обладает ли сыворотка иммунизированных карпов большей бактериостатической силой, чем сыворотка нормальных, так как в случае положительного ответа выясняется, что в процессе иммуногенеза повышается защитная функция не только клеточных, но и гуморальных факторов иммунитета. Опыты ставились в пробирках, где в качестве индикатора развития бактерий использовалась гетеротрофная ассимиляция углекислоты по методу Романенко (1966). Исследование антимикробных свойств сыворотки крови проводилось в двух вариантах: в 1-м определялась гетеротрофная ассимиляция углекислоты при разных разведениях сыворотки и одинаковом количестве бактериальных клеток, во 2-м — при различных количествах бактериальных клеток, но при одинаковом объеме сыворотки.

Результаты опытов, проведенных по 1-му варианту, представлены на рис. 4. Для построения графика радиоактивность бактерий выражалась в процентах от контроля — РГБ.

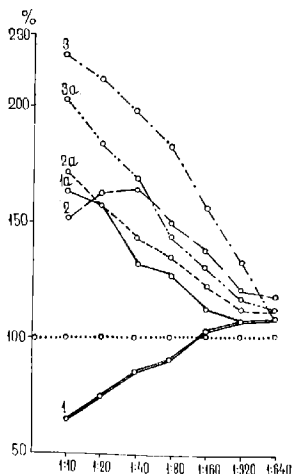


Рис. 4. Ассимиляция углекислоты гомологичной (1, 2, 3) и гетерологичной (1а, 2а, 3а) культурой бактерий в присутствии иммунной (1 и 1а), нормальной (2) и инактивированной (3 и 3а) сывороток

Из рис. 4 видно, что в присутствии иммунной сыворотки происходит резкое подавление развития гомологичной культуры бактерий *A. punctata*. По мере уменьшения концентрации иммунной сыворотки в пробах развитие бактерий усиливается и приближается к контролю при разведениях сыворотки 1:80, 1:160 и выше. На нормальной и инактивированной сыворотках развитие бактерий значительно превосходит контроль. Это же наблюдается при развитии на нормальной и иммунной сыворотках гетерологичных бактерий (использовалась суточная культура *Ps. fluorescens*). По мере снижения концентрации сыворотки в последующих разведениях развитие бактерий во всех опытах приближается к контролю. Более высокая ассимиляция углекислоты при росте бактерий на нормальной и инактивированной сыворотках по сравнению с РПБ указывает на использование сыворотки бактериями в качестве дополнительного источника питания.

Индивидуальные колебания влияния иммунных и нормальных сывороток из 20 рыб на развитие бактерий в одном из опытов показаны в табл. 10, из которой видно, что бактериостатические свойства сывороток сильно варьируют. Однако, несмотря на индивидуальные различия, иммунная сыворотка в отдельных опытах подавляет развитие гомологичных бактерий в 2—3 раза сильнее, чем нормальная.

Таблица 10

Влияние иммунной и нормальной сывороток различных особей рыб на развитие *Aeromonas punctata* (радиоактивность бактерий, имп./млн.)

№ опыта	Нормальная сыворотка	Иммунная сыворотка	№ опыта	Нормальная сыворотка	Иммунная сыворотка
1	1270	305	11	1090	530
2	1320	330	12	980	890
3	1600	360	13	1110	830
4	2100	600	14	1190	760
5	1590	480	15	1060	680
6	1780	400	16	1140	620
7	1100	900	17	1700	580
8	1800	700	18	1430	810
9	1001	860	19	1900	717
10	1080	720	20	2000	860

В опытах, поставленных по 2-му варианту — разное количество бактерий при одинаковом объеме сыворотки, — были получены принципиально те же результаты, что и в опытах 1-го варианта (рис. 5): в присутствии иммунной сыворотки развитие бактерий задерживается сильнее, чем в присутствии нормальной сыворотки для данного штамма бактерий. Чем большее исходное количество бактерий при инокуляции, тем меньшее влияние оказывает сыворотка. Неспецифические по отношению к иммунной сыворотке бактерии, в данном случае *Ps. fluorescens*, одинаково хорошо развиваются в присутствии иммунной и неиммунной сыворотки.

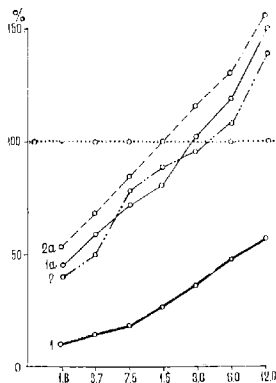


Рис. 5. Влияние иммунной (1 и 2) и нормальной (1а, 2а) сывороток на развитие гомологичных (1 и 1а) и гетерологичных (2 и 2а) бактерий

По оси ординат — активность развития бактерий, %; по оси абсцисс — число бактерий

V. ВЫЖИВАЕМОСТЬ РЫБ ПОСЛЕ ЗАРАЖЕНИЯ ИХ ВИРУЛЕНТНОЙ КУЛЬТУРОЙ БАКТЕРИЙ

Для выявления роли иммунизации в повышении сопротивляемости рыб к инфекции изучалась выживаемость карпов после заражения их вирулентной культурой *A. punctata*.

Показано, что иммунизация повышает степень сопротивляемости рыб в борьбе с инфекцией (табл. 11).

Таблица 11
Количество выживших и погибших карпов после инъекции вирулентного штамма бактерий *Aeromonas punctata*

Категория рыб	Количество рыб в опыте	Пало		Выжило	
		количество	%	количество	%
Иммунные	65	12	18	53	82
Неиммунные	59	53	90	6	10

Из 65 трехкратно иммунизированных карпов после заражения их вирулентными бактериями выжило 53 особи, что составляет 82%, а 12 карпов погибли от общей септицемии. Данные наших опытов по выживаемости рыб хорошо согласуются с результатами аналогичных опытов Ю. Д. Нечипоренко (1967), Дафа (Daff, 1942), Крантца с соавт. (Krantz et al., 1964), Плышка (Pliszka, 1939), Шаперклауса (Schäperclaus, 1937, 1954, 1967) и ряда других авторов, показавших, что иммунизированные рыбы становятся невосприимчивыми к заражению живой вирулентной культу-

рой бактерий. Это свидетельствует о том, что метод иммунизации является эффективным средством борьбы с заразными заболеваниями рыб.

Таким образом, нам удалось показать, что иммунизация стимулирует защитные реакции клеточных и гуморальных факторов иммунитета.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ.

Несмотря на значительное число работ по иммунитету у рыб, многие стороны этого вопроса до сих пор остаются не освещенными. В значительной степени это объясняется тем, что иммунитетом у рыб занимается сравнительно небольшое число специалистов. Среди них долгое время не существовало единого мнения о способности организма рыб к иммунитету.

Так, согласно Б. Г. Аветикяну (1958, 1959), ткани рыб к антигенам раздражителям остаются ареактивными. Другие авторы указывают на происходящие при инфекционных и инвазионных заболеваниях изменения в организме рыб (Бауэр с соавт., 1969; Догель с соавт., 1939; Лэйман, 1939, 1963; Schäperclaus, 1954, и др.).

Работы, проведенные нами, показывают, что механизм иммунитета рыб, лежащий в основе защиты их от бактерий, аналогичен таковому теплокровных животных. Иммунизация рыб бактериальным антигеном вызывает характерные для иммунологической перестройки морфофизиологические изменения, направленные на борьбу с инфекционным началом.

Бактерии, попавшие в организм рыб, подвергаются фагоцитозу. Впервые нами установлена различная активность фагоцитарных клеток у иммунизированных и неиммунизированных особей. Иммунизация стимулирует фагоцитарную активность лейкоцитов, и сопротивляемость иммунизированных особей резко повышается. При этом повышение активности фагоцитарных клеток в основном наблюдали за счет макрофагов. Вполне возможно, что макрофаги рыб, как и теплокровных животных, обладают способностью приобретать «иммунологическую память» к чужеродным белковым телам, вследствие чего они на повторные инъекции гомологичного антигена реагируют усиленной реакцией. О способности макрофагов рыб сохранять «иммунологическую память» к гомологичному антигену свидетельствуют данные по исследованию реакции отторжения гомотрансплантата, проведенные Хильдеманном (Hildemann, 1957; Hildemann и Naas, 1960), а также результаты анализа реакции гиперчувствительности замедленного типа, полученные на карликовых сомках Папермейстером с соавт. (Papermaster et al., 1964). Однако сущность механизма повышения фагоцитарной реакции лейкоцитов рыб до сих пор остается не изученной. Можно лишь предположить, что при иммунизации происходит изменение активности ферментной системы фагоцитов, в результате чего, вероятно, повышается их активность. В то же время можно предположить, что антитела оказывают ингибирующее влияние на жизнедеятельность бактерий, поскольку в брюшной полости иммунных рыб не обнаружены гигантские формы клеток бактерий, тогда как у интактных карпов они появляются. В организме иммунизированных карпов бактерии образуют аберрантные формы. Их появление в организме иммунизированных карпов свидетельствует о том, что бактерии не находят благоприятной среды для своего развития. Аналогичные результаты о стимулирующем действии иммунизации на фагоцитарную активность лейкоцитов у рыб (сазан и стерлядь) получены Е. И. Свиридовым (по: Лукьяненко, 1971).

Данные по распределению меченых бактерий и элиминации продуктов их распада из организма рыб не подтверждают мнение Б. Г. Аветикяна о быстром выбросе из организма чужеродных белковых тел.

С помощью меченых C^{14} бактерий впервые показано, что C^{14} , первоначально входящий в состав бактериального антигена, сохраняется в организме рыб более двух лет. Показано, что органы, богатые клетками ретикуло-лимфоидной ткани, поглощали на единицу веса значительно больше C^{14} бактерий, чем ткани, в которых этих клеток мало. Например, в почках и селезенке обнаружено в 10 и 100 раз больше радиоактивного углерода бактерий, чем в мышцах и мозге, где очень мало ретикуло-лимфоидной ткани. Это лишний раз подтверждает, что у рыб, как и у высших позвоночных животных, морфологической основой иммунитета является ретикуло-лимфоидная ткань. Впервые Б. А. Флеровым и В. И. Ромашенко (1969, 1970) определено, что бактерии в организме рыб (караси), как и в организме теплокровных животных (морские свинки), подвергаются гидролитическому расщеплению до углекислоты и неидентифицированных органических веществ. Принципиальной разницы в механизме выведения продуктов распада из организма этих животных не обнаружено, за исключением интенсивности процессов — элиминация продуктов распада бактерий у морских свинок происходила гораздо быстрее, чем у карасей. Это может быть объяснено разницей в интенсивности биохимических реакций в организме карасей и морских свинок. Известно, что у рыб они протекают гораздо медленнее, чем у теплокровных животных (Коштованц, 1950). Следует указать, что бактериальный антиген из организма рыб выводится также неполностью, как и из организма морских свинок. Однако не выяснено, в каком виде C^{14} , входящий в состав бактерий, задерживается в организме рыб: либо в виде белка, как иммунологический раздражитель, либо он вовлекается в конструктивный обмен тканей рыб.

Цитологическими, серологическими и биохимическими исследованиями установлено, что основным местом синтеза антител является ретикуло-лимфоидная ткань почек. Процесс синтеза антител сопровождается трансформацией иммуноцитов. Цитоморфологический анализ состава клеток лимфоидно-макрофагальной системы показал, что бактериальный антиген вызывает трансформацию этих клеток с последующей их дифференцировкой в сторону антителосинтезирующих. Впервые отмечено, что превращения клеток, происходящие в популяциях ретикуло-лимфоидных клеток, связаны с тремя этапами. Первоначально наблюдается макрофагальная реакция, связанная с превращениями корнускулярного антигена бактерий. В дальнейшем она постепенно сменяется «бласт-реакцией» и, наконец, аналогичной для теплокровных животных плазмоклеточной реакцией. При анализе состава популяции ретикуло-лимфоидных клеток почек карпа отмечено изменение состава и соотношения этих клеток, характерное для той или иной стадии иммуногенеза. В первые часы после инъекции бактериального антигена повышается относительное число макрофагальных клеток (в наших опытах до 70% и более по сравнению с интактными). «Бласт-реакция» характеризуется увеличением клеток типа бласт, что особенно сильно заметно в первые трое суток. Появление бластических клеток связано с начальной стадией дифференцировки лимфоидных клеток в сторону антителосинтезирующих. Между пятыми и десятыми сутками соотношение лимфоидных клеток меняется в сторону плазматических. Параллельно с увеличением клеток плазматического ряда отмечали увеличение клеток лимфоидного ряда.

Серологические анализы сыворотки крови и экстрактов почек карпов впервые показали непосредственную связь дифференцировки клеток лимфоидно-макрофагальной системы с антителогенезом. Об этом же свидетельствуют результаты определения уровня агглютининов и электро-

форетической подвижности белков сыворотки крови и экстрактов тканей, а также данные изучения антителосинтезирующих клеток по методу Ерни и Нордина. Показано, что нарастание уровня агглютининов в экстрактах ткани почек происходит параллельно с увеличением относительного числа клеток плазматического и лимфоидного рядов. В сыворотках крови рыб накопление антител происходило гораздо медленнее, чем в экстрактах тканей почек. Обнаруженная разница в накоплении уровня агглютининов в сыворотках и экстрактах ткани рыб свидетельствует о том, что биосинтез антител в организме рыб, как и в организме высших позвоночных животных, происходит в две фазы. Первая фаза непосредственно связана с дифференцировкой клеток в сторону антителосинтезирующих, а вторая — с выходом антител из клеток в русло крови.

При электрофорезе экстрактов почек и сыворотки крови обнаружено увеличение гамма-глобулинов после иммунизации рыб. Результаты электрофоретического анализа белков сыворотки крови и экстрактов почек согласуются с данными ряда зарубежных исследователей (Clem a. Sigel, 1963; Clem a. Smal, 1967; Marchalonis a. Edelman, 1965, 1966; Papernmaster et al., 1964; Shuster a. Goodmann, 1968; Uhr et al., 1962; и др.), указывающих на то, что антитела у рыб, как и у высших позвоночных животных, видимо, имеют аналогичную биохимическую структуру.

Полученные результаты по влиянию некоторых экологических факторов среды на интенсивность антителообразовательной функции у рыб чрезвычайно важны для понимания процессов и механизмов адаптации рыб к биотическим факторам среды и свидетельствуют о том, что интенсивность антителообразовательной функции находится в прямой зависимости от температуры воды, наличия в воде пищи и токсических веществ. У рыб, содержащихся при низкой температуре ($10-12^{\circ}$), на голодной диете или в условиях хронической фенольной интоксикации, антителогенез угнетается.

Отрицательные результаты, полученные Б. Г. Аветикяном и А. Я. Эштейном с соавт. в опытах по выявлению антител у иммунизированных карпов и карасей, мы объясняем содержанием подопытных рыб при низкой температуре ($7-9^{\circ}$). Данные опытов по влиянию температуры на синтез антител указывают на непосредственную связь антителогенеза с активностью происходящих в организме рыб метаболических реакций.

Другим важным фактором, определяющим интенсивность антителогенеза у рыб, является питание. У голодающих карпов значительно более низкий титр образующихся агглютининов, чем у сытых, что согласуется с результатами В. И. Лукьяненко (1971). Массовые заболевания рыб, часто возникающие весной и ранним летом, вероятнее всего объясняются снижением общей резистентности ослабленного организма рыб.

При длительном содержании рыб в слабом растворе фенола — 12.1 мг/л — снижается общая реактивность организма так же, как и у голодающих рыб. Об этом же свидетельствуют коэффициенты упитанности и общее количество белка в сыворотке крови карпа. У опытных рыб эти показатели были гораздо ниже, чем у контрольных. Следовательно, хроническое отравление снижает общую резистентность к инфекции. Поэтому в естественных водоемах при постоянном поступлении токсических сточных вод возможны массовые инфекционные заболевания.

Результаты анализа бактериостатических свойств сыворотки крови карпов, полученные с помощью разработанного нами метода, основанного на использовании явления гетеротрофной ассимиляции углекислоты бактериями, свидетельствуют о том, что у иммунизированных рыб повы-

шается способность сыворотки крови подавлять жизнедеятельность бактерий. Ответить конкретно на вопрос, чем это обусловлено, пока не представляется возможным.

Наконец, очень важные данные получены по определению степени выживаемости иммунизированных и неиммунизированных карпов при заражении их вирулентной культурой бактерий. Большое количество выживших иммунизированных рыб (82%) по сравнению с интактными (выжило 10%) после заражения их вирулентной культурой бактерий указывает, что предварительная иммунизация стимулирует защитные реакции организма.

Таким образом, впервые, в результате многолетних и разносторонних исследований иммунитета рыб, получены довольно полные данные о механизме защиты рыб от бактерий и особенностях иммунологической перестройки их организма при иммунизации.

Следует отметить, что полученные данные имеют не только теоретическое, но и большое практическое значение при разработке вопросов профилактики и борьбы с эпизоотиями среди рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветикян Б. Г. 1958. Об иммунологической реакции у рыб. Тр. совещ. по фи-
зиол. рыб. Изд. АН СССР, М.
- Аветикян Б. Г. 1959. Иммунологические реакции пойкилотермных животных.
В кн.: «Экспериментальная и клиническая иммунология», Л.
- Адо А. Д. 1961. Патофизиология фагоцитов. Изд. «Медицина», М.
- Балабанова Л. В. 1971. Влияние иммунизации на белковый состав сыворотки
крови и экстрактов печени и почек *Cyprinus carpio* L. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН
СССР, вып. 22(25).
- Бауэр О. Н., Мусселиус В. А., Стрелков Ю. А. 1969. Болезни прудовых
рыб, изд. «Колос», М.
- Владимиров В. Л. 1966. Антителообразовательная функция у рыб и ее связь
с гуморальными факторами естественного иммунитета—комплементом и лизоцимом. Тез.
докл. симп. по паразитам и болезням рыб и водн. беспозв. Изд. «Наука», М.—Л.
- Гончаров Г. Д. 1959. Итоги и задачи изучения инфекционных болезней рыб.
Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР, вып. 9.
- Гончаров Г. Д. 1962. Иммунологическая реактивность у рыб. Бюлл. Инст. биол.-
водохр., 12.
- Гончаров Г. Д. 1966. Фагоцитоз карпа при бактериальном инфицировании.
Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10(13).
- Гончаров Г. Д. 1970. Иммунологическая реакция клеток почек карпа. Сообщ. 1.
Фагоцитоз бактерий клетками почек карпа. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод
АН СССР, 8.
- Гончаров Г. Д. 1971а. Иммунологическая компетенция лимфоидных клеток
почек карпа (*Cyprinus carpio* L.). Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 12.
- Гончаров Г. Д. 1971б. Динамика накопления антител у карпа в зависимости от
интервалов инъекций. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 9.
- Гончаров Г. Д., Романенко В. И., Микряков В. Р. 1966. Изучение меха-
низма иммунитета рыб при помощи C^{14} . Докл. АН СССР, т. 171, № 5.
- Гончаров Г. Д., Микряков В. Р. 1970. Влияние малых концентраций фенола
на антителообразование у карпа (*Cyprinus carpio*, L.). В сб.: «Вопросы водн. токсиколо-
гии». Изд. «Наука», М.
- Догель В. А., Пешков М. А., Гусева И. В. 1939. Бактериальные заболевания
рыб. Изд. «Пищепромиздат», М.—Л.
- Коштыкин Х. С. 1950. Основы сравнительной физиологии. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Ляйман Э. М. 1939. Болезни рыб. Изд. «Пищепромиздат», М.—Л.
- Ляйман Э. М. 1963. Болезни рыб. Изд. «Сельхозгиздат», М.
- Лобунцов К. А. 1972. Иммунобиологическая реактивность рыб. Тез. докл. I Все-
союзного симпозиума по инфекционным болезням рыб. ВАСХНИЛ, М.
- Лукияненко В. И. 1964. Межвидовые различия частоты обнаружения и уровня
содержания сывороточного лизоцима рыб. Изв. АН СССР, серия биол., № 3.
- Лукияненко В. И. 1966а. Об особенностях антителообразовательной функции
у рыб. Биол. науки, № 2.

Лукьяненко В. И. 1966. Об эволюции питательной функции в ряду холодокровных позвоночных. Журн. Эволюц. физиол. и биохимии, № 5.

Лукьяненко В. И. 1967. Механизм и эволюция анафилаксии. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3.

Лукьяненко В. И. 1971. Иммунобиология рыб. Изд. «Пищевая промышленность», М.

Лукьяненко В. И., Сукачева Г. А., Попов А. В. 1967. Роль температурного фактора в определении интенсивности иммуногенеза у рыб. Биолог. науки, 3.

Микряков В. Р. 1964. Иммунологическая реактивность при краснухе рыб. В сб. работ Ленинград. вет. инст., вып. 26.

Микряков В. Р. 1966. Применение радиоизотопного метода для изучения иммунологических процессов в организме карпов. Тез. докл. по паразитам и болезням рыб в водн. беспозв. «Наука», М.—Л.

Микряков В. Р. 1969. Выживаемость рыб после иммунизации. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, 3.

Микряков В. Р. 1970а. Роль почек карпов в гомеостазе при бактериальном инфицировании. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, 8.

Микряков В. Р. 1970б. О синтезе иммуноглобулинов клетками лимфатической ткани рыб при иммунизации. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, 6.

Микряков В. Р., Гончаров Г. Д., Романенко В. И. 1969. Использование гетеротрофной ассимиляции углекислоты для изучения бактериостатических свойств нормальных и иммунных сывороток рыб. В сб.: «Рыбоводство и болезни рыб». Изд. «Колос», М.

Микряков В. Р., Флеров Б. А. 1970. Распределение корпускулярного антигена в организме рыб. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, 7.

Нечипоренко Ю. Д. 1967. Вакцина против краснухи карпов в комплексе оздоровительных мероприятий в хозяйстве. Рыбное хозяйство, 4. Изд. «Урожай», К.

Нечипоренко Ю. Д., Кулажко В. А. 1962. Повышение фагоцитарной активности лейкоцитов у карпов под влиянием левомицетина. Антибиотики, 1.

Покровская М. П., Левенсон В. И., Краскина Н. А. 1964. Клеточные основы иммунологического процесса. В кн.: «Руковод. по микробиол., клинике и эпидемиологии инфекц. болезней», т. 3. Изд. «Медицина», М.

Пучков Н. В., Федорова А. Л. 1951. Исследование изменения состава крови карпов (*Cyprinus carpio* L.) под влиянием голодания и охлаждения. Тр. Моск. рыб. ВТУЗа, вып. 4.

Пучков Н. В., Титова А. Л. 1952. О температурном коэффициенте фагоцитоза. Физиол. журнал АН СССР, т. 38, 4.

Романенко В. И. 1966. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты как индикатор развития бактерий. ДАН СССР, т. 168, 1.

Романенко В. И. и Флеров Б. А. 1969. Методика определения элиминации антигена у рыб. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, 3.

Спротлини Н. Н. 1937. Анафилаксия и иммунитет. Усп. совр. биол. т. 7, вып. 2.

Спротлини Н. Н. 1964. Эволюция иммунитета. В сб.: «Руковод. по микробиол., клинике и эпидемиологии инфекц. болезней», т. 3. Изд. «Медицина», М.

Сорвачев К. Ф., Задворочнов С. Ф., Исаев Ф. А. 1962. К вопросу об иммунизации рыб. Биохимия, т. 27, в. 2.

Тец В. И. 1969. Фагоцитарная реакция у карпа. Изв. ГосНИОРХ, т. 69.

Флеров Б. А., Романенко В. И. 1969. Исследование элиминации корпускулярного антигена у рыб. Информ. бюлл. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, 3.

Флеров Б. А., Романенко В. И. 1970. Сравнительное изучение выведения меченого C^{14} антигена у некоторых холодокровных и теплокровных животных. Гидробиол. журнал, т. 4, 2.

Фриденштейн А. Я. 1964. Лимфатическая ткань как орган иммунитета. В кн.: «Актуальные вопросы иммунологии». Изд. «Медицина».

Эпштейн Я. А., Аветикян Б. Г., Лавровская Н. Ф., Рогожников В. М., Артемова А. Г. 1960. Биохимические сдвиги в организме карпа, вызванные выведением антигенов. Биохимия, т. 25, в. 3.

Ambrosius H. 1967. Untersuchungen über die Immunglobuline niederer Wirbeltiere. Allergie u. Asthma, 13, h. 2/3.

Ambrosius H., Schäfer W. 1964. Beiträge zur immunobiologie poikilothermer Wirbeltiere. I. Immunobiologische Untersuchungen an Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) Zool. jб. Physiol. 71, H. 1.

Clem L. W., Sigel M. M. 1963. Comparative immunochemical and immunological reactions in marine fishes with soluble, viral and bacterial antigens. Fed. Proc. 22, no 4.

Clem L. W., Sigel M. M. 1965. Antibody responses of lower vertebrates to bovine serum albumin. Fed. Proc. 24, no 504.

Clem L. W., Sigel M. M. 1966. Immunological and immunochemical Studies on holostean and marine teleost fishes immunized with bovine serum albumin. In: „Phylogeny of immunity“, Univers. of Florida Press, Gainesville.

- Clem L. W., Smal P. A. 1967. Phylogeny of immunoglobulin structure of the lemon shark. J. exp. Med., 125, no 5.
- Coons A. N., Leduc E. H., Connolly J. M. 1955. Studies on antibody production; method for the histochemical demonstration of specific antibody and its application to study the hyperimmune rabbit. J. Exp. Med., 102, no 1.
- Duff D. C. 1942. The oral immunisation of trout against *Bacterium salmonicida*. J. immunol., 44, no. 1.
- Evans E. E., Kent S. P., Attleberger M. H., Seiberl C., Bryant R. E., a. B. Booth. 1965. Antibody sintesis in poikilothermic vertebrates. Ann. N. Y. Acad. Sci., 126, art. 1.
- Evans E. E., Kent S. P., Bryant R. E., Moyer. H. 1966. Antibody formation and immunological memory in the marine toad. In „Phylogeny of immunity“. Univers. of Florida press.
- Fagraeus A. 1948. Antibody production in relation to the development of plasma cells. Acta med. Scandinav. suppl. 204.
- Hildemann W. H. 1957. Scale homotransplantation in goldfish (*Carassius auratus*). Ann. N. Y. Acad. Sci., 64.
- Hildemann W. H. 1962. Immunogenetic studies of poikilothermic Animals. Am. naturalist, 96, no 889.
- Hildemann W. H., a Hass R. 1960. Comparative studies of Homotransplantation in Fisches. J. Cell. a. Comp. Physiol., 55, no 3.
- Jerne N. and Nordin A. 1963. Placque formation in agar by single antibody — producing cells. Science, 140, no 405.
- Krantz G., Reddecliff J. a. Heist C. 1964. Immune response of trout to *Aeromonas salmonicida*. 1. Development of agglutinating antibodies and protective immunity. The progres. Fish. — Culturist, 26, no 1.
- Marchalonis S., Edelman C. M. 1965. Phylogenetic origins in antibody structure. J. Exp. Med., 122, no 3.
- Marchalonis J., Edelman C. M. 1966. Polypeptide chains of immunoglobulins from the Smooth Dogfish (*Mustelus canis*). Science, v. 159, no 159, no 1567.
- Nybelin O. 1934. Über Agglutining die Fischen. Ztschr. immunital. Forschr., 84.
- Nybelin O. 1968. The influence of temperature on the formation of agglutinings in fish. Bull. off. int. Epiz., 69, no 9.
- Papernmaster B. W., Condie R. M., Finstag J. K., a. Good R. A. 1962. Immune response in the Calphornia hagfish. Nature, 196, no 4852.
- Papernmaster B. W., Condie R. M., Finstag J. K., a. Good R. A. 1963. Phylogenetic development of adaptive immunity. Fed. Proc., 22.
- Papernmaster B. W., Condie R. M., Finstag J. K., a. Good R. A. 1964. Evolution of the immune response. 1. The phylogenetic development of adaptive immunologic responsiveness in vertebrates. J. Exp. Med., 119, no 1.
- Pliszka F. 1939. Untersuchungen über die Agglutinine bei Fischen Zbl. Bakt. Abt. I. Origin, 143.
- Schäperklaus W. 1937. Gibt es eine immunität gegen ansteckende Bauchwassersucht und wie kann sie der Bekämpfung der Krankheit dienstbar demacht werden. Fischer. Ztg., 40.
- Schäperklaus W. 1954. Fisch — krankheiten. Berlin.
- Schäperklaus W. 1967. Probleme der Karpfenimmunität gegenüber *Aeromonas punctata* und Fragen der antigen en Strukturs des Bakteriums. Ztschr. Ficher. 15, h. 1/2.
- Stuster J., Goodman J. M. 1968. Phylogenetic studies of shark immunoglobulins. Nature, v. 219, no 5155.
- Sigel M. M., Clem L. W. 1965. Antibody response of Fish to viral antigens. Ann. N. Y. Acad. Sci., 126, art. 1.
- Smith W. 1940. Production of antibacterial agglutinins by carp and trout at 10°C. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med., 45.
- Uhr J. W., Finkelstein M. S. a. Franklin E. C. 1962. Antibody respons to bacteriophage X174 in nonmammalian vertebrates. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med., 111, no 13.

Н. А. ИЗЮМОВА

ПАЗАРИТОФАУНА СНЕТКА
(*OSMERUS EPERLANUS EPERLANUS MORPHA SPIRINCHUS*
PALLAS) БЕЛОГО ОЗЕРА, РЫБИНСКОГО И УГЛИЧСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩ

Исследование паразитофауны снетка Белого озера проведено Г. К. Петрушевским в 1950 г. (1957). Из 30 обследованных рыб только 14 были заражены и обнаружены всего три вида паразитов — *Proteocephalus* sp., *Camallanus lacustris* и *Glochidia* sp. Интенсивность заражения указанными паразитами была невелика. Летом 1972 г. автором настоящей статьи предпринято повторное паразитологическое обследование снетка в этом же районе с целью выяснения степени зараженности рыб в настоящее время, т. е. спустя 22 года. Это диктовалось тем, что снеток Белого озера проник в Рыбинское водохранилище, нашел здесь благоприятные условия для развития и в последние годы уже стал объектом промысла (Иванова и др., 1969, 1970). Необходимо было выяснить, каких паразитов мог занести белозерский снеток в Рыбинское водохранилище и какова их роль в общей паразитологической ситуации водоема. Исследованию подверглись рыбы преимущественно в возрасте 1+¹ в количестве 20 экз., из них зараженными были 17. Фауна паразитов оказалась представленной шестью видами.

Виды паразитов	Локализация	Экстенсивность заражения	Интенсивность заражения
<i>Cotylurus erraticus</i>	Перитонеум, сердце	15.0	2—4
<i>Camallanus lacustris</i>	Кишечник	10.0	2—4
<i>C. truncatus</i>	Кишечник	15.0	3—5
<i>Glochidium</i> sp.	Плавники	10.0	1—2
<i>Ergasilus sieboldi</i>	Жабры	40.0	1—4
<i>Argulus foliaceus</i>	Плавники	10.0	1—2

Как видно из приведенных данных, паразитофауна снетка Белого озера бедна как в качественном, так и в количественном отношении. Увеличение числа видов паразитов по сравнению с данными Г. К. Петрушевского произошло главным образом за счет неспецифичных эктопаразитов — *E. sieboldi* и *A. foliaceus*. Появление этих теплолюбивых форм,

¹ Возраст рыб определялся М. Н. Ивановой, за это приношу ей глубокую благодарность.

по-видимому, связано с высокими температурами лета 1972 г. Отсутствие в нашем материале специфичного паразита корюшек — *Proteocephalus longicollis* — объясняется, видимо, также необычными температурными условиями этого лета. Температура воды в озере в конце июня — августе достигала 27—29°. Известно, что температуры выше 20° подавляют размножение ряда копепоид, в том числе и *Cyclops vicinus* — промежуточного хозяина *P. longicollis* (Рылов, 1940).

В Рыбинское водохранилище сеток проник из Белого озера по р. Шексне. Он появился на третий год после сооружения Рыбинской плотины в 1944 г. (Васильев, 1950).

Паразитофауна снетка Рыбинского водохранилища изучалась В. П. Столяровым в 1947—1948 гг. (1954), т. е. через три-четыре года после проникновения его во вновь созданный водоем. Исследование проводилось в Волжском и Моложском плёсах. Обнаружено всего два вида паразитов — *Proteocephalus longicollis* и *Raphidascaris acus* — при незначительной интенсивности заражения, что, вероятно, связано со значительной разреженностью популяции снетка в водоеме в первые годы его вселения.

Нами предпринято повторное обследование снетка летом 1971 г., т. е. через 23—24 года. Материал собирался в Волжском, Моложском, Шекснинском, Южно-Шекснинском и Главном плёсах водохранилища. Всего обследовано 90 экз. рыб в возрасте 2+ и частично 1+. Фауна паразитов рыб представлена 14 видами (табл. 1). Как видно, сеток в водохранилище в разных плёсах заражен неравномерно как в качественном, так и в количественном отношении. Наибольшее число видов зарегистриро-

Таблица 1

Паразитофауна снетка Рыбинского водохранилища

Виды паразитов	Плеса водохранилища									
	Волжский		Моложский		Главный		Шекснинский		Южно-Шекснинский	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
<i>Trichodina</i> sp.	—	—	—	—	—	—	5.0	Мало	—	—
<i>Tr. nigra</i>	35.0	Мало	50.0	Мало	46.2	Мало	50.0	Мало	46.2	Мало
<i>Trichophria intermedia</i>	35.0	Много	55.0	Много	13.2	Мало	100	Много	66.0	Много
<i>Proteocephalus longicollis</i>	55.0	8—15	4.0	1—4	46.2	1—6	60.0	1—19	85.8	8—22
<i>Cotylurus erraticus</i>	100	11—82	100	Много	46.2	1—12	80.0	12—26	46.2	1—6
<i>C. communis</i>	100	1—8	100	1—6	66.0	2—6	60.0	10—18	6.6	4
<i>Tyloodelphys clavata</i> . . .	—	—	5.0	8	—	—	—	—	—	—
<i>Diplostomum spathaceum</i>	—	—	10.0	4—10	—	—	—	—	—	—
<i>Cystidicola farionis</i> . . .	—	—	—	—	—	—	5.0	2	—	—
<i>Camallanus lacustris</i> . . .	15.0	2—3	—	—	6.6	1	—	—	—	—
<i>C. truncatus</i>	—	—	—	—	—	—	5.0	1	6.6	2
<i>Clohidium</i> sp.	15.0	3—6	5.0	4	26.4	2—8	10.0	1—2	6.6	2
<i>Ergasilus steboldi</i>	25.0	3—7	—	—	—	—	20.0	3—6	—	—
<i>Argulus foliaceus</i>	10.0	3	5.0	1	—	—	10.0	3	—	—
Всего видов:	9		9		7		11		7	

Примечание: В табл. 1 и 2 прочерк — отсутствие паразита; I — экстенсивность заражения, II — интенсивность заражения.

вано в Шекснинском плёсе (11), несколько меньше — в Волжском и Моложском (9) и еще меньше (7) — в Главном и Южно-Шекснинском плёсах. В распределении паразитов наблюдается определенная локальность. Так, *Proteocephalus longicollis*, связанный в своем развитии с копеподами, преобладает в Шекснинском и Южно-Шекснинском плёсах. Диплостоматиды (паразиты чайковых птиц) встречаются только в Моложском плёсе. Здесь же наблюдается и наибольшее заражение рыб тетракотилидами.

Снеток Белого озера обогатил фауну паразитов рыб Рыбинского водохранилища тремя специфичными формами — *Proteocephalus longicollis*, *Colylurus communis* и *Cystidicola farionis*. В свою очередь он приобрел за счет уже сложившейся паразитофауны водохранилища ряд неспецифичных видов, которые перешли с других рыб и в ряде случаев стали массовыми в его фауне (простейшие, тетракотилиды). Следует заметить, что тетракотилез, столь широко распространившийся в водохранилище, захватил и снетка. Как и у ряда рыб водохранилища, тетракотилиды поражают гонады самок, что безусловно не может не сказываться на плодovitости рыб.

Итак, паразитофауна снетка Рыбинского водохранилища в настоящее время представляет собой типичную фауну паразитов рыб водохранилищ озерного типа, включая сюда и ряд специфичных видов.

В Угличское водохранилище снеток проник из Ивановского водохранилища, куда был завезен из оз. Селигер в 1953—1956 гг. (Денисов и Мейсер, 1961). Необходимо было выяснить, как сложилась паразитофауна селигерского снетка в этом водоеме и влияет ли на нее паразитофауна рыб Рыбинского водохранилища.

Исследованию подверглись 20 экз. рыб в возрасте 1+. Фауна паразитов представлена пятью видами (табл. 2). Для сравнения с исходным

Таблица 2

Паразитофауна снетка оз. Селигер и Угличского водохранилища

№ п.п.	Виды паразитов	Локализация	Оз. Селигер		Угличское водохранилище	
			I	II	I	II
1	<i>Glugea hertwigi</i>	Стенка кишечника	6,6	—	—	—
2	<i>Bucephalus polymorphus</i>	Жабры	6,6	1	—	—
3	<i>Tetracotyle sp.</i>	Жабры, сердце, мышцы, яичники, брыжейка	40,0	1—14	100	Много
4	<i>Colylurus erraticus</i> . .	Гонады, печень . .	—	—	100	Единично
5	<i>Diplostomum spathaceum</i>	Хрусталик	—	—	25,0	4—8
6	<i>Diplostomum sp.</i>	Хрусталик	6,6	1	—	—
7	<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	Мышцы	13,3	1	—	—
8	<i>Camallanus lacustris</i> .	Кишечник	—	—	5,0	2
9	<i>C. truncatus</i>	Кишечник	46,6	1—4	—	—
10	<i>Raphidascaris acus</i> . .	Стенка кишечника	6,6	1	—	—
11	<i>Uta sp. 1</i>	Жабры	13,3	1—2	—	—
12	<i>U. pictorum</i>	Жабры	20,0	1—3	—	—
13	<i>Ergasilus sieboldi</i> . . .	Жабры	93,3	1—19	85,0	2—10
14	<i>Argulus foliaceus</i> . . .	Кожа	20,0	1—2	—	—
	Всего видов		11		5	

материалом мы приводим и данные по зараженности сетка оз. Селигер (Шульман и Чернышева, 1969).

Как видно из табл. 2, паразитофауна сетка оз. Селигер — это характерная для озера фауна, лишенная специфичных для корюшки паразитов. Паразитофауна сетка Угличского водохранилища бедна по своему составу и значительно отличается от таковой оз. Селигер и Рыбинского водохранилища. Здесь отсутствуют простейшие и специфичные для сетка виды (*Proteocephalus longicollis*, *Cystidicola farionis*), как и в оз. Селигер, широко распространены тетрактилиды и *Ergasilus sieboldi*. В Угличском водохранилище складывается овой паразитологический комплекс, характерный для этого водоема. Паразитофауна рыб Рыбинского водохранилища, как видно, не оказала влияния на формирование фауны паразитов сетка в этом водоеме.

Судя по фауне паразитов, в Угличском водохранилище создалась своя популяция сетка, которая не смешивается с рыбами Рыбинского водохранилища.

В каждом из этих водоемов (Белое озеро, Рыбинское и Угличское водохранилища) создалась своя, совершенно определенная фауна паразитов, что связано как с определенными абиотическими факторами, так и с конкретными биологическими особенностями жизни водоема.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев Л. И. 1950. Формирование ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Сб. 1. Изменение видового состава ихтиофауны Верхней Волги в первые годы после образования водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 1.
- Денисов Л. И. и Мейснер Е. В. 1961. Иваньковское водохранилище. Изв. ГосНИОРХ, т. 50.
- Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. 1969. Структурные особенности и численность популяции сетка *Osmerus eperlanus morpha spirinchus* Pallas Рыбинского водохранилища. Вспр. ихтиол., т. 9, 3(56).
- Иванова М. Н., Пермитин И. Е., Половкова С. Н. 1970. Сезонные особенности распределения взрослого сетка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Вспр. ихтиол., т. 10, 5(64).
- Петрушевский Г. К. 1957. О заболевании рыб Белого озера. Изв. ГосНИОРХ, т. 42.
- Рылов В. М. 1940. Свободноживущие веслоногие ракообразные (Copepoda). В кн.: Жизнь пресных вод СССР, т. 1.
- Столяров В. П. 1954. Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Лен. общ-ва естествоиспыт., т. 72(4).
- Шульман Р. Е. и Чернышева Н. Б. 1969. Паразитофауна отдельных видов рыб озера Селигер. В кн.: Эколого-паразитологические исследования на оз. Селигер. Изд. Лен. Гос. Ун-та.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АЛЛЕРГИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ЗАМЕДЛЕННОГО ТИПА У РЫБ

к *Mycobacterium tuberculosis bovis* и *Trienophorus nodulosus*

Аллергические реакции замедленного типа, нашедшие широкое применение при диагностике ряда заразных заболеваний человека и животных (бруцеллез, туберкулез, токсоплазмоз, эхинококкоз и др.), в практике рыбоводства как метод выявления бактерио- и паразитоносителей среди рыб до сих пор не используются. Это, вероятно, связано со слабой изученностью аллергических реакций на рыбах, а имеющиеся сведения недостаточны для использования их на практике.

Существующие в литературе сведения по изучению аллергических реакций замедленного типа у рыб свидетельствуют о том, что этот вид иммунологической реакции имеется и у низших позвоночных (Куперман и Микряков, 1972; Тунгусова, 1972; Papermaster et al., 1964; и др.). Однако вопрос о закономерностях и особенностях проявления реакции гиперчувствительности замедленного типа у рыб следует считать неизученным. Экспериментальное исследование его было бы весьма важным для выявления рыб, являющихся носителями возбудителей заразных болезней.

Настоящая работа посвящена изучению особенностей проявления реакции гиперчувствительности замедленного типа у карпа (*Cyprinus carpio* L.) после иммунизации. Задача проводимых исследований — определение времени появления морфологических изменений на коже, размера реагирующего участка и срока их обратного рассасывания.

Опыты были поставлены на 65 карпах в возрасте 1+ и 2+. В качестве антигена использовались бактерии, вызывающие туберкулез крупного рогатого скота *Mycobacterium tuberculosis bovis* и ленточные черви *Trienophorus nodulosus*, являющиеся возбудителями тринофороза окуней *Perca fluviatilis* L. и щуки *Esox lucius* L. Туберкулезные палочки получены из Ленинградского научно-исследовательского института вакцин и сывороток — убитые. Вакцина для инъекций готовилась на основе вазелинового масла из расчета 3—5 млрд. микробных клеток в 1 мл масла.

Для получения антигена из паразитов использовались половозрелые черви *Trienophorus nodulosus*, выделенные из кишечника щуки *Esox lucius* L. Рыбного водохранилища. Антиген из ленточных червей получали путем экстрагирования их физиологическим раствором поваренной соли на холоде. Черви предварительно растирались в фарфоровой ступке до однородной массы в присутствии физиологического раствора 1:10. После этого суспензия помещалась в морозильную камеру на 20 минут при температуре —6°, а затем выдерживалась в течение 18 час. при температуре +4°. На следующий день она отцентрифугировалась при 2500 об/мин в течение 20 минут. Для приготовления вакцины использовалась надосадочная жидкость. Для этого одна часть надосадочной жидкости смешивалась с равным объемом вазелинового масла. Количество азота, входящего в состав вакцины из экстракта равнялось 16, а в вакцине из туберкулезных палочек — 20 мкг/мл.

Реакция аллергии замедленного типа изучалась на иммунизированных карпах после внутривенных инъекций гомологического аллергена в дозе 0.025 мл через 10, 30 и 60 дней от момента иммунизации рыб. Предварительная иммунизация карпов проводилась путем внутривенных инъекций по 0.3 мл вакцины на 100 г живого веса.

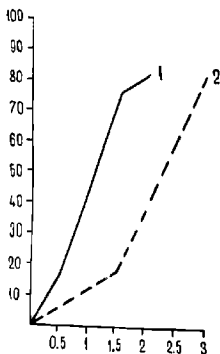
Внутривенная реакция аллергии оценивалась по скорости появления отчетливых морфологических изменений на коже от момента введения аллергена, по размеру реагирующего участка и по времени исчезновения видимых простым глазом изменений пораженных участков кожи. Размер появляющихся изменений кожи определялся путем измерения среднего диаметра видимого простым глазом деформированного участка кожи.

Все опытные рыбы были подразделены на две группы. К первой группе относили карпов, иммунизированных микобактериями туберкулеза, а ко второй — особей, иммунизированных вакциной из ленточных червей.

Результаты сравнительного исследования реакции аллергии у карпов к паразитарному и бактериальному антигенам показывают, что оба вида аллергена вызывают реакцию повышенной чувствительности замедленного типа. У опытных рыб после внутривенного введения аллергена наблюдались очаговые морфологические изменения, характеризующиеся гиперемией, припухлостью и пролиферацией. Скорость появляющихся изменений на коже и их размер, а также время их исчезновения зависят от времени сенсibilизации рыб от момента их иммунизации и вида аллергена.

У рыб 1-й группы, иммунизированных туберкулезными микобактериями, характерные для реакции аллергии изменения появляются быстрее, чем у рыб 2-й группы, иммунизированных паразитарным антигеном (см. рисунок). Через 30 дней максимальное число реагирующих особей в 1-й группе, как показано на кривых рисунка, приходится на первые сутки (около 46%), а во 2-й — на вторые сутки (около 33%). Кроме того, кривая, характеризующая время появления изменений на коже карпов 1-й группы, менее растянута во времени против аналогичной кривой 2-й группы рыб. Обнаруженная в опыте разница колеблется в пределах одних суток. Аналогичные результаты получены через 60 дней после иммунизации рыб.

Приведенные данные показывают, что по диаметру реагирующего участка кожи рыбы подразделяются на четыре категории (табл. 1): I



Время появления морфологических изменений на коже у карпов 1 и 2 группы

По оси ординат — число реагирующих рыб, % от общего числа исследуемых карпов; по оси абсцисс — дни.

Реакция тканей кожи на введение аллергена

Время сенсибилизации от начала опыта, дни	Количество рыб в опыте	Число реагирующих особей (в % общего числа опытных рыб по диаметру поражае- мого участка, мм)			
		0	1—2	3—5	свыше 6
10	Карпы 1 группы				
30	30	53.3	40.0	6.7	0
60	30	9.9	9.9	80.2	0
	30	6.7	10.0	83.3	0
10	Карпы 2 группы				
30	15	66.5	33.5	0	0
60	15	6.7	20.1	26.8	46.4
Контроль 1	15	6.7	13.4	20.1	59.8
Контроль 2	20	75.0	15.0	10.0	0
	20	60.0	35.0	5.0	0

Примечание. В контроле указаны результаты внутривенных инъекций вакцины интактным карпам. Контроль I — рыбы, получающие инъекции бактериального антигена, контроль II — инъекции вакцины из ленточных червей

категория рыб — особи, не отвечающие на введение аллергена реакцией аллергии; II категория — рыбы реагируют на введение аллергена очень слабо, размер поражаемого участка 1—2 мм; III категория — рыбы, имеющие размер воспалительного участка 3—5 мм; IV категория — реакция тканей кожи у этих карпов на введение аллергена очень сильная, размер появляющихся изменений более 6 мм.

Такое условное подразделение опытных рыб по категориям возможно только через 30 и 60 дней после сенсибилизации их гомологичным антигеном.

Сенсибилизация карпов через 10 дней после их иммунизации в условиях наших опытов менее эффективна, чем через 30 и 60 дней. Об этом свидетельствуют данные определения числа рефрактерных особей и размера поражаемого участка кожи опытных рыб. Если отрицательная реакция у карпов 1-й группы через 10 дней обнаружена у 53.3%, а у 2-й — 66.5%, то через 30 и 60 дней число рефрактерных особей обеих групп падает до 6 и 10%. Соответственно, наряду с уменьшением общего числа не реагирующих на введение аллергена рыб, увеличивается количество особей с ярко выраженной реакцией аллергии. Однако размер реагирующего на введение аллергена участка кожи у опытных рыб зависит от вида антигена. У рыб 1-й группы, иммунизированных микобактериями туберкулеза, максимальный размер реагирующего участка кожи колебался в пределах 3—5 мм, а у рыб 2-й группы, иммунизированных вакциной из ленточных червей, — свыше 6 мм. Поэтому карпы 1-й группы по размеру реагирующего на введение гомологичного аллергена видимыми изменениями кожи условно нами дифференцируются на три категории, тогда как рыбы 2-й группы — на четыре. Внутривенная инъекция интактным карпам аллергена обоих видов (табл. 1) не вызывает существенных изменений реактивности кожи. Обнаруженные изменения на коже контрольных рыб у незначительного числа особей были очень слабыми, их размеры колебались в основном от 1 до 2 мм. Введение же иммунным карпам обеих групп физиологического раствора поваренной соли не сопровождалось изменениями реактивности кожи рыб.

Исследование средней продолжительности реакции аллергии у опытных и контрольных рыб, свидетельствующее об обратимости происходящих изменений на коже, показывает, что процесс обратного рассасывания пораженных участков кожи у опытных рыб происходит гораздо дольше, чем у контрольных (табл. 2). Пораженные участки кожи у рыб 2-й группы, имеющие наибольшие размеры изменений кожи по сравнению с таковыми у рыб 1-й группы, рассасываются медленнее. Средняя продолжительность реакции аллергии у рыб, иммунизированных микобактериями туберкулеза, в два раза меньше (около 5.5 дней), чем у рыб, иммунизированных вакциной, полученной из ленточных червей (около 12.4 дней). Иными словами, из приведенных (табл. 1 и 2) данных видно, что процесс обратного рассасывания прямо пропорционален размеру воспалительного участка.

Таблица 2

Средняя продолжительность реакции аллергии
у опытных и контрольных рыб в днях

Группа рыб	Средняя арифметическая	Колебания
1	5.5—	3—10
2	12.4	5—26
Контроль	3.1	2—5

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенные данные свидетельствуют о способности карпов отвечать реакцией повышенной чувствительности замедленного типа на внутрикожное введение гомологического антигена иммунизированным особям. Оба вида антигена, имеющие различное происхождение, активизируют защитную реакцию карпов, в результате чего у опытных рыб при сенсibilизации изменяется реактивность тканей кожи, сопровождающаяся ее очаговыми обратимыми изменениями. Морфологические изменения, появляющиеся на коже рыб, как таковые у теплокровных животных характеризуются гиперемией, экссудацией и пролиферацией.

Однако реакция кожи на введение чужеродного белка по степени морфологических изменений, времени их появления и обратного рассасывания зависит от срока сенсibilизации рыб после их иммунизации и от вида антигена. Реакция аллергии у карпов, иммунизированных антигеном из ленточных червей, отличается от таковой у рыб, иммунизированных микобактериями туберкулеза, большим размером реагирующего участка кожи, более поздним сроком появления на коже морфологических изменений и длительным периодом процесса их обратного рассасывания. Данные, полученные нами на иммунизированных паразитарным антигеном рыбах, согласуются с обнаруженными изменениями реактивности кожи Папермейстером с соавторами (Papertmeister et al., 1964) на иммунизированных антигеном из *Ascaris lumbricoides* карликовых сомиков и ильной рыбе и В. И. Тунгусовой (1972) на карпах, инфицированных микобактериями туберкулеза птиц. Вполне вероятно, что антиген, полученный из паразитов, обладает более выраженным антигенным эффектом в силу более сложной и высокой организации ленточных червей по сравнению с бактериями. Слабая или незначительная реакция кожи на вве-

дение антигена, обнаруженная у обеих групп опытных рыб через 10 дней, по-видимому, обусловлена латентным периодом процесса иммунологической перестройки организма рыб после их иммунизации. Это предположение хорошо согласуется с результатами опытов В. Л. Владимирова (1971), полученными на карпах. Автор указывает, что в индуктивный период антителиобразования после подкожного введения аллергена иммунизированным *D. vastator* карпам никаких явлений аллергии не обнаружено. С повышением уровня образующихся антител в организме рыб реакция тканей кожи приобретает четкий для реакции аллергии характер. И, наоборот, с падением титра антител и исчезновением их в организме рыб аллергические реакции проявляются слабее. Однако сроки проведенных исследований за реакцией аллергии после иммунизации рыб в связи с изменением динамики антителиобразования автор не указывает.

Едва заметные морфологические изменения кожи, обнаруженные нами у незначительного числа контрольных рыб, по-видимому, связаны с естественной реактивностью рыб.

Резюмируя полученные на карпах данные по изучению реакции гиперчувствительности замедленного типа, можно констатировать следующее: рыбы на введение чужеродного белка различного происхождения отвечают аналогичными морфологическими изменениями кожи. Степень и характер этих изменений, характеризующие иммунологическую реакцию рыб, зависят от происхождения антигена.

ЛИТЕРАТУРА

- Владимиров В. Л. 1971. Иммуитет рыб при дактилогирозе. Паразитол., 5.
Куперман Б. И., Микряков В. Р. 1972. О реакции гиперчувствительности замедленного типа у карпа к паразитарному антигену *Triaenophorus nodulosus*. Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР, 13.
Тунгусова В. И. 1972. Аллергические реакции на туберкулин у рыб. Тез. докл. 1-го Всесоюз. симпозиума по инфекционным болезням рыб, М.
Papermaster B. W., Condie R. T., Finstag J., Good R. A. 1964. Evolution of immune response. I. The phylogenetic development of adaptive immunologic responsiveness in vertebrates. J. Exptl. Med. 119, no 1.

О ПРИМЕНЕНИИ ЭХОЛОТА «ЯЗЬ» ДЛЯ ОБНАРУЖЕНИЯ СКОПЛЕНИЙ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Применению гидроакустической аппаратуры во внутренних водоемах долгое время препятствовало отсутствие специальной аппаратуры. Приборы, используемые в морях и океанах, по своим техническим и конструктивным данным не могли найти широкого применения во внутренних водоемах. Создание отечественных приборов «Окунь», «Судак», «Язь» позволило начать научно-исследовательские работы, цель которых — определение численности популяции рыб, их распределение по сезонам в водоеме, миграций, поведения и ряда других вопросов на более высоком уровне. Но прежде чем использовать эхолот для этого вида исследований, необходимо научиться точно распознавать различные виды рыб по эхозаписям. До тех пор, пока не будет преодолена эта трудность, данные эхолотных исследований могут быть приписаны любому виду рыбы. Поэтому детальное биологическое изучение, знание поведения не могут быть подменены данными, которые дает эхолот, с другой стороны, путем систематически повторяющихся в течение года съемок с помощью эхолота можно проследить за перемещением скоплений рыбы, составляющих промысловое стадо, и установить пути их перемещений. Эти съемки позволяют определить реакцию рыб в скоплениях при определенном физиологическом состоянии на изменяющиеся суточные и годичные факторы внешней среды: температуру, освещенность, силу и направление ветра, состояние кормовой базы и т. д.

Для получения объективной информации по расшифровке эхограмм необходимо также хорошо знать техническую характеристику эхолота: рабочую частоту, число посылок, диаграмму направленности, разрешающую способность, дальность обнаружения объектов и т. д. Причем, некоторые из этих параметров требуют экспериментального исследования в силу специфичности их для каждого эхолота, а также для оценки точности регистрации обитателей водохранилищ.

Приступая к эхометрическим съемкам на Рыбинском водохранилище, мы выбрали аппарат, который выпускается отечественной промышленностью и максимально удовлетворяет нас своими техническими характеристиками, специфичным условиям работы на малых глубинах в водохранилищах и возможностью успешной работы его с любых судов, в том числе с лодок. Таким аппаратом является малогабаритный, переносной с автономным питанием рыбопоисковый эхолот «Язь».

Сравнительно высокая рабочая частота импульсов (85 ± 5 кГц), большое число посылок в минуту (281.25 ± 14), широкая диаграмма на-

правленности приемноизлучающей системы ($34^{\circ} \pm 7^{\circ}$) при уровне усиления 0,7, разрешающая способность (не хуже 50 см) и пьезокерамическая сдвигвибраторная приемноизлучающая система позволяющая успешно проводить исследовательские работы на мелководных участках водохранилищ (до 5 м), обнаруживать и четко регистрировать одиночных рыб размером от 10 см и выше на глубине 10—12 м, а также отмечать придонные скопления рыб. Этот эхолот позволил нам в условиях Рыбинского водохранилища провести целый ряд наблюдений за распределением, перемещением и поведением таких стайных рыб как снеток и синоп. В настоящее время они ведутся систематически. Эхолот стал надежным инструментом в руках исследователей, занимающихся изучением биологии рыб.

Как уже отмечалось выше, для объективной оценки получаемой с помощью эхолота информации необходимо более надежное знание закономерностей происхождения регистрируемых импульсов. А это, в свою очередь, определяется электротехническими и физическими показателями аппаратуры, а также биологическими и акустическими характеристиками объекта регистрации, т. е. необходимо было определить дальность обнаружения разноразмерных рыб, зону регистрации прибора, оптимальный, с точки зрения помехозащищенности, режим работы эхолота, уровень усиления, скорость движения судна, скорость протяжки бумаги на самописце и истинную разрешающую способность прибора.

Экспериментальное решение этих вопросов безусловно необходимо для успешной расписфровки эхограмм и рациональной организации полевых работ.

Определение максимальной дальности обнаружения отдельных видов рыб при оптимальном усилении, обеспечивающем помехоустойчивую запись, производилось на стоянке при полном отсутствии течения воды путем опускания экземпляра снулой рыбы на капроновой жилке малого диаметра с грузом на конце и гирлянда рыб, состоящей из разноразмерных особей нескольких видов. Расстояние между грузом и рыбой, а также между отдельными рыбами в гирлянде было в 2—4 раза больше, чем разрешающая способность эхолота по вертикали. Это обеспечивало четкую раздельную запись отраженных импульсов от каждой рыбы. Было установлено, что лещи размером 30 см и окуни 18 см могут четко регистрироваться на эхограмме на глубине выше 20 м при уровне усиления 0,8. Отдельный экземпляр снетка размером 10 см регистрируется на эхограмме до 8 м при уровне усиления 0,8 и до 10 м при уровне усиления 0,9, но последний режим очень редко применяется при практических исследованиях вследствие появления помехи, следующей от нулевой отметки и до глубины 4—6 м шкалы отсчета эхолота. Эта помеха является специфичной для данного типа эхолота и устранение ее невозможно.

Разрешающая способность эхолота определяет кратчайшее расстояние между двумя объектами в направлении распространения ультразвукового импульса, при котором эти объекты регистрируются раздельно. Теоретически она определяется половиной произведения скорости распространения звука (c) в воде на величину длительности ультразвуковых колебаний τ , т. е. $g = \frac{c \cdot \tau}{2}$; для эхолота «Язь» с длительностью импульса $\tau = 0,3$ мсек составляет 0,225 м. Однако опытная проверка показала, что практически эта величина составляет не менее 0,40 м. Следует отметить, что при регистрации рыб у дна эта величина варьирует в зависимости от глубины, положения рыбы в зоне облучения относительно генерального направления распространения ультразвукового сигнала, а также от свойств грунта (наличие ила, коряг, неровностей дна и т. д.). По

нашим данным, раздельная регистрация рыбы и дна может быть осуществлена при отношении пути сигнала до рыбы к пути, пройденному сигналом до дна не более 0.9 для глубины до 20 м и не более 0.95 для глубин выше 20 м при уровне усиления 0.8.

Зона регистрации определяется диаграммой направленности гидроакустического рыбопоискового прибора. Использование широкого потока звуковых лучей дает экзозапись большего числа объектов, нежели при узком потоке, вследствие увеличения района поиска. При работе на малых глубинах эхолоты с узконаправленной диаграммой вообще не применимы. Эхолот «Язь» имеет угол при вершине диаграммы направленности $34^\circ \pm 7^\circ$ при уровне усиления 0.7. Опытная проверка показала, что эта величина близка к действительной при уровне усиления 0.8. А. А. Ганьков (1970) предлагает для определения зоны регистрации пользоваться формулой:

$$D = 2\sqrt{H_1^2 - H^2}$$

где H — определенное по эхограмме расстояние от приемноизлучающей системы до рыбы при нахождении ее на оси диаграммы направленности (глубина погружения рыбы и расстояние между ними H_1 в момент начала регистрации рыбы боковыми лучами зоны). При большом количестве поставленных опытов, указанный способ безусловно повышает точность определения величины зоны регистрации для любой глубины нахождения объекта регистрации.

Не менее важный вопрос, определяющий качество и характер записи, — выбор оптимальной скорости хода судна. Необходимо учесть тот факт, что во внутренних водоемах обитатели пелагиали, которые и являются в основном объектом исследований с помощью эхолота, встречаются чаще всего в горизонте 5—15 м, где диаметр зоны регистрации составляет 3—7 м. Обнаружение объектов на такой глубине даже при сравнительно широкой диаграмме направленности эхолота «Язь», высокой частоте посылок и рабочей частоте (по сравнению с другими эхолотами) возможно лишь на ограниченных скоростях движения (до 1.0—1.5 м/сек), что безусловно влияет на скорость обследования. Кроме того, при различных скоростях претерпевает существенные изменения и характер записи. При скорости поиска $V = 2$ узла (1 м/сек.), рыба будет находиться в зоне регистрации 4—6 сек. За это время эхолот 20 раз излучает импульсы и принимает отраженные сигналы, а бумага протягивается на $0.15 \text{ мм/сек} \cdot 5 \text{ сек} = 0.75 \text{ мм}$. Таким образом, запись крупных одиночных рыб на эхограмме будет иметь вид «галочек» шириной 0.75 мм с острой ярко фиксируемой вершиной, которые нетрудно отличить от помех или мелкой рыбы. Похожую запись можно получить и от небольшой стайки мелких рыб, находящихся друг от друга на расстоянии меньшем, чем разрешающая способность прибора, и занимающих площадь значительно меньшую диаметра зоны регистрации.

При увеличении скорости движения судна до 4 узлов (2 м/сек.) эхолот в течение 2 сек. 10 раз регистрирует эхо от рыбы, а бумага протягивается на 0.35 мм. В этом случае концы «галочек» почти сливаются и рыба изображается в виде небольшой заостренной черточки. Уменьшение размера рыбы или увеличение скорости хода судна преобразует запись рыбы в виде штрихов, а на меньших глубинах в виде точек, которые бывает трудно отличить от помех, возникающих вследствие широкой полосы пропускания прибора. Малая помехоустойчивость — существенный недостаток эхолота «Язь».

Проведение стандартного комплекса отработки основных характеристик эхолота и получение типовых экзозаписей рыб различных видов и

концентраций, характерных для Рыбинского водохранилища, позволило более качественно проводить исследовательскую работу по изучению закономерностей распределения, определению относительной численности и плотности скоплений таких массовых обитателей пелагиали Рыбинского водохранилища, как снеток и синец, а также выявить их реакцию на изменение некоторых биотических и абиотических факторов среды.

Мы проводили эхолотные съемки при изучении распределения синца и снетка в Рыбинском водохранилище и Белом озере в 1970 и 1971 гг. Эхолотные съемки, составляющие основу работ, дополнялись контрольными тралениями, биологическим анализом рыб, а также сбором гидробиологических, гидрологических и метеорологических данных. Такие съемки повторялись через известные промежутки времени по определенной схеме. При работе на скоплениях рыб проводились суточные станции, цель которых—определение поведения их при различных режимах освещенности. Приступая к этой работе, мы сразу столкнулись с трудностью определения по эхограмме скоплений снетка и синца, но в дальнейшем было установлено, что различия в характере записи существуют. Один из основных показателей—горизонт обитания. Синец, как правило, держится на 2—3 м ниже снетка, где обитают более крупные планктонные формы, над руслом встречается чаще и характер записи по плотности несколько иной. Опыт показал, что форма записи в виде «галочек» или «кометоподобная» появляются на эхограмме чаще при регистрации косяка мелкой рыбы, размеры которого малы по сравнению с диаметром зоны облучения, или от отдельной сравнительно крупной рыбы. Кроме того, установлено, что сигнал определенной силы может происходить от большого числа небольших рыб или от малого числа больших рыб. Запись сигналов от снетка часто бывает темнее, чем от синца, т. е. данный сильный сигнал приходил от небольших по размеру рыб, поэтому весьма вероятно, что косяки снетка более плотные, чем косяки синца (рис. 1). Контрольные обловы скоплений всегда подтверждали это положение. На пер-

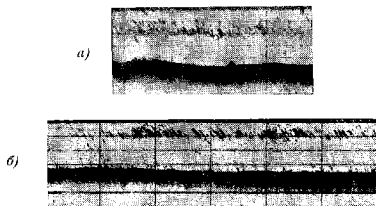


Рис. 1. Характерные записи скоплений синца (а) и снетка (б) в период пагула
Скорость судна 1 м/сек, скорость протяжки бумаги 0,52 м/час

вом этапе исследований основное внимание уделялось изучению закономерностей формирования скоплений снетка. Снеток, начиная с момента стаеобразования (июнь), записывается сравнительно четкой неширокой по горизонту полосой (рис. 2, а), иногда прерывной или в виде отдельных близко расположенных друг от друга штрихов, распределяется пятнами значительных размеров (500—800 м) в поперечнике, держится днем в узком, не более 3 м, слое воды в 2—3 м от поверхности. Чутко реагирует на внешние раздражители (шум работающего двигателя, винтов и т. д.,

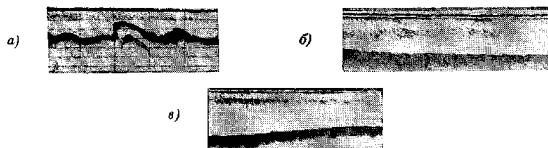


Рис. 2. Записи скоплений сетка в нагульный период

а — июнь, б — июль — август, в — сентябрь — октябрь

но в это время, как впрочем в течение всего нагульного периода, сетку свойственны вертикальные и горизонтальные миграции. Последние совершаются с поймы на русло при уменьшении уровня освещенности и с наступлением темноты. Находясь полностью над руслом, сеток совершает вертикальные миграции, опускаясь на глубину до 7—10 м, и рассеивается в толще воды. Средний улов сетка на «промысловое» усилие (10 мин. траления 12-метровым мальковым тралом) составляет 600—700 экз., что соответствует средней плотности в скоплениях—0.4—0.5 Р/м³.

Позднее в период интенсивного нагула (июль — август) запись сетка на эхограмме меняется (рис. 2, б). Полоса становится более широкой и темной, что указывает на повышение плотности скопления, что подтверждается и контрольным обловом. За 10 мин. траления мальковым тралом улов составлял 3500—4500 шт., что соответствует плотности 2.0—2.5 Р/м³, максимальный улов достигал 15000 шт., — 10 Р/м³. Протяженность скоплений увеличивается до 2—5 км и более. Колебания в уловах и плотностях происходят за счет распределения рыб в скоплениях (Иванова и др., 1970). Изменяется и горизонт обитания. Днем сеток держится слоем 4—5 м, занимая горизонт в 5—7 м от поверхности. Он чутко реагирует на изменение освещенности. Местные перемещения по-прежнему сохраняются. В конце августа в скоплениях сетка появляется молодь других видов рыб, в основном окунь, судак, чехонь, плотва — до 10% местами, в устьях рек до 25% от общего улова.

К концу нагульного периода (октябрь — ноябрь) (рис. 2, в) эхограмма сетка напоминает весенне-летнюю. Плотность рыб в скоплении резко снижается, на что указывают и опытные траловые уловы, количество экземпляров за 10 мин. траления снижается до 300 шт., что соответствует средней плотности 0.2 Р/м³ на открытых участках плёсов. В устьях рек эта величина несколько выше. Возрастная структура скоплений значительно изменяется. В это время особи старших возрастных групп мигрируют в реки к местам зимовок и нереста. Младшие возрастные группы частично остаются зимовать в открытых частях водохранилища на местах летнего нагула.

Интересный метод, дающий, по нашему мнению, представление о динамике поведения стаи, — метод эхолотных разрезов. Суть этого метода заключается в следующем. Отыскав с помощью эхолота скопление рыб на сравнительно узких участках рек или с помощью навигационных приборов на открытых участках плесов, намечают район съемки (квадрат), который наносится на карту-планшет.

Затем производится эхолотная съемка в продольном и поперечном направлениях (разрезы). Количество разрезов определяется исследователем и зависит в большей степени от плотности и распределения стаи в квадрате, характеристик рельефа дна, протяженности участка и ряда других факторов. Одно из основных преимуществ эхолота при проведе-

нии подобных работ — быстрота, поэтому чрезмерно увеличивать исследуемый квадрат не следует, так как это увеличит время съемки и может исказить общую картину суточного распределения рыб в стае. Разовая съемка квадрата должна занимать не более 2—3 час. при параллельной съемке параметров среды (температуры, освещенности, планктона и др.). Кроме того, для объективной оценки плотности стаи необходимы контрольные траловые обловы.

Считаем целесообразным ограничить площадь исследуемого квадрата до 3—4 км². Обработка материала заключается в определении плотности стаи (Р/м³) для различных точек квадрата, подсчете средней относительной численности рыб в стае, определении горизонта обитания стаи, ее распределение в квадрате. Данные наносятся на батиметрический план квадрата. Нам представляется, что этот метод позволит подойти к вопросу определения численности и ее динамики некоторых массовых видов рыб, обитателей пелагиали Рыбинского водохранилища. Нам проведена такая съемка в сентябре 1970 г. в р. Мологе в районе о-ва Первомайки от устья р. Терехи до траверза южного конца острова. Время съемки 7—8 час. утра, 13—14 час. и 19—20 час. На километровом участке русла выполнен один продольный разрез и 8 поперечных на расстоянии друг от друга 125 м, от правого склона берега на левый с выходом на пойму. Скорость перемещения судна при съемке не превышала 1 м/сек, т. е. 3.6 км/час.

Анализ эхограмм дает некоторое представление о вертикальном и горизонтальном распределении стаи и его динамике. Например, нами отмечено, что утром в 7—8 час. снеток держится в узком 3-метровом слое и, как правило, над максимальными глубинами русла, повторяя рельеф дна, и чутко реагирует на изменение глубины. Занимая 3-метровый слой в 4 м от поверхности часть скопления опускается до 7 м над впадиной (рис. 3). Съемка, выполненная в 14—15 час., показала, что

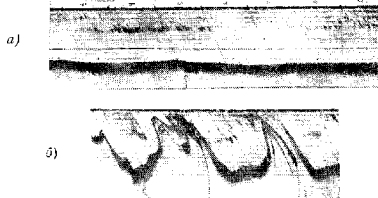


Рис. 3. Эхолотные разрезы на участке плеса р. Молога, выполненные в 7—8 час.
а — продольный разрез; б — поперечный

скопление держится более разреженно, занимая по толще слой до 5 м, менее ярко отражая рельеф дна (рис. 4). Кроме того, поперечные разрезы показали, что наибольшие скопления снетка располагаются у левого более крутого склона русла и лишь единичные экземпляры — над максимальными глубинами. При этом изменился и горизонт обитания. Верхняя граница скопления располагается теперь в 2—3 м от поверхности, а нижняя — в 6—8 м от поверхности. Есть все основания считать, что в это время снеток питается, т. е. подобное распределение свойственно кормовым скоплениям. Некоторые авторы (Иванова и др., 1970) указывают на то, что при питании снеток предпочитает держаться на склоне

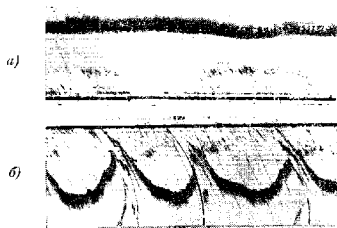


Рис. 4. Эхолотные разрезы на участке плеса р. Мологи, выполненные в 14—15 час.
а — продольный разрез; б — поперечные

русел, где происходит аккумуляция кормовых организмов. Кроме того, по данным С. Н. Половковой (1970), в это время года максимум пищевой активности наблюдается в 12—15 час. Сам процесс питания растянут и длится в течение всего светового дня, поэтому картина распределения практически не меняется. Изменения связаны с резким падением уровня освещенности. Съемка, выполненная в 19—20 час., показала, что распределение снетка в это время несколько напоминает утреннее (рис. 5). Скопление располагается над максимальными глубинами в 2-метровом слое воды, но этот слой находится у самой поверхности, в 1—2 м от нее.



Рис. 5. Эхолотные разрезы на участке плеса р. Мологи, выполненные в 19—20 час.
а — продольный разрез; б — поперечные

Выявив таким образом основные закономерности формирования скоплений снетка и условия его обитания, мы приступили к детальному анализу распределения его популяции в Рыбинском водохранилище, численности снетка и степени устойчивости скоплений и т. д. Съемка, проводившаяся по определенной схеме в течение всего нагульного периода, показала, что в водохранилище существуют 3 четко выраженные скопления, различающиеся между собой по размерно-возрастным признакам, образу жизни, поведению и рядом других признаков. Применение гидроакустической рыбопоисковой аппаратуры позволило сравнительно быстро отыскать места нагула снетка в водохранилище, оконтурить скопления его, выявить места наибольшей концентрации, определить численность рыб в скоплениях. Результаты исследований позволили рекомендовать промышленности освоение снетка. Опытнo-промышленный прицельный лов снетка пелагическим тралом с применением гидроакустической рыбопоисковой аппаратуры показал высокую эффек-

тивность рыбохозяйственного использования этого вида рыбы. Средний улов за 1 час траления составил 400 кг, максимальный достигал 900 кг (рис. 6). Применение эхолотов во внутренних водоемах позволит рационально и научно обоснованно решать многие рыбохозяйственные задачи.



Рис. 6. Запись пагульного скопления сетка в Шекснинском плесе
Улов 19-метровым мелкоячейным тралом за 1 час траления 900 кг

ЛИТЕРАТУРА

Ганьков А. А. 1970. Использование гидроакустических рыбопоисковых приборов в мелководных водоемах. Мурманск.

Ивазова М. Н., Половкова С. Н., Пермитин И. Е. 1970. Сезонные особенности распределения взрослого сетка в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Вопросы ихтиологии, том 10, вып. 5(64).

Половкова С. Н. 1970. Состав личи и суточные вертикальные миграции сетка. Бюлл. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, № 6.

МЕТОД ИЗГОТОВЛЕНИЯ ПРЕПАРАТОВ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКИХ СНИМКОВ БАКТЕРИЙ ИЗ ВОДЫ И ОЗЕРНОГО ИЛА

Методы световой микроскопии, в том числе фазово-контрастной и аноптральной, основаны на использовании видимой части спектра света, в среднем около 550 мкм. Отсюда максимальная разрешающая способность, которая может быть получена при помощи светового микроскопа, не превышает 0.2 мкм. Иными словами, все объекты менее 0.2 мкм в световой микроскоп не видимы.

Электронная микроскопия основана на применении пучка электронных лучей с длиной волны около 0.005 мкм. Так как разрешающая способность микроскопических устройств увеличивается с уменьшением длины волны источника света, то у электронного микроскопа она достигает 2—5 Å или 0.0002—0.0005 мкм, т. е. дает возможность рассмотреть структуры почти в 1000 раз более мелкие, чем те, которые видимы в световом микроскопе.

Для исследования биологических объектов под электронным микроскопом обычно используются увеличения в 10.000—50.000 раз. Если нужно, дальнейшее увеличение уже производится при фотоувеличении с электронных негативов.

Применение электронной техники к изучению микрофлоры озер сразу показало наличие целого мира микроорганизмов, невидимых в световом микроскопе (Бирюзова и др., 1963; Никитин, 1964; Никитин и Кузнецов, 1967).

ИЗГОТОВЛЕНИЕ ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ ИЗ ВОДЫ

1. Пробы воды отбираются батометром и выливаются в чисто вымытую посуду. Изготовление самого препарата для микроскопирования следует делать в тот же день.

2. Подготовка естественной воды для изготовления электронных препаратов имеет большое значение. Естественные воды часто бывают сильно загрязнены всякими посторонними частицами минерального и органического происхождения, создающими мутность, и поэтому препараты получаются негодные для просмотра под электронным микроскопом. Вследствие этого озерную воду сначала следует фильтровать через мембранный фильтр № 6 с порами в 7—10 мкм, затем 10 мл полученного фильтрата сгустить до 1 мл при пропускании через мембранный фильтр № 1 с порами в 0.1 мкм. Сконцентрировать микроорганизмы из воды

можно также центрифугируя воду в течение 30 мин, со скоростью 15 тыс. об/мин. Такие концентрированные суспензии бактерий из естественных вод уже можно использовать для изготовления препаратов.

3. Техника изготовления электронномикроскопических препаратов резко отличается от той, что применяется в световой микроскопии. Это обуславливается тем, что подложка, на которую наносится исследуемый объект, должна быть прозрачной для пучка электронных лучей. Такие подложки обычно изготавливаются из коллодия или формвара, имеют толщину 10—15 мкм и помещаются на медные сеточки диаметром около 3 мм в зависимости от марки электронного микроскопа. Сама техника изготовления препаратов состоит в следующем. На дно чашки Петри помещается ряд медных сеточек, которые предварительно очищаются кипячением в 10%-м растворе аммиака с последующим тщательным ополаскиванием водой. Можно очищать сетки, погружая их на 1—2 мин в концентрированную соляную кислоту и далее отмывать водой. Для удобства спуска воды из чашки у ее дна впаивается отводная стеклянная трубочка (рис. 1), на нее надевается каучуковая, которая зажимается

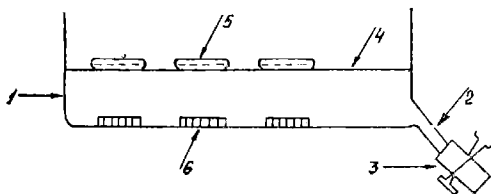


Рис. 1. Нанесение бактериальной суспензии на сеточку для электронного микроскопа.

1 — чашка Петри, 2 — впаиваемая в нее отводная трубка, 3 — зажим Мора, 4 — пленочка из коллодия на поверхности воды, 5 — капля бактериальной суспензии, 6 — металлическая сетка.

морковским зажимом. Чашка заполняется дистиллированной водой, и на ее поверхность наносится пастеровской пипеткой 1 капелька смеси 1%-го раствора коллодия в амилацетате. Коллодий обычно получается из фотопленки, отмытой в горячей воде от эмульсии. Перед изготовлением раствора его тщательно высушивают, доводя до постоянного веса. Капля растекается, и на поверхности воды образуется тончайшая пленка из коллодия. На эту пленочку, точно над сетками (как показано на рис. 1) наносят капельки бактериальной суспензии и оставляют при 28° от 17 до 24 час. При этом происходит диализ, из капли через пленку уходят в биодистиллированную воду все соли, мешающие получению хорошего электронномикроскопического изображения бактериальных организмов. Для фиксации микроорганизмов применяют формалин: полоску фильтровальной бумаги, смоченную формалином, накладывают на внутреннюю поверхность чашки Петри, в которой проводят диализ. По окончании диализа зажим на боковом отростке открывается, дистиллированная вода из чашки вытекает, подложка из коллодия оседает на дно чашки, а капли на подложке попадают как раз на медные сеточки. После под-

сыхания каплей сеточки вместе с осевшей на них подложкой осторожно вынимают из чашки Петри.

В случае присутствия в воде большого количества органических веществ или закисного железа, или сероводорода, оседающих на пленке при окислении и создающих темный фон, лучше вести процесс изготовления препаратов в 2 стадии.

а) На дно обычной чашки Петри помещают предварительно очищенные сеточки, заливают водой, на поверхность воды наносят капельку коллодия, через 10 минут осторожно при помощи пипетки из чашки Петри воду отсасывают. Тогда коллодиевая пленка, чистая от бактерий, опускается на сеточки, подсушивается и сеточки с чистой подложкой помещаются в держатель. Для укрепления коллодиевой пленки ее целесообразно напылять углеродом. б) Чашка Петри заполняется биодистиллированной водой, и туда же вносят каплю раствора коллодия. Через 20—30 мин. на поверхности образовавшейся пленки наносят каплю бактериальной суспензии, которые подвергаются диализу от 17 до 24 часов.

Далее стерильной мастеровской пипеткой после осторожного взмучивания диализованной капли берутся небольшие образцы и напояются на сетки с подложкой, подготовленные вышеуказанным способом. При этом способе капельки подсыхают на готовых сеточках. В том и другом способе изготовления препарата есть свои преимущества.

4. При незначительной толщине бактериальные объекты могут быть слишком прозрачны для пучка электронов. Поэтому существует ряд методов осаждения тончайшего слоя металла на поверхности бактериального организма, чтобы сделать его более контрастным для пучка электронов. Остановимся на двух, принципиально разных методах оттенения препарата.

а) Метод напыления (рис. 2) заключается в том, что препараты помещают под колпак, из-под которого выкачивается воздух до 10^{-5} мм рт. ст. Под колпаком имеется вольфрамовая спиральная нить, которая нагревается до 1500° . Внутри спирали помещается испаряемый металл в виде порошка или гранул. (Для этого используется хром, платина, золото и т. п.). Нить нагревается электрическим током и при соответствующей температуре металла испаряется, атомы его разлетаются равномерно во все стороны. Если на их пути поместить на несколько секунд объект под углом в $15-20^{\circ}$, то на его поверхности (рис. 2) осядет слой металла разной толщины (Никитин, и др., 1966).

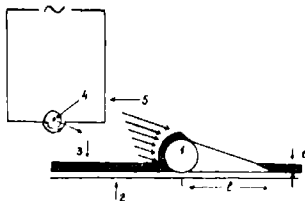


Рис. 2. Схема напыления тончайшего слоя металла на бактериальную клетку.

1 — бактериальная клетка, 2 — коллодиевая пленка, 3 — слой напыленного металла, 4 — гранула испаряемого металла, 5 — вольфрамовая нить, нагревающаяся до 1500° . l — длина тени, образующейся за бактериальной клеткой. Стрелки показывают направление полета частиц напыляемого металла.

На поверхности объекта, расположенной перпендикулярно к направлению полета частиц, осаждается наиболее толстый слой металла. В тех местах, где объект экранирует полет пучка частиц металла, образуются тени (Бирюзова и др., 1963). Вследствие того, что разные части объекта по-разному воспринимают пары металла, толщина его осаждения различна, а это в свою очередь повышает контрастность изображения.

6. Существуют 2 способа контрастирования препарата солями тяжелых металлов — негативный и позитивный с помощью ФВК (фосфорно-вольфрамовой кислоты). Первый состоит в том, что на сеточку с подсыхшей каплей воды наносится капля 1%-го раствора ФВК при $pH=7.2$. Спустя 1—4 сек. капля красителя удаляется фильтровальной бумагой и сетка подсушивается. При таком способе контрастирования соли ФВК оседают на пленку, а выступающие над ней объекты остаются светлыми. Этим способом особенно удобно оттенять поверхностные структуры микроорганизмов. Позитивный способ заключается в том, что при кислом $pH=3.4$ или 1.7 соли ФВК химически связываются с белковыми структурами клетки, повышая их контрастность. Фон остается белым. При этом капля 1%-го раствора ФВК при $pH=1.7$ наносится на 2—4 сек. на сетку с препаратом и затем быстро подсушивается путем помещения пленки вниз на фильтровальную бумагу. Фон остается в этом случае светлым, контрастные выглядят белковые структуры. Поскольку при $pH=1.7$ ФВК может разрушить некоторые структуры клеток, можно использовать для позитивной окраски 1%-ю ФВК при $pH=7.2$ как при негативном способе окраски, с той разницей, что спустя 5—10 сек. после нанесения ФВК, сетки с пленкой дважды тщательно по 4—5 сек. отмываются в дистиллированной воде. В этом случае фон остается светлым, а ФВК контрастирует объекты. В качестве такой промывки можно употребить уранилацетат, соли свинца, осмиевую кислоту и т. п. Контрастность бактериальных препаратов, обработанных таким образом, значительно повышается.

5. Изготовление препаратов из высоко концентрированных рассолов заключается в следующем. В некоторых случаях, когда имеют дело с водами большой солености, при диализе суспензии бактерий, подготовляемой для изготовления препарата, галофильные бактерии очень сильно деформируются или вообще лопаются. В этих случаях для приготовления препаратов пригоден метод «теплого приклепления» бактерий к коллоидной пленке, разработанный С. Б. Стефановым (1962). Капля исследуемой жидкости без какой-либо очистки вносится в кювету из алюминиевой фольги. На каплю кладут предметную сетку с пленкой подложкой вниз, чтобы она плавала на поверхности исследуемой капли. Кювету с каплей переносят в сосуд с водой, нагретый до 50—55°, так, чтобы кювета плавала на поверхности. При этом кювета, капля жидкости, содержащей исследуемые бактерии, и плавающая на ней сетка с пленкой нагреваются до указанной температуры. Однако нагревание пленки идет слабее, так как она одновременно охлаждается комнатным воздухом. Причем часть бактерий прикрепляется к коллоидной пленке на сетке. Через 2—4 мин. в зависимости от характера объекта исследования сетку снимают с капли и, не промывая, мокрой стороной кладут на стопку фильтровальных бумажек. Бумага мгновенно отсасывает всю жидкость с поверхности пленки. Исследуемые бактерии, прикрепившиеся к пленке, остаются на чистом фоне пленки. Для контрастирования можно применять 1%-й раствор фосфорно-вольфрамовой кислоты с $pH=1.7$. Капля этого раствора наносится на пленку сразу после снятия ее с тепловой ванны и через 1—2 сек. сетка кладется на фильтровальную бумажку, как описано выше.

6. Метод адсорбции на сетке заключается в следующем. Маршалл с соавторами (Marschall et al., 1971) при изготовлении бактериальных препаратов для электронного микроскопа из воды использовали свойство бактерий адсорбироваться на твердых субстратах. Для этого металлические сетки, покрытые формзаровой пленкой, помещают на 1 час в воду, взятую из водоема в чистую посуду. Опыт показал, что более густые препараты получаются, если экспозиция сеток длится не менее суток. При этом происходит не только адсорбция бактерий, но и бактериальное обрастание формзаровой пленки. По прошествии времени экспозиции сеточки споласкивают дистиллированной водой, несколько минут фиксируют 2.5%-м раствором формалина, вновь споласкивают и высушивают.

Контрастирование препарата производят, опуская сетки в 2%-й раствор уранилацетата на 2—3 часа.

ИЗГОТОВЛЕНИЕ ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ ИЗ ИЛА

1. Пробы ила отбираются стратометром или дночерпателем и переводятся из середины монолита ила в стеклянную стерильную трубку. Последняя диаметром около 10 мм и длиной 15—25 см с двумя ватными пробками стерилизуется сухим жаром. Подходящие к ней по диаметру две резиновые пробки стерилизуются отдельно в автоклаве. Кроме того, заготавливается одна резиновая пробка, диаметр которой соответствует диаметру стеклянной трубочки.

Монолит ила в стратометрической трубке (рис. 3) поршнем подвигается к ее верхнему концу. Из стерильной стеклянной трубочки ватные пробки удаляются, в верхний конец ее вставляется пробка с резиновой

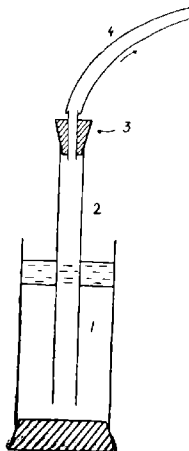


Рис. 3. Асептический отбор образца ила из стратометра в стеклянную трубку.

1 — монолит ила в стратометре, 2 — стеклянная трубка, 3 — резиновая пробка с трубочкой, 4 — каучуковая трубка

трубкой длиной 20—30 см. Противоположный открытый конец стеклянной трубки постепенно вводится в монолит ила так, чтобы поверхность ила в стеклянной трубке в монолите оставалась на одном уровне (рис. 3). Этому способствуют, вытягивая воздух ртом из верхней части стеклянной трубки, пользуясь каучуковой трубкой. Таким образом, отбирается асептически образец исследуемого ила ненарушенной структуры. После этого трубку вынимают из монолита ила и затыкают с обеих сто-

рон стерильными резиновыми пробками. В таком виде образец ила может храниться несколько дней в холодильнике.

При отборе проб для анализа резиновые пробки из стеклянной трубки вынимаются, с нижней стороны в стеклянную трубку вводится поршневая пробка, затем весь монолитик ила постепенно при помощи стеклянной палочки проталкивается к противоположному концу трубки (рис. 4).

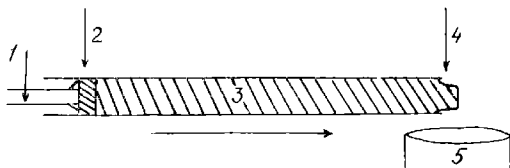


Рис. 4. Отбор проб ила для анализа.

1 — стеклянная палочка, 2 — поршневая пробка, 3 — образец ила с ненарушенной структурой, 4 — место отделения образца ила для анализа, 5 — стерильное стекло, на котором взвешивается образец ила.

Понемногу выталкивая монолит из стеклянной трубки, можно взять образец для анализа с любой глубины от поверхности ила.

2. Подготовка суспензии ила для изготовления препарата состоит в следующем. Образец ила смешивается в отношении 1:10 с 0.0004 N раствором NaOH и встряхивается 10 мин. на магнитной мешалке. После 5 мин. отстаивания верхний слой жидкости используется для изготовления электронномикроскопических препаратов.

3. Суспензия фильтруется через крупнопористый мембранный фильтр № 6, из фильтрата готовится препарат, как это было указано для воды.

Капли суспензии наносятся на коллодиевую пленку, находящуюся на поверхности воды в чашке Петри. После 17—24-часового диализа вода из чашки удаляется и пленка вместе с каплями отдиализированной суспензии оседает на чистые предметные сетки, которые были заранее помещены на дно чашки. После подсушивания на воздухе сетки с препаратами обычно напыляются хромом или обрабатываются фосфорновольфрамовой кислотой вышеописанным способом.

МИКРОСКОПИРОВАНИЕ

Просмотр препаратов под электронным микроскопом состоит из следующих операций: 1) сеточки с нанесенным препаратом помещаются на объектодержатель и устанавливаются с объектодержателем внутри микроскопа; 2) внутри микроскопа создается полный вакуум; 3) включается электронная пушка; 4) устанавливается фокус; 5) наблюдение препарата производится на флуоресцирующем экране, и выбирается подходящий объект для съемки; 6) подбирается соответствующее увеличение объекта; 7) производится фотосъемка.

ЛИТЕРАТУРА

Вирюзова В. И., Боровикин В. Л., Гилев В. П., Киселев Н. А., Тихоненко А. С. и Генцов Ю. С. 1983. Электронномикроскопические методы исследования биологических объектов. Изд. АН СССР: 14—58.

Никитин Д. И., Васильев Л. В., Лохмачева Г. А. 1966. Новые и редкие формы почаспых микроорганизмов. Изд. «Наука», М.: 1—97.

Никитин Д. И. 1964. Применение электронной микроскопии для изучения почвенных суспензий и культур микроорганизмов. Почвоведение, № 6: 86—91.

Никитин Д. И. и Кузнецов С. И. 1967. Применение электронной микроскопии для изучения водной микрофлоры. Микробиология, т. 36(5): 938—941.

Стефанов С. Б. 1962. Простой способ приготовления электронномикроскопических препаратов из неочищенных вирусных суспензий. Биофизика, т. 7(6): 725—726.

Marshall K. C., Stout R. and Mitchell R. 1971. Selective sorption of bacteria from sea water. Canad. J. Microbiol., v. 17: 1413—1416.

ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ БАКТЕРИЙ В САДКАХ С ФЕНОЛОМ

В настоящее время известно более 100 видов бактерий, окисляющих такие ароматические соединения как фенол, крезол и нафталин. Они выделялись из почвы, сточных вод и илов очистных сооружений. (Craу и Thornton, 1928; Kramer a. Doetsch, 1950; Hamdy a. oth. 1954; Роговская и Лазарева, 1960; Путилина, 1959; Здыбеска, 1966). Большинство их относится к родам: *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Bacillus*, *Mycobacterium*, *Micrococcus* и др. Наибольшее число видов относится к роду *Pseudomonas*.

Нами исследовался видовой состав фенолоксиляющих бактерий в бетсиных садках с фенолом. Данная работа выполнена как часть комплексных исследований по разрушению фенола и влиянию его на гидробионтов, которые проводятся в Институте биологии внутренних вод АН СССР под руководством М. М. Камшилова.

МЕТОДИКА

Опыты с фенолом производились в семи бетонных садках объемом 20 м³ с июля по октябрь. В садки: 1-й, 2-й, 4—6-й, заполненные водой из р. Суноги, были помещены спирогира, ряска и элодея, в 3-й только элодея. Через 10 дней в садки вносили фенол. В 1-й ежедневно по 0.01 мг, во 2-й по 1 мг, в 5-й и 6-й один раз добавлено по 500 мг/л. Садок 7-й служил контролем — фенол не вносили. Одновременно во 2-й и 5-й садки добавляли азот в виде нитратов — 8.75 мг/л, фосфор — в виде фосфатов 3.4 мг/л.

Чистые культуры бактерий из садков выделялись на минеральной среде следующего состава: (NH₄)₂SO₄ — 120 мг/л, KH₂PO₄ — 40, MgSO₄ — 10, NaCl — 10 мг/л, вода дистиллированная 1 л, агар-агар — 15 г, фенол вносили в среду после стерилизации, pH среды устанавливали 7.4—7.6.

Выделенные чистые культуры бактерий определяли по морфологическим, культуральным и физиологическим признакам по определителям Красильникова (1949) и Берджи (Breed a. oth, 1957).

Способность бактерий окислять фенол в колбах без предварительной адаптации определялась на жидкой среде указанного выше состава. Фенол вносили стерильно в каждую колбу соответственно 50, 100, 200, 400, 800; 1000 мг/л. О биохимической активности бактерий судили по количеству окисляемого фенола за определенные промежутки времени. Контролем служили колбы со средой, в которых определяли изменение концентрации при отсутствии бактерий. Содержание фенола в среде анализировали пираминовым методом (Каплин и Фесенко, 1962). Ряд культур бактерий, не способных сразу окислять фенол на жидкой среде, постепенно адаптировали к фенолу на агаризованной среде, после чего вторично проверяли их способность окислять фенол на жидкой среде.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Всего выделено 100 чистых культур доминирующих видов бактерий, развивающихся на феноле. После изучения морфологических, культу-

ральных и физиологических свойств установлено, что многие виды идентичны. Все выделенные бактерии были определены до вида или рода. Всего идентифицировано 18 культур.

Состав доминирующих видов бактерий в фенольных садках приведен в табл. 1 и рис. 1—3. По определителю Красильникова были идентифицированы: *Pseudomonas denitrificans*, *Ps. liguida*, *Bacterium luguefaciens*, *Bact. proteus*, *Micrococcus tetragenus*, *Bacillus glutinosum*, *Mycobacterium mucosum*.

Таблица 1

Доминирующие виды фенольных бактерий в садках при различных условиях

Виды бактерий	Садки						
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й
<i>Micrococcus tetragenus</i>	+	+	+	+	—	—	+
<i>Mycobacterium mucosum</i> ,							
штаммы: 12	++	++	++	++	—	—	+
22	++	++	++	++	—	—	+
6	++	++	++	++	—	—	+
род <i>Mycobacterium</i> :							
с желтым пигментом	++	++	++	++	—	—	++
с розовым пигментом	+	++	++	++	—	—	++
<i>Pseudomonas sinuosa</i>	++	+++	+++	+++	+++	+++	+
<i>Ps. epsteinii</i>	++	++	+	++	++	+	+
<i>Ps. liguida</i>	+	++	+	+	—	—	—
<i>Ps. denitrificans</i>							
штаммы: 1	+-	+++	++	++	+++	+++	+-
2	+-	+++	++	++	+++	+++	+-
<i>Bact. luguefaciens</i>	+	++	++	++	—	—	+
<i>Bact. proteus</i>	+	+	+	+	—	—	+
<i>Bacillus glutinosum</i>	+	+	+	+	—	—	+
род <i>Chromobacterium</i>	+	++	++	++	—	—	+
род <i>Alcaligenes</i>	+	+++	++	++	—	—	+
род <i>Corynebacterium</i>	+	+		+	—	—	+
Бактерии из дополнения к сем. <i>Bacteriaceae</i>	+	++	+	+	—	—	+

Примечание: +++ очень много, ++ много, + среднее, + мало, +- очень мало, — отсутствуют.

Некоторые бактерии нельзя было точно идентифицировать, поэтому культуры определены как разновидности видов *Ps. sinuosa*, *Ps. epsteinii*, к которым ближе всего они подошли по основным признакам.

Ps. sinuosa (рис. 1, в) — подвижные палочки с полярным жгутиком, хорошо растут на органических веществах, слабо — на минеральных, молоко не изменяют, желатину не разжижают, сахара не сбраживают. На твердой среде с фенолом образуют колонии в виде капель росы, на мясопептонном агаре (МПА) — гладкие, круглые, бесцветные. По определителю же Красильникова на МПА колонии белые, гладкие, выпуклые, блестящие.

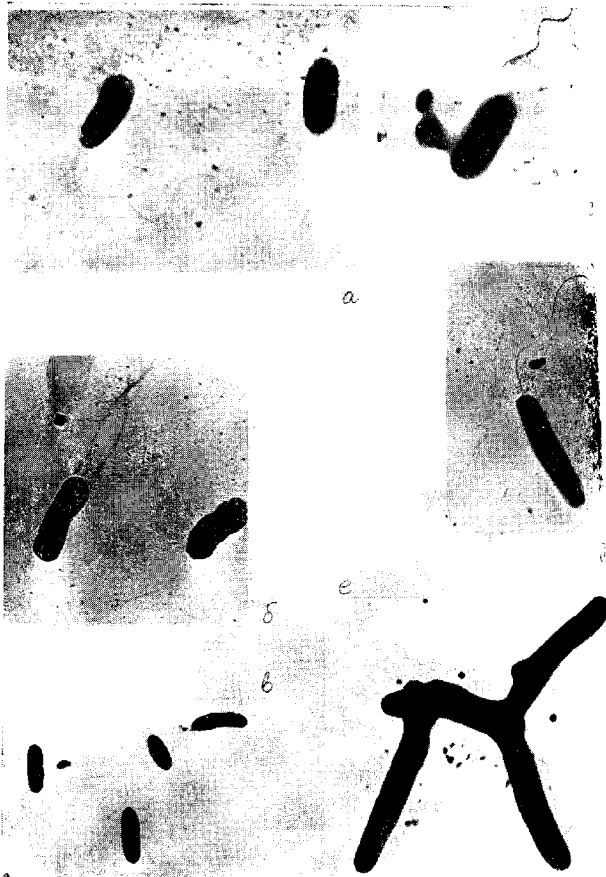


Рис. 1. Доминирующие бактерии, выделенные из садков с фенолом.

Электронная микроскопия 4000 \times

a — *Pseudomonas denitrificans*, штамм 19 (1.6×0.7 мкм); б — *Ps. denitrificans*, штамм 20 (1.6×0.7 мкм); в — *Ps. sinuosa* — 1.4×0.7 мкм; г — *Ps. epsteinii* — 2.0×0.7 мкм; д — *Ps. ligida* — 3.2×0.7 мкм; е — *Mycobacterium mucosum*, штамм 22 — характерное ветвление клеток.



Рис. 2. Домнапрующие бактерии, выделенные из садков с фенолом.
 Электронная микроскопия 4000 \times .
 а, б — *Mycobacterium mucosum*, штамм 12,6 — характерное ветвление клеток; в — род *Chromobacterium*; г — *Bacterium proteus* — 3.0 \times 0.7 мкм; д — *Bact. lugefaciens* — 4.0 \times 0.9 мкм



Рис. 3. Доминирующие бактерии, выделенные из садков с фенолом.
 Электронная микроскопия 4000X.
 а — род *Alcaligenes* — 1.0×0.9 мкм; б — *Bacterium glutinosum*; в — бактерии из до-
 полнения к сем. *Bacteriaceae* — 2.0×0.7 мкм; г — род *Corynebacterium*, д — *Micrococcus*
tetragenus — 0.9×0.9 мкм

Ps. epsteinii (рис. 1, з) — полиморфные палочки, часто образуют раздутые формы с неправильными контурами, подвижные с полярным жгутиком. Восстанавливают нитраты до нитритов. На среде с фенолом образуют круглые белые колонии. Отличается от вида, описанного в определителе Красильникова тем, что молоко не пептонизирует, лишь слегка подщелачивает, желатину не разжижает.

Три вида бактерий из рода *Mycobacterium* образуют желтые и розовые колонии на минеральной среде с фенолом. Клетки в молодых культурах палочковидные, слегка искривленные, нередко с ветвистостью, неподвижные, грамположительные. Культуры хорошо росли на минеральных средах с глюкозой и фенолом, на рыбопептонном агаре (РПА) рост слабый. По мере хранения они перестали расти на всех испытанных средах.

Грамотрицательные палочковидные бактерии с перетрихальным жгутированием отнесены к роду *Chromobacterium* (рис. 2, в). На синтетических средах образуют желтые, слегка выпуклые блестящие колонии. Хорошо растут на органической среде РПА, усваивают глюкозу и сахарозу, не растут на манните, желатину не разжижают, молоко не изменяют, нитраты не восстанавливают. В жидкой среде образуют желто-зеленый пигмент.

Бактерии, принадлежащие к роду *Alcaligenes* (рис. 3, а), по определителю Берджи представляют мелкие, неподвижные палочки размером 1.6—0.9 мкм, одиночные и в парах, грамотрицательные, иногда образуют выросты, похожие на жгуты. На РПА колонии правильной формы, блестящие, с фиолетовым оттенком, при старении выделяют в среду коричневый пигмент. Крахмал и желатину не гидролизуют, молоко не изменяют, глюкозу и сахарозу сбраживают с образованием кислот, нитраты восстанавливаются до нитритов. Характерный признак при росте на всех органических средах — сверкающая блестящая поверхность.

Культура бактерий (№ 34), систематическое положение которой по изученным свойствам трудно было определить, отнесена по определителю Красильникова в дополнение к сем. *Bacteriaceae*. Клетки представляют собой палочки размером 2×0.7 мкм, одиночные, встречаются парами, грамотрицательные, неподвижные (рис. 3, в). На РПА образуют плоские со слегка приподнятым центром колонии, край волнистый. На среде с фенолом образуют плоские прозрачные колонии. Сахара не сбраживают, хорошо используют органические формы азота, слабо — минеральные. Крахмал гидролизуют слабо, желатину не разжижают, молоко подкисляют. Нитраты до нитритов восстанавливают слабо. Сероводород, аммиак, индол не образуют. Хорошо растут на картофеле, налет со светло-зеленым оттенком.

Для бактерий из рода *Corynebacterium* (рис. 3, г) по определителю Берджи характерный признак — угольные клеточные образования при делении. Неподвижные, грамотрицательные палочки, колонии на РПА светло-коричневые, плоские, гладкие. Сахара не сбраживают, хорошо используют органические формы азота, слабо — минеральные. Нитраты не гидролизуют, желатину разжижают быстро, молоко не изменяют. Нитраты не восстанавливают.

Как видно из табл. 1, наибольшее количество выделенных видов относились к роду *Pseudomonas*. Они содержались во всех садках, но наибольшее их количество находилось в садках 5-м и 6-м с концентрацией фенола 500 мг/л. *Ps. liquida*, который образует на минеральной среде с фенолом черные колонии, отсутствовал в контрольном садке без фенола и в садках 5-м и 6-м. Наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в садках 2—4-м, куда вносили ежедневно по 1 мг/л фенола. Очень беден

видовой состав бактерий в садках 5-м и 6-м. В них доминировали лишь три вида — *Ps. sinuosa*, *Ps. epsteinii*, *Ps. denitrificans*. Виды бактерий из рода *Mycobacterium* и др. родов здесь отсутствовали, тогда как в остальных садках они содержались в достаточно больших количествах. Особенно много было *Mycobacterium*, образующих желтый пигмент.

Таким образом, в значительных количествах присутствовали в садках бактерии из родов *Pseudomonas*, *Mycobacterium*, *Chromobacterium*, *Alcaligenes*, в меньшем количестве — бактерии из родов *Micrococcus*, *Bacillus*, *Bacterium*. По видовому составу бактерии в контрольном и опытных садках отличались мало, но в садках с фенолом, особенно во 2—4-м фенолоксиляющие бактерии доминировали.

В эксперименте установлено, что многие бактерии, выделенные из садков, способны разрушать фенол без адаптации. Из табл. 2 видно, что бактерии окисляют фенол в неодинаковой степени. Различия наблюда-

Таблица 2

Окисление фенола бактериями за определенное время (сутки)

Вид бактерий	Исходная концентрация фенола, мг/л					
	50	100	200	400	800	1000
<i>Pseudomonas denitrificans</i>						
штаммы: 19	3	5	7	14	Не окисляет	
20	1	1	2	3	12	Не окисляет
<i>Ps. sinuosa</i>	3	5	10	15	Не окисляет	
<i>Ps. liguida</i>	5	7	9	12	Не окисляет	
<i>Ps. epsteinii</i>	4	5	10	15	Не окисляет	
<i>Mycobacterium mucosum</i>						
штаммы: 22	1	2	3	5	14	Не окисляет
12	1	2	3	5	14	Не окисляет
6	3	4	5	10	Не окисляет	
Бактерии из дополнения к сем. Bacteriaceae из рода <i>Chromobacterium</i>	1	2	3	5	10	Не окисляет
из рода <i>Alcaligenes</i>	4	7	5	7	Не окисляет	
	4	7	Не окисляет			

ются даже у бактерий штаммов одного и того же вида и принадлежащих к одному и тому же роду. Из рода *Pseudomonas*, наиболее активно разлагает фенол *P. denitrificans* штамм 20. За сутки им полностью окисляется 50—100 мг/л фенола, за трое суток — 400 мг/л. При концентрации 1000 мг/л бактерии погибали. Менее интенсивно окисляет фенол штамм 19 этого же вида. За 14 суток им окисляется около 400 мг/л. Бактерицидной является концентрация 800 мг/л. Эта же концентрация была бактерицидной и для *Ps. sinuosa*, *Ps. liquida*, *Ps. epsteinii*. Эти виды также окисляют фенол медленнее, чем *Ps. denitrificans*, штамм 20.

Для *Mycobacterium mucosum* бактерицидной была концентрация 1000 мг/л. По сравнению с этими штаммами, штамм 6 был менее активен. Бактерицидной для него оказалась концентрация 800 мг/л.

Культура (№ 34) с неопределенным систематическим положением окисляла наибольшую концентрацию фенола (800 мг/л) за 10 суток, т. е. интенсивнее всех проверенных культур. Бактерицидной также оказалась концентрация 1000 мг/л. Интенсивно окисляла фенол в концентрациях

50, 100, 200, 400 мг/л культура из рода *Chromobacterium*. При концентрации фенола 800 мг/л эта культура не росла. Наименее активно разлагала фенол культура из рода *Alcaligenes*. Для него оказалась бактерицидной концентрация 200 мг/л.

Культуры, принадлежащие к видам *Bact. proteus* и *Bact. glutinosum*, без предварительной адаптации на агаризованной минеральной среде с фенолом, в жидкой среде фенол не разрушали. Адаптированные культуры могли окислять фенол в концентрациях 50, 100, 200 мг/л, но лишь в присутствии дрожжевого автолизата. Эти величины фенола они окисляли за 5,7 и 14 дней соответственно. В чистой культуре на средах с фенолом не давали бактерии *Micrococcus tetragenus*, *Bact. luguefaciens*, *Corynebacterium*.

Важно отметить, что у всех штаммов способность окислять фенол сохранялась при длительном росте на РПА. Исключение составила культура из рода *Alcaligenes*, в процессе хранения и пересевов она утратила способность окислять фенол на жидкой среде, хотя на агаризованной среде с фенолом она росла. Для многих культур концентрация фенола 800—1000 мг/л оказалась бактерицидной как на жидкой, так и на агаризованной среде.

Таким образом, способность окислять фенол у бактерий, выделенных из садков, проявлялась по-разному. Наиболее интенсивно фенол окисляется в концентрациях 50, 100, 200 мг/л, очень медленно в концентрациях 800 мг/л. Не все культуры, выделенные из фенольных садков, были способны использовать фенол как единственный источник углерода.

ЛИТЕРАТУРА

- Здыбеска М. 1966. Исследование процессов биогенного разложения фенолов, цианидов и роданидов в фенольных сточных водах. IX Международный конгресс по микробиологии. Тез. докладов. М.
- Каплин В. Т. и Фесенко Н. Г. 1962. Колориметрическое определение фенолов с помощью пирамидона при содержании их в литре 0.001 мг и выше. В кн.: Современ. методы анализа природных вод. М.
- Красильников Н. А. 1949. Определитель бактерий и актиномицетов. М.
- Путлипа Н. Т. 1959. Микробы, применяемые на промышленных сточных сооружениях для обезвреживания сточных вод. Микробиология, 28, 5.
- Роговская Ц. И. и Лазарева М. Ф. 1959. Интенсификация процессов биохимической очистки промышленных сточных вод. Микробиология, 28, 4.
- Breed R. S., Murray E. G. D., Smith N. K. 1957. Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. Seventh ed. Williams, & Wilkins co., Baltimore.
- Gray P. H. & Thornton H. G. 1928. Soil Bacteria that decompose certain aromatic compounds. Zbl. Bacteriol., 73, Jens.
- Kramer N. & Doetsch P. H. 1950. The growth of phenol-utilizing bacteria on aromatic carbon sources. Arch. Biochem. 26.
- Hamdy M. K., Sherrer E. L. 1954. Microbiological factors in the treatment of phenol wastes. Appl. Microbiol., 2.

ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ КРУГОВОРОТА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В 1971 г.

*С. Н. КУЗНЕЦОВ, В. И. РОМАНЕНКО, Н. С. КУЗНЕЦОВА,
А. Г. БАКУЛИНА*

В сб.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. 1974. Рыбинск.

За вегетационный период с мая по ноябрь в Рыбинском водохранилище в 1971 г. продукция фитопланктона под 1 м² была равна 55 г С, что соответствовало использованию 0,12% общей проникающей солнечной радиации. Соответственно деструкция органического вещества в толще воды равнялась 79 г С, а продукция бактериальной биомассы 30 г. За счет аэробных процессов в иловых отложениях разрушено 20 и за счет анаэробных 48 г С на 1 м² органического вещества.

Данные по деструкции органического вещества в иловых отложениях авторы рассматривают как сугубо ориентировочные. Илл. — 3, табл. — 14, библ. — 5 назв.

УДК 541.144.7

ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА, ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИЙ В ВОЛГЕ И ЕЕ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (июль, 1969 г.)

В. М. КУДРЯВЦЕВ

В сб.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. 1974. Рыбинск.

Установлено, что наиболее высокая продукция фитопланктона наблюдалась на зарегулированных участках Волги, наименьшая — в водохранилищах. Деструкция органического вещества в пересчете на весь столб воды превышала продукцию. Общее количество бактерий колебалось в среднем от 2,2 до 4,1 млн/мл. Наибольшее количество их было отмечено в Оке, Черемшанском заливе (Куйбышевское водохранилище) и в дельте Волги. Наименьшее в Рыбинском и Волгоградском водохранилищах. Скорость размножения общего числа бактерий в среднем по Волге и ее водохранилищам составляла 12—24 часа. Илл. — 3, табл. — 4, библ. — 16 назв.

УДК 576.8+628.304

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ БАКТЕРИАЛЬНОГО РАЗРУШЕНИЯ НЕФТЯНЫХ ОТХОДОВ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Г. Л. МАРГОЛИНА

В сб.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. 1974. Рыбинск.

Проведенные в 1961—1966 гг. исследования Волго-Балта, волжских водохранилищ и Цимлянского водохранилища показали, что по мере увеличения нефтяного загрязнения возрастает численность углеводородоксилирующей микрофлоры, достигающая в наиболее загрязненных местах до 100 000 клеток в 1 мл.

За 3 дня на окисление керосина и солярового масла в пробах воды из различных водоемов шло от 0,3 до 3,5 мг О₂/л. В лабораторных опытах было установлено, что на окисление 1 мг солярового масла расходуется от 1 до 3 мг растворенного кислорода. Это дало возможность определить интенсивность разрушения растворенных нефтепродуктов в различных водохранилищах. В 1 л поверхностной воды за сутки может расходоваться от 0,1 до 1 мг нефтяных остатков в пересчет на соляровое масло. Табл. — 7, библ. — 15 назв.