

06  
И 71

ISSN 0320-3557

АКАДЕМИЯ НАУК СССР



# ФАУНА И БИОЛОГИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“ ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД  
ТРУДЫ, ВЫП. 54 (57)

**ФАУНА  
И БИОЛОГИЯ  
ПРЕСНОВОДНЫХ  
ОРГАНИЗМОВ**



ЛЕНИНГРАД  
„НАУКА”  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
1987

574.5(28)

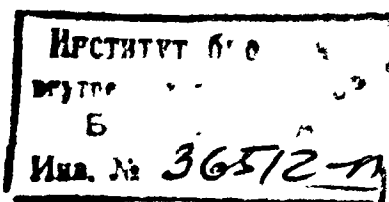
Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. 280 с.

В сборник включены статьи, посвященные актуальным проблемам гидро-биологии пресных вод. Они содержат материалы оригинальных исследований фауны, флоры, экологии, морфологии и биологии водных растений, микрофлоры и простейших, червей, червеобразных, мшанок и рыб.

Работы представляют интерес для гидробиологов и лимнологов широкого профиля.

О т в е т с т в е н н ы й   р е д а к т о р   А.В. МОНАКОВ

Р е ц е н з е н т ы: В.Р. МИКРЯКОВ, М.И. ШАТУНОВСКИЙ



Ф 2001050100-665 242-87-11  
042 (02) - 87

© Издательство „Наука“, 1987 г.

## СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ПЕРИФИТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Изучение альгофлоры обрастаний Рыбинского водохранилища начато недавно. В ходе изучения выявлены различия в интенсивности развития водорослей в зависимости от вида субстрата и экологических условий литорали [2]. Существенным дополнением к полученным данным являются сведения по содержанию фотосинтетических пигментов, которые позволяют судить о степени развития, физиологическом состоянии и продуктивности водорослей. Интересно также сопоставить результаты определения пигментов в фитопланктоне и перифитоне.

### М а т е р и а л и м е т о д и к а

Перифитон для определения пигментов собирался одновременно с пробами по видимому составу и биомассе альгофлоры [2]. Стекла и деревянные брусья экспонировались в Волжском плесе Рыбинского водохранилища с мая по сентябрь 1977 г. на двух различных участках, представляющих собой закрытое (ст. 1) и открытое (ст. 2) побережья. Характеристика этих участков и методы сбора материалов описаны ранее [2].

Пигменты анализировались стандартным спектрофотометрическим методом, который обычно используется в работах с фитопланктоном [3, 4]. Клетки водорослей разрушались путем 3-минутного растирания в ступке. Осветление экстрактов пигментов проводилось двукратным центрифугированием в течение 15 мин при 9000 об/мин. Оптическая плотность вытяжки определялась на спектрофотометре СФ-4А на требуемых длинах волн. Для расчетов концентраций хлорофиллов „а“, „b“ и „с“ использовались формулы Джеффри и Хамфри [6], каротиноидов – Парсонса и Стрикленда [8], феофитина и чистого хлорофилла „а“ – Лоренцена [7]. Результаты рассчитывались с учетом площади субстрата и выражались в миллиграммах на квадратный метр.

Пробы для определения пигментов в обрастаниях на деревянных брусьях получены с части субстрата, которая располагалась на глу-



бинах 0.5, 1 и 1.5 м от поверхности воды. Стекла устанавливались на глубине 0.5 м. Биомасса водорослей определялась с 0.5-метрового горизонта [2].

#### Уровень содержания пигментов в перифитоне

В составе перифитона преобладали диатомовые, зеленые и сине-зеленые водоросли. Весенний пик диатомовых был выражен слабо. Летом доминировали мелкие формы – *Achnanthes linearis* (W.Sm.) Grun. var. *linearis* и *Nitzschia fonticola* Grun. Осенью на деревянном субстрате преобладали *Melosira varians* Ag., *Navicula cryptocephala* Kütz. и *N. tripunctata* (O.F. Müll.), на стеклах – *Melosira varians* Ag., *Cymbella ventricosa* Kütz. и *Gomphonema parvulum* (Kütz.). Среди зеленых водорослей основной формой был *Stigeoclonium farctum* Berth. Синезеленые были представлены *Phormidium fovelarum* (Mont.) Gom., *Chamaesiphon incrustans* Grun., *Xenococcus minimus* Geitl.

Основу биомассы обычно составляли диатомовые и зеленые. Доля синезеленых была сравнительно небольшой.

Содержание фотосинтетических пигментов изменялось соответственно биомассе. Наличие хлорофилла „b” отражало динамику зеленых водорослей, хлорофилла „c” – диатомовых.

В районе закрытого побережья концентрация хлорофилла „a” на деревянном субстрате изменялась от 6.9 до 101.5 мг/м<sup>2</sup>, хлорофилла „b” – от 0.3 до 9.5, хлорофилла „c” – от 0.6 до 13.6 мг/м<sup>2</sup> (рис. 1, А). Содержание хлорофилла „b” в сумме зеленых пигментов не превышало 20%, а хлорофилла „c” – 11%. Отношение хлорофилла „b” к хлорофиллу „a” составило 0.01–0.29, а хлорофилла „c” к хлорофиллу „a” – 0.06–0.16. Концентрация каротиноидов достигала 78.1 мкг SPU/м<sup>2</sup>. Соотношение концентраций каротиноидов и хлорофилла „a” изменялось в пределах 0.6–0.8. Продуктов распада хлорофилла было 4–39% (табл. 1).

В динамике пигментов на деревянном субстрате достаточно четко обозначились пики и спады (рис. 1, А). В отдельные сроки спады характеризовались максимальным количеством феопигментов, достигавшем 23–39%, в другое время их было значительно меньше (табл. 1). Соотношение концентраций каротиноидов и хлорофилла „a” почти не увеличивалось в периоды снижения количества зеленого пигмента и возрастания доли продуктов его разрушения. Это может свидетельствовать о том, что появление дериватов хлорофилла вызвано не ухудшением физиологического состояния водорослей, а их выеданием фитофагами.

В обрастаниях на стеклах содержание хлорофилла „a” изменялось за время экспонирования от 5 до 47 мг/м<sup>2</sup> (рис. 1, Б). Дополнительные хлорофиллы „b” и „c” от суммы всех хлорофиллов составляли 4–23% и 10–14% соответственно. Соотношение концент-

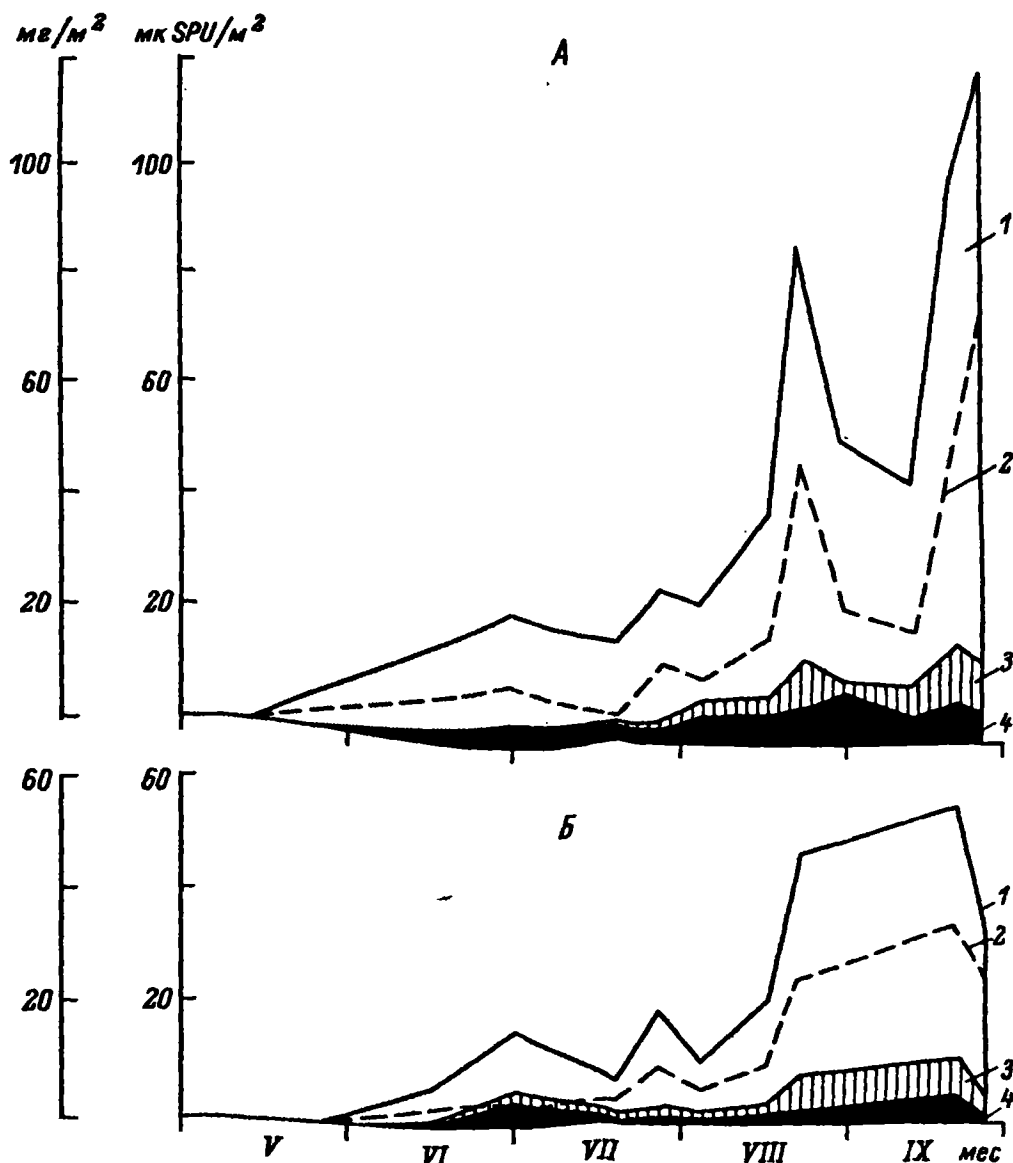


Рис. 1. Сезонные изменения содержания пигментов альгофлоры обрастаний на брусках (А) и на стеклах (Б) в районе закрытого мелководья (ст. 1).

1 – хлорофилл „а“; 2 – каротиноиды; 3 – хлорофилл „с“; 4 – хлорофилл „b“. По оси ординат: слева направо – содержание хлорофиллов и каротиноидов. По оси абсцисс – месяцы.

раций хлорофиллов „b“ и „с“ изменялось от 0.05 до 0.35, „с“ и „а“ – от 0.10 до 0.18. Заметное колебание концентраций дополнительных хлорофиллов может указывать на резко выраженную динамику зеленых водорослей, содержащих хлорофилл „b“, что подтверждается данными по биомассе (табл. 1).

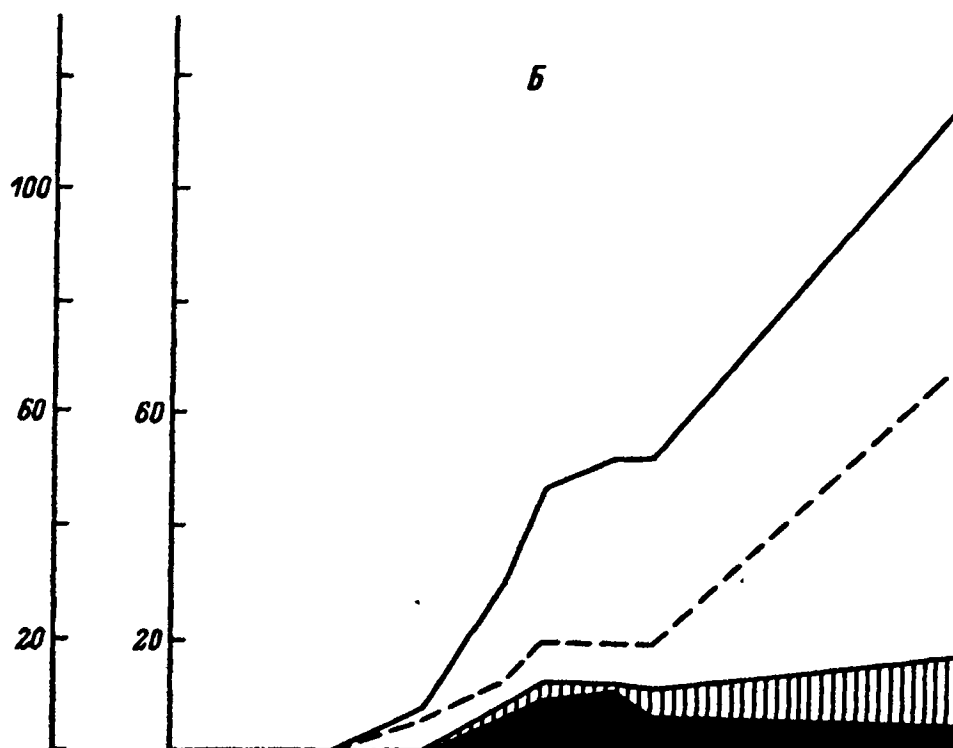
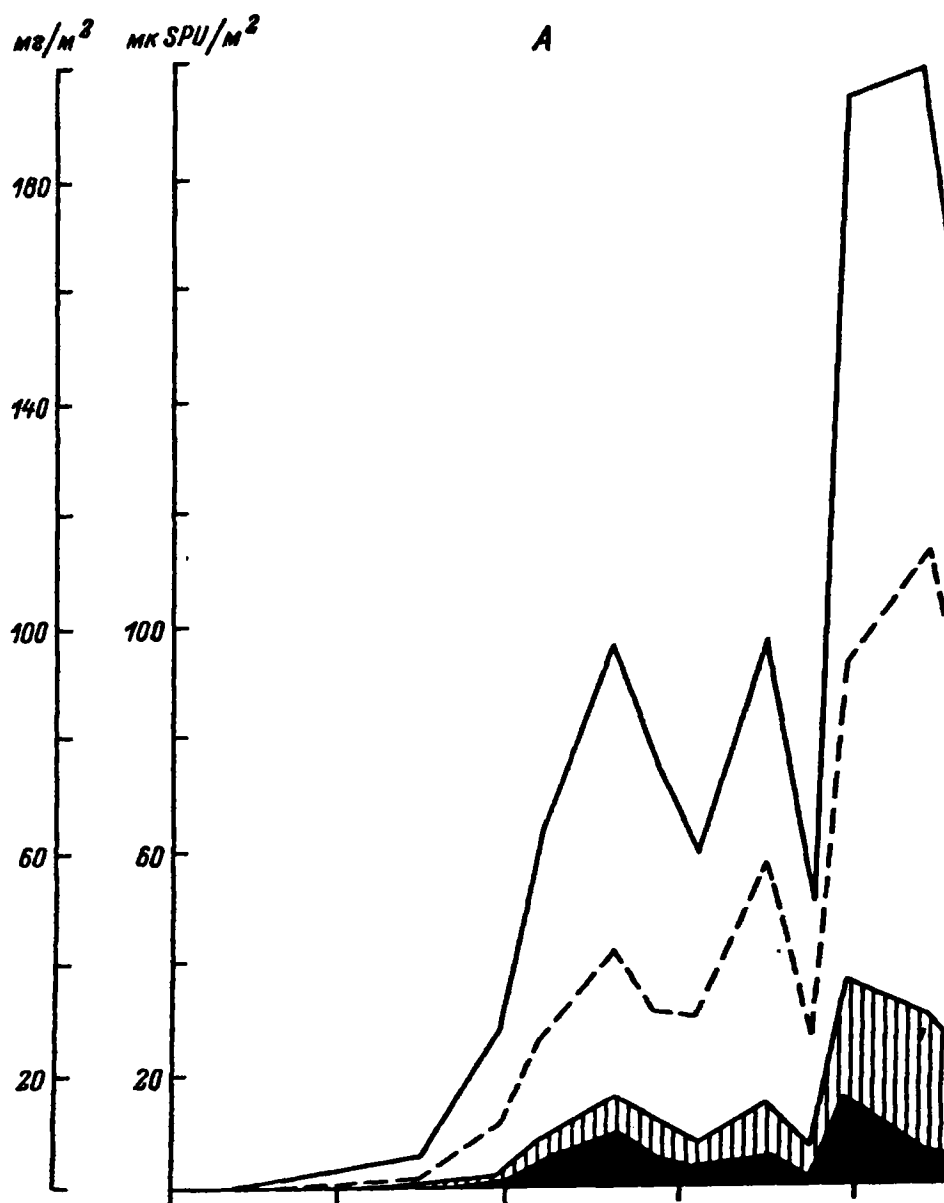
Содержание каротиноидов в обрастаниях на стеклах изменялось соответственно хлорофиллу „а“ (рис. 1, Б). Отношение концентраций этих пигментов составляло 0.4–0.8, понижаясь при возрастании степени развития водорослей и увеличиваясь на спадах. Только осенью при высоком содержании хлорофилла (до 47.1 мг/м<sup>2</sup>) соотношение желтых и зеленых пигментов неожиданно увеличивалось.

Т а б л и ц а 1

Биомасса и содержание основных групп водорослей и их пигментов на деревянном и на стеклянном субстратах в закрытом (ст. 1) и открытом (ст. 2) прибрежьях

Дата	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Диатомо- вые		Зеленые		Синезеле- ные	Хлорофилл, мг/м <sup>2</sup>	Феопигменты, % от суммы с хлорофиллом	Хлорофилл в единице биомассы
		% от общей биомассы							
На деревянном субстрате									
Ст. 1									
14 VI	-	-	-	-	-	-	27.96	8	-
29 VI	0.828	62	35	35	3	3	15.57	29	18.8
19 VII	0.980	75	17	17	8	8	11.18	39	11.4
27 VII	2.078	46	46	46	8	8	22.00	14	10.6
4 VIII	0.871	39	56	56	5	5	14.20	31	16.3
16 VIII	2.483	76	22	22	2	2	29.80	15	12.0
22 VIII	2.568	86	14	14	1	1	74.54	4	29.0
31 VIII	7.963	75	11	11	14	14	37.67	23	4.7
13 IX	-	-	-	-	-	-	33.18	14	-
21 IX	6.257	91	4	4	5	5	79.65	9	12.7
26 IX	6.443	86	3	3	11	11	94.63	8	14.7
Ст. 2									
15 VI	0.441	23	31	31	46	46	4.63	-	10.5
29 VI	1.233	24	46	46	30	30	25.57	-	20.7
6 VII	1.546	14	54	54	32	32	52.15	-	33.7
19 VII	4.181	41	21	21	38	38	68.35	20	16.3

26 VII	5.687	13	62	24	68.60	10	12.0
3 VIII	1.202	58	15	27	43.64	17	36.3
15 VIII	2.696	25	12	63	78.86	13	29.2
23 VIII	6.361	56	9	35	43.77	1	6.9
29 VIII	11.429	70	7	23	145.93	8	12.8
12 IX	9.451	92	2	6	153.02	9	16.2
19 IX	8.114	81	1	18	113.23	4	13.9
На стеклах							
Ст. 1							
14 Y1	1.378	16	82	1	4.56	9	3.3
30 Y1	1.277	14	85	1	11.18	8	8.8
19 VII	0.629	43	55	2	4.31	30	6.8
27 VII	0.701	73	26	1	16.37	10	23.3
4 VIII	0.593	68	18	14	9.41	3	15.9
16 VIII	-	-	-	-	17.25	8	-
22 VIII	3.516	68	18	14	38.48	9	10.9
21 IX	-	-	-	-	36.86	31	-
26 IX	1.400	88	5	7	25.98	26	18.6
Ст. 2							
15 Y1	0.966	73	23	4	4.87	32	5.0
29 Y1	3.276	19	81	0	20.52	5	6.3
6 VII	5.543	3	96	1	33.19	7	6.0
19 VII	5.876	3	96	1	36.25	12	6.2
26 VII	1.293	9	82	9	41.24	10	31.9
26 IX	9.925	80	16	3	100.33	6	10.1



В то же время была особенно высокой доля продуктов распада хлорофилла (до 26–31%), что может свидетельствовать о наличии разрушенных водорослей.

В динамике пигментов обрастаний на стеклах (рис. 1, Б) прослеживаются небольшие спады, характеризующиеся изменением состояния водорослей, судя по возрастанию доли феопигментов (до 30%), сравнительно невысоким значениям соотношения каротиноидов и хлорофилла „а” (0.6–0.7) и снижению биомассы зеленых водорослей (табл. 1). В целом же в течение всего срока наблюдений происходило накопление пигментов на стеклах. Максимальное содержание хлорофилла отмечалось в сентябре и было обусловлено развитием диатомовых.

В районе открытого мелководья (рис. 2, А) фитообрастания на деревянном субстрате характеризовались высоким содержанием хлорофиллов „а” (до 167.1 мг/м<sup>2</sup>), „b” (до 15.4 мг/м<sup>2</sup>) и „с” (до 16.7 мг/м<sup>2</sup>). Соотношение хлорофиллов „b” и „а” не превышало 0.15, а хлорофиллов „с” и „а” – 0.21. Концентрация каротиноидов изменялась в пределах 2.9–111.8 мк *SPU*/м<sup>2</sup>, феопигментов – 0.28–15.9 мг/м<sup>2</sup>.

Содержание пигментов в разные сроки колебалось соответственно изменению биомассы водорослей. В период нарастания общей биомассы содержание хлорофилла „а” увеличивалось. Хлорофилл „b” в течение всего сезона составлял 9.9%. Это согласуется с более низкой долей зеленых водорослей в обрастаниях на деревянном субстрате.

В перифитоне стекол в открытом мелководье содержание хлорофилла „а” достигало 107.7 мг/м<sup>2</sup>, хлорофилла „b” – 10.5, хлорофилла „с” – 13.9 мг/м<sup>2</sup> (рис. 2, Б). Соотношение хлорофиллов „b” и „с” находилось в пределах 0.02–0.26, а хлорофиллов „с” и „а” – 0.02–0.13. Летом максимум хлорофилла „b” составлял 20% от суммы хлорофиллов, к концу сентября его доля уменьшалась до 2%, что соответствовало снижению содержания зеленых водорослей в общей биомассе фитообрастаний от 97 до 16% (табл. 1). Содержание хлорофилла „с” в период максимума хлорофилла „b” было минимальным (2%), а в конце сентября увеличилось до 11.2% при возрастании доли диатомовых до 80%.

Содержание каротиноидов здесь было выше, чем в обрастаниях на закрытом мелководье. Соотношение каротиноидов и хлорофилла „а” изменялось в пределах 0.4–0.9. Максимальная величина, отмеченная в первый срок взятия проб (15 июня), совпадает с таковой (для этой серии опытов) феопигментов (32%).

---

Рис. 2. Сезонные изменения содержания пигментов альгофлоры обрастаний на брусках (А) и на стеклах (Б) в районе открытого мелководья (ст. 2).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Т а б л и ц а 2

Среднее содержание хлорофилла „a“ в перифитоне прибрежной зоны

Станция, субстрат	Июнь		Июль	
	I	II	I	II
Ст. 1:				
деревянные брусья	20.04	15.57	19.88	16.59
предметные стекла	8.34	7.87	12.01	10.34
Ст. 2:				
деревянные брусья	15.24	15.1	65.91	63.03
предметные стекла	13.91	12.70	39.06	36.89

П р и м е ч а н и е. I – хлорофилл „a“ без учета продуктов

В динамике пигментов фитообрастаний на стеклах в открытом мелководье резких колебаний не наблюдалось. Изменялось только содержание хлорофилла „b“ (рис. 2, Б), обусловленное вкладом зеленых водорослей (табл. 1). В целом с мая по сентябрь отмечалось увеличение суммы пигментов (рис. 2, Б).

Таким образом, своеобразие сезонных изменений хлорофилла в перифитоне состоит в том, что со временем на всех исследуемых субстратах количество его увеличивается (табл. 2). Такие изменения отличаются от типичной динамики хлорофилла фитопланктона в глубоководной части водохранилища, где происходит четкая смена популяций водорослей и резкое чередование подъемов и спадов, и больше сходства имеют с динамикой хлорофилла фитопланктона на некоторых мелководных станциях.

Содержание хлорофилла в обрастаниях на деревянном субстрате почти в 2 раза выше, чем на стекле (табл. 2).

Сравнение количества хлорофилла в перифитоне мелководных участков приводит к выводу о большей скорости роста водорослей на субстратах в открытом участке, отличающемся от закрытой зоны значительной проточностью. Подобные результаты получили Роджерс и Харви [9]. Изучая изменения обилия видов водорослей и их продукцию на предметных стеклах, они обнаружили на 17–65% превышение первичной продукции на обрастаниях в проточных условиях. В стоячей воде фактором, тормозящим нарастание биомассы водорослей, может быть преимущественное развитие фитофагов [2].

#### В е р т и к а л ь н о е   р а с п р е д е л е н и е п и г м е н т о в   в   п е р и ф и т о н е   н а д е р е в я н н о м   с у б с т р а т е

Одним из основных факторов вертикального распределения перифитона является интенсивность освещения, которая зависит от энергии падающей солнечной радиации и прозрачности воды. В районе



Август		Сентябрь		Среднее	
I	II	I	II	I	II
43.48	39.05	74.8	69.15	39.55	35.09
23.02	21.71	39.62	31.42	20.75	17.84
83.08	78.05	142.88	133.12	76.78	72.32
-	-	107.70	100.33	53.56	49.97

распада, II – чистый хлорофилл „α” за вычетом продуктов распада.

закрытого побережья прозрачность по диску Секки изменялась от 0.8 до 1.8 м (рис. 3, А), а в открытом мелководье – от 0.6 до 1.6 м (рис. 4, А). Наблюдения за содержанием пигментов проводились на глубинах 0.5, 1.1 и 1.5 м, т. е. в одних случаях в зоне видимости диска, в других – за ее пределами. К сожалению, эти опыты не удалось провести в полном объеме в течение всего вегетационного сезона из-за начавшегося с августа падения уровня водохранилища.

Изменения в пигментном составе обрастаний на разных станциях не были идентичными. В закрытом побережье (ст. 1) наибольшее содержание хлорофилла отмечалось на глубине 1 и 1.5 м в течение июня–августа при прозрачности около 1 м (рис. 3, А, Б).

В открытом мелководье (ст. 2) максимум хлорофилла наблюдался в июне на глубине 1 и 1.5 м при прозрачности 1–1.6 м (рис. 4), в июле и августе – на глубине 0.5–1 м при прозрачности 0.6–1 м. На самом нижнем горизонте (1.5 м) количество хлорофилла резко уменьшалось, видимо, из-за недостатка света.

Различия в уровне содержания хлорофилла „α” на станциях наблюдались на всех исследуемых горизонтах (рис. 3, 4): открытое побережье по сравнению с закрытым богаче чистым хлорофиллом в 1.9–3.1 раза на глубинах 0.5 и 1 м и в 1.4 раза на глубине 1.5 м, если сравнивать за один и тот же срок вегетации (июнь–август).

Распределение хлорофилла „b” по вертикали обусловлено развитием зеленых водорослей. Судя по наибольшей величине соотношения концентраций хлорофилла „b” и „α”, зеленые водоросли преобладали на 0.5-метровой глубине (рис. 5). Количество специфического пигмента диатомовых – хлорофилла „c” на исследуемых глубинах изменялось не столь ощутимо, чтобы можно было говорить о различиях в распределении этих водорослей по вертикали (рис. 6). Соотношение концентраций желтых и зеленых пигментов на обеих станциях было наибольшим чаще всего на 0.5-метровом горизонте (рис. 7).

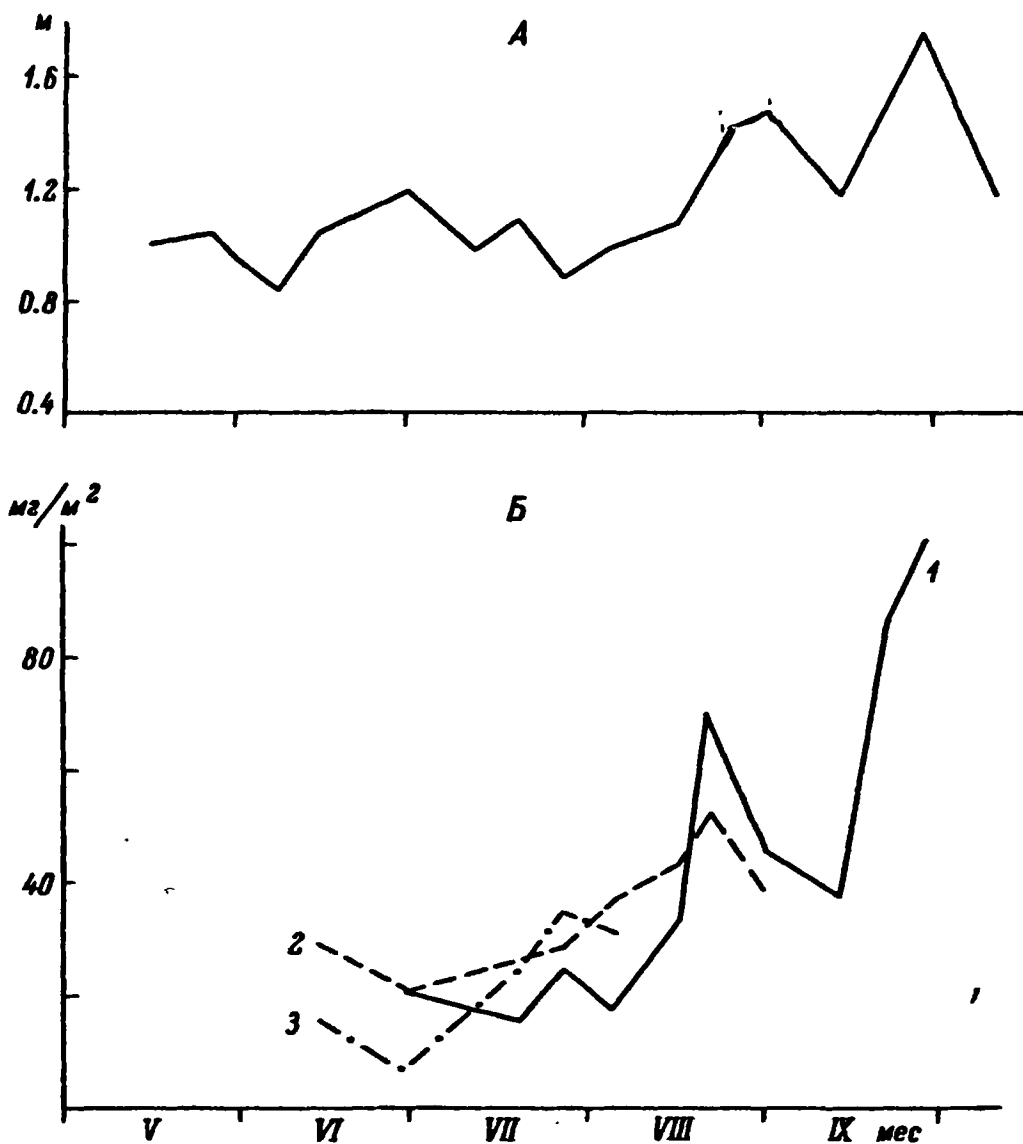


Рис. 3. Вертикальное распределение хлорофилла „а“ в перифитоне на деревянном субстрате (Б) в зависимости от прозрачности воды (А) и глубины экспонирования субстрата в районе закрытого прибрежья (ст. 1).

1 – на глубине 0.5 м; 2 – 1 м; 3 – 1.5 м.

лучше освещенном по сравнению с расположенными ниже слоями воды. Повышение доли желтых пигментов в перифитоне в поверхностном слое, возможно, связано с защитной функцией, которую выполняют каротиноиды в условиях избыточной солнечной радиации.

Содержание продуктов распада хлорофилла, образованных, вероятнее всего, в результате выедания водорослей фитофагами, изменялось от 0.6 до 19.5% (от их суммы с хлорофиллом) на глубине 0.5 м, от 3.4 до 17.1% на расстоянии 1 м от поверхности и от 7.4 до 23.3% на горизонте 1.5 м. Изменения доли продуктов распада хлорофилла по вертикали не были закономерными, однако можно сказать, что на горизонте 1.5 м количество дериватов хлорофилла несколько выше, чем на 0.5 и 1 м.

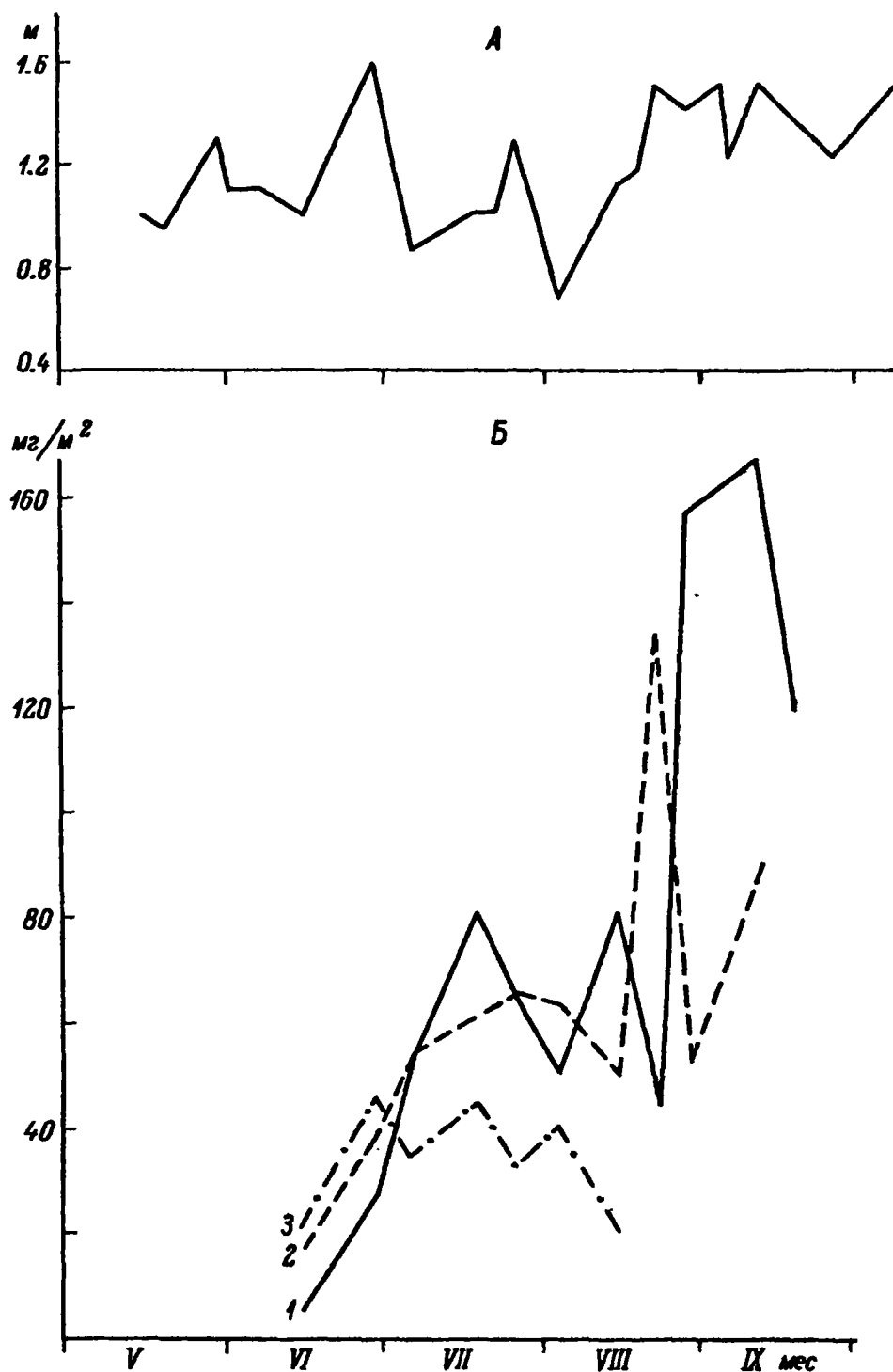


Рис. 4. Вертикальное распределение хлорофилла „а“ в перифитоне на деревянном субстрате (Б) в зависимости от прозрачности воды (А) и глубины экспонирования субстрата в районе открытого побережья (ст. 2).  
Обозначения те же, что и на рис. 3.

Вертикальное распределение хлорофилла свидетельствует о более высокой продуктивности альгофлоры обрастаний на деревянном субстрате в районе открытого мелководья.

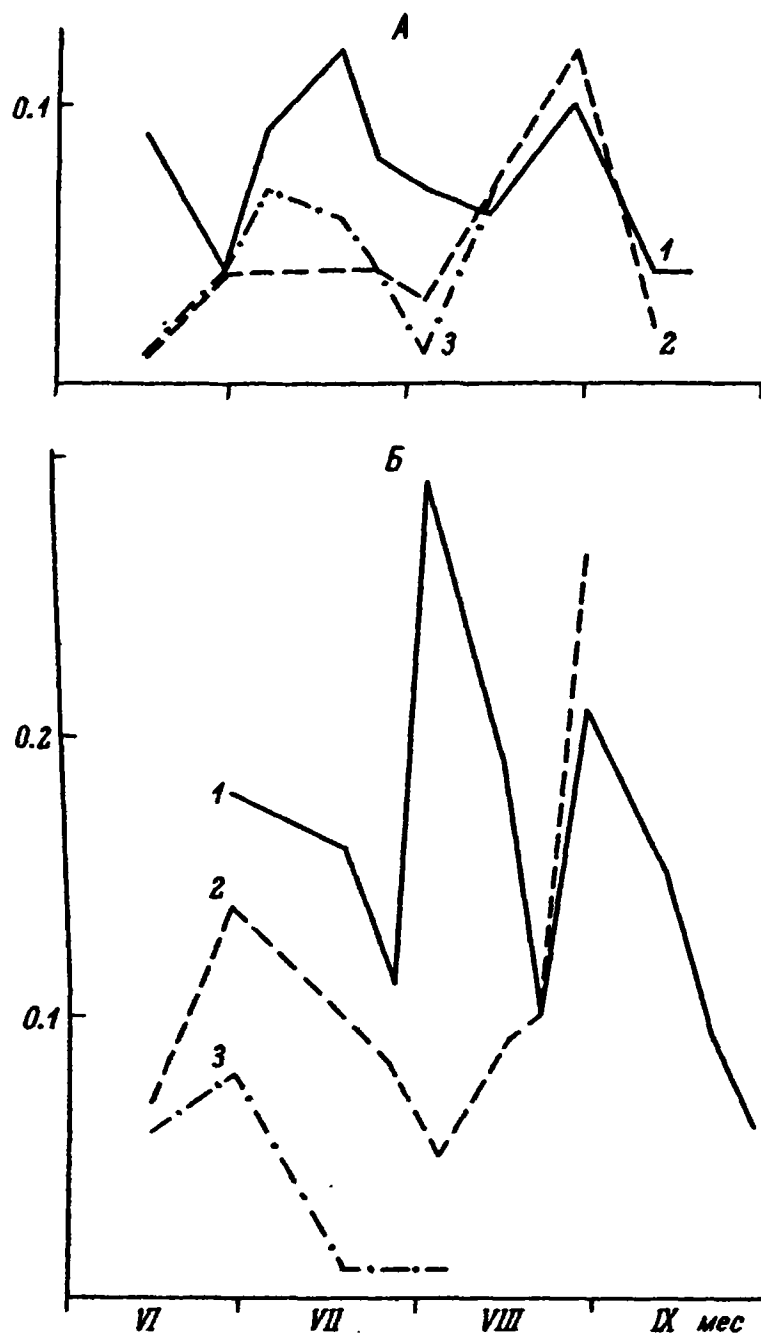


Рис. 5. Вертикальные изменения соотношения количества хлорофиллов „b” и „a” в перифитоне закрытого (А) и открытого (Б) побережья.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

#### Соотношение между содержанием хлорофилла и биомассой

Соотношение между количеством хлорофилла и биомассой изменялось от 3.3 до 36.3 мг хлорофилла на грамм сырой биомассы, в среднем 10.9–20. Минимальные величины получены для образ-

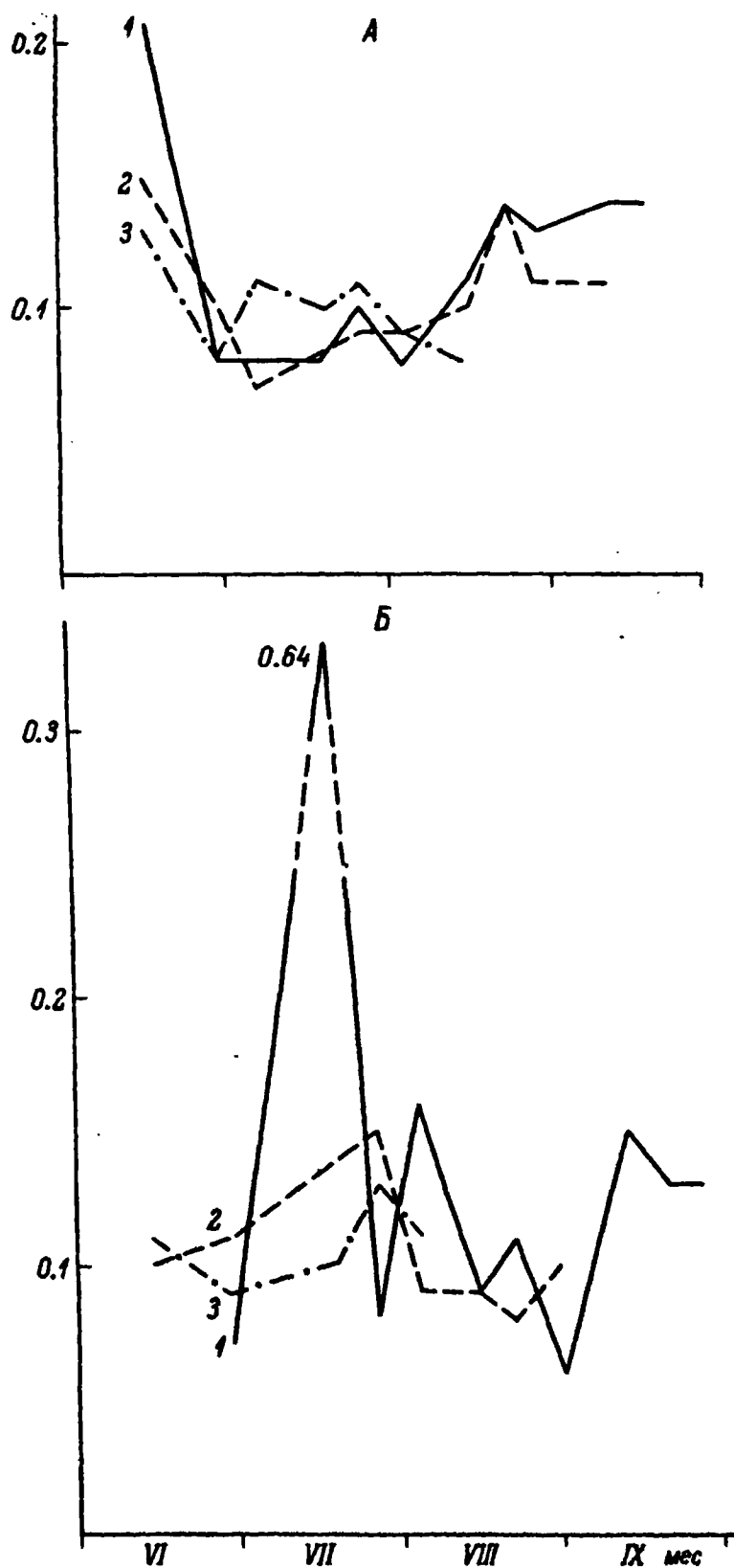


Рис. 6. Вертикальные изменения соотношения количества хлорофиллов „с” и „а” в перифитоне закрытого (А) и открытого (Б) побережья. Обозначения те же, что и на рис. 3.

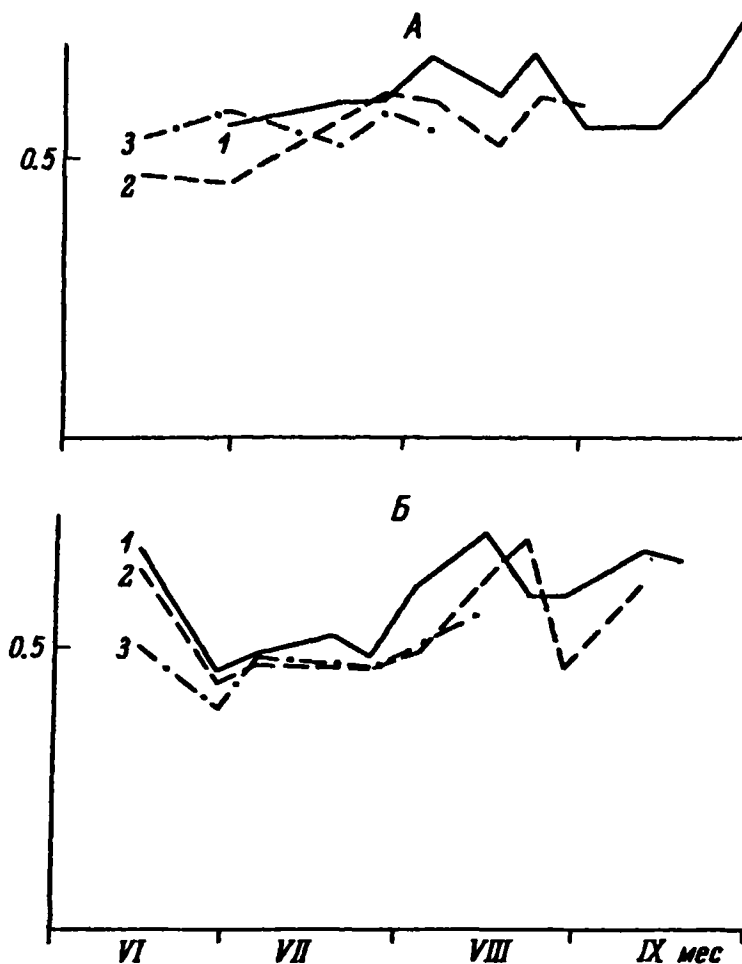


Рис. 7. Вертикальные изменения соотношения количества каротиноидов и хлорофилла „а“ в перифитоне закрытого (А) и открытого (Б) побережья.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

таний на стеклах (3–6 мг хлорофилла на грамм биомассы), более высокие значения, превышающие 10 мг хлорофилла на грамм биомассы, характерны для деревянного субстрата. Обращает на себя внимание, что со временем и в перифитоне на стеклах удельное содержание хлорофилла возрастает до более высоких чисел (табл. 1).

Такое удельное содержание хлорофилла в перифитоне Рыбинского водохранилища выше, чем в фитопланктоне. Результаты, полученные в том же 1977 г. на стандартной ст. 2, показали, что содержание хлорофилла в единице фитопланктона изменяется от 2 до 10 мг/г независимо от глубины взятия проб (0–2, 7–8 и 15–16 м) [4]. Специальная работа, выполненная В.А. Елизаровой в предыдущие годы [3], позволила установить, что среднее содержание хлорофилла в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища составило 2.7–3.7 мг хлорофилла на грамм биомассы. Немного отличается этот показатель от такового для других исследованных ею же водоемов [3].

Сведения по содержанию хлорофилла в единице биомассы фитообращаний немногочисленны. Для перифитона оз. Красного [1] при-

водятся данные того же порядка, что и для фитопланктона Рыбинского водохранилища. Наши данные об удельном содержании хлорофилла на искусственных субстратах близки к полученным для фитопланктона высокоевтрофного оз. Норвикен [5] и тропического оз. Виктория [10]. Несмотря на возможность больших ошибок при подсчете биомассы, удельное содержание хлорофилла в наших опытах укладывается в известные пределы, и расхождения с данными для оз. Красного, вероятно, объясняются различием уровня биомассы: в Рыбинском водохранилище средняя биомасса перифитона составляла  $1.3-4.2 \text{ г/м}^2$  [2], а в оз. Красном намного больше –  $2.0-68.9 \text{ г/м}^2$  [1].

Доля хлорофилла в биомассе обрастаний колебалась около 1–2% в Рыбинском водохранилище и 0.2–0.4% в оз. Красном. Из факторов, определяющих содержание хлорофилла в водорослях (интенсивность освещения, биогены, видовой состав), решающая роль принадлежит их видовому составу [3]. Наличие зеленых водорослей считается одной из причин повышения удельного содержания хлорофилла [3]. Однако в перифитоне Рыбинского водохранилища зеленые не всегда составляют значительную часть биомассы. Более вероятно влияние световых условий, поскольку самое высокое удельное содержание хлорофилла отмечено при минимальной прозрачности (0.6–0.8 м), наблюдавшейся в июле и начале августа на ст. 2.

Итак, результаты наблюдений показали, что содержание хлорофилла в фитоценозах обрастаний искусственных субстратов, устанавливаемых в открытом прибрежье с сильным течением, в 2–3 раза выше, чем в закрытой литорали со спокойной водой. Деревянные брусья обрастают интенсивнее, чем стекла, независимо от типа мелководной зоны. Удельное содержание хлорофилла в единице биомассы водорослей на брусьях (1.4–2%) несколько выше, чем на стеклах (1.1–1.4%).

#### Л и т е р а т у р а

1. Б а с о в а С.Л. Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса // Биологическая продуктивность озера Красного. Л., 1976. С. 104–120.
2. Д е в я т к и н В.Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 78–108.
3. Е л и з а р о в а В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне водоемов разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 24 с.
4. С и г а р е в а Л.Е. Состояние хлорофилла и интенсивность фотосинтеза фитопланктона Рыбинского водохранилища // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 67–77.
5. A h l g r e n G. Lake Norviken, a eutrophicated Swedish lake: II. Phytoplankton and its production // Schweiz. Ztschr. Hydrol. 1970. № 32, H. 2, S. 353–396.

2 Заказ 1329

внутри: 1 во 1-й  
Библиотека 17  
Инв. № 36372-м



6. J e f f r e y S.W., H u m p h r e y G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants algae and natural phytoplankton // Biochem., Physiol. Pflanz. 1975. Vol. 167. P. 191-194.
7. L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. // Limnol., Oceanogr. 1967. Vol. 12. P. 343-346.
8. P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotinoides // J. Mar. Res. 1963. Vol. 21, N 3. P. 155-163.
9. R o d g e r s J.H., H a r v e y R.S. The effect of current on periphytic productivity as determined using carbon-14 // Water Resour. Bull. 1976. Vol. 12, N 6. P. 1109-1118.
10. T a l l i n g J.F. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1965. Vol. 50, N 1. P. 1-32.

О СОСТАВЕ И БИОМАССЕ ФИТОПЛАНКТОНА  
ВОЛЖСКОГО ПЛЁСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В 60-х гг. в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища под воздействием антропогенных факторов появились признаки частичного эвтрофирования [8]. В связи с этим в 1977 г. нами были выполнены наблюдения за составом и биомассой фитопланктона этого региона.

Пробы воды отбирали еженедельно с конца апреля по середину ноября в расширенной части плёса на стандартной станции, распо-

Т а б л и ц а 1

Некоторые гидрологические показатели на станции наблюдения в 1977 г.

Дата	Глубина, м	Температура, °C	Прозрачность, см
27 апреля	14.5	6.2	85
4 мая	15.5	8.8	90
12 мая	15.5	11.8	110
25 мая	16.5	12.9	110
2 июня	16.0	13.0	110
13 июня	16.0	19.6	105
22 июня	16.0	18.1	110
4 июля	16.0	18.2	110
14 июля	16.0	19.0	90
26 июля	16.0	19.3	75
8 августа	16.5	24.0	85
15 августа	16.0	19.2	100
29 августа	16.5	15.0	100
12 сентября	15.5	15.1	90
28 сентября	14.0	6.2	90
18 октября	14.0	1.8	95
9 октября	14.0	0.2	100
18 ноября	13.5	1.3	100

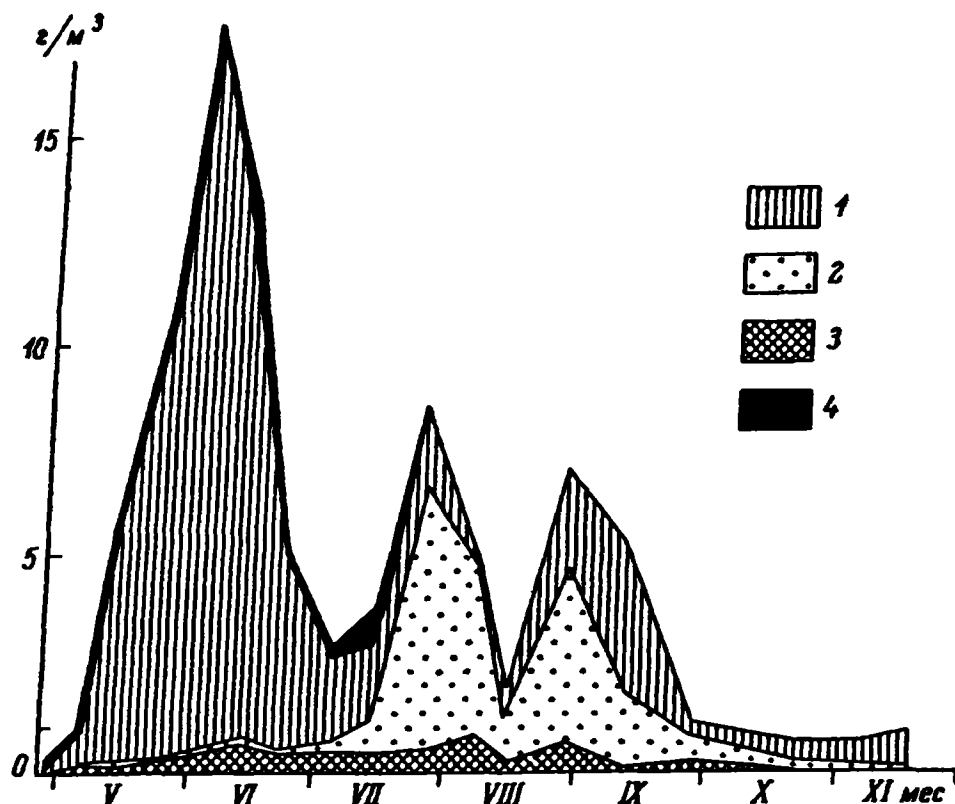


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы основных групп водорослей в фотическом слое.

1 – диатомовые; 2 – синезеленые; 3 – зеленые; 4 – прочие водоросли.

ложенной в районе затопленного г. Мологи. Отбор производили батометром Рутнера из фотического слоя (0–2 м, интегрально), из середины водного столба (глубину см. в табл. 1) и с придонного горизонта (0.5 м ото дна). Всего взято 50 образцов. Параллельно измеряли температуру воды и ее прозрачность диском Секки (табл. 1).

Пробу объемом 0.5 л стужали до 5 мл фильтрацией через мембранный фильтр „Синпор-2” и консервировали кислым йодно-формалиновым фиксатором [7]. Численность и биомассу водорослей определяли по принятой методике [7]. Среднюю за безледный период биомассу вычисляли как средневзвешенную. При этом с учетом данных зимних рейсов [5] в моменты вскрытия и замерзания плёса биомассу приравнивали к нулю.

Результаты наблюдений показали, что в период открытой воды содержание фитопланктона в освещенном слое (рис. 1) колеблется от 0.3 до 17.7 г/м<sup>3</sup>. Отчетливо выделяются две вспышки биомассы – более интенсивная весенняя и вдвое ей уступающая летняя. Весенняя вспышка характеризуется стремительным нарастанием массы водорослей от десятых долей до 17.7 г/м<sup>3</sup> и последующим спадом до 3 г/м<sup>3</sup>. Примерно 90% от общей биомассы водорослей в это время приходится на долю диатомовых. В мае доминируют *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müll., *Stephano-*

Т а б л и ц а 2

Доминирующие водоросли в фотическом слое Волжского плёса  
в 1977 г.

Дата	Вид (количество водорослей, % от всей биомассы фитопланктона)
27 IV	<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W.Sm. (21), <i>Melosira italica</i> subsp. subarctica (18), неидентифицированные зеленые (11)
4 V	<i>Stephanodiscus incognitus</i> (35), <i>S. bindera-</i> <i>nus</i> (15), <i>Melosira italica</i> subsp. subarcti- <i>ca</i> (10)
12 V	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> (31), <i>S. bindera-</i> <i>nus</i> (18)
25 V	<i>S. hantzschii</i> (68)
2 VI	<i>S. binderanus</i> (29), <i>S. hantzschii</i> (23), <i>Asterionella formosa</i> (15)
13 VI	<i>Stephanodiscus incognitus</i> (16), <i>Dinobryon</i> <i>bavaricum</i> Imhof (14), <i>Melosira italica</i> (13), <i>Skeletonema subsalsum</i> (12.5)
22 VI	<i>Asterionella formosa</i> (29), <i>Stephanodiscus</i> <i>binderanus</i> (19), <i>Diatoma elongatum</i> (17), <i>Fragilaria crotonensis</i> (16)
4 VII	<i>Stephanodiscus binderanus</i> (35), <i>S. hantz-</i> <i>schii</i> (14)
14 VII	<i>S. binderanus</i> (32), <i>S. incognitus</i> (10.5), <i>Glenodinium</i> sp. (16)
26 VII	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (57), <i>Microcys-</i> <i>tis aeruginosa</i> (14), <i>Stephanodiscus incog-</i> <i>nitus</i> (12)
8 VIII	<i>Microcystis aeruginosa</i> (42), <i>Aphanizome-</i> <i>non flos-aquae</i> (32)
15 VIII	<i>A. flos-aquae</i> (44), <i>Amphiprora ornata</i> Bail. (18)
29 VIII	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (45), <i>Melosira</i> <i>italica</i> (14)
12 IX	<i>Stephanodiscus binderanus</i> (34), <i>Aphanizo-</i> <i>menon flos-aquae</i> (21), <i>Microcystis aerugi-</i> <i>nosa</i> (13), <i>Melosira italica</i> (13)
28 IX	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (47), <i>Stephano-</i> <i>discus binderanus</i> (16)
18 X	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (42), <i>Stephano-</i> <i>discus binderanus</i> (26), <i>S. rotula</i> (Kutz.) <i>Hendey</i> (13)
9 XI	<i>S. binderanus</i> (75)
18 XI	<i>S. binderanus</i> (74), <i>S. hantzschii</i> (14)

Т а б л и ц а 3

Средняя за безледный период биомасса водорослей фотического слоя на станции наблюдения в разные годы

Дата	Диатомовые	Синезеленые	Зеленые	Весь фито- планктон
	г/м <sup>3</sup>			
1969 г.	4.13	0.33	0.17	4.67
1970 г.	0.86	0.82	0.05	1.88
1971 г.	1.52	1.12	0.20	2.87
1977 г.	3.05	1.12	0.28	4.61

*discus hantzschii* Grun., *S. incognitus* Kuzmin et Genkal, *S. binderanus* (Kütz.) Krieg., *Asterionella formosa* Hass. В июне к ним присоединяются *Melosira italica* (Ehr.) Kütz., *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge, *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Fragilaria crotonensis* Kitt. и заметно возрастает роль видов рода *Stephanodiscus* (табл. 2). Последние составляют 29–68% от общей биомассы.

Весенняя вспышка достигает максимума при температуре воды 13 °C.

В водоемах умеренных широт при переходе температуры воды через 10-градусный уровень меняется режим вертикальной устойчивости водной массы: гомотермия уступает место летней стратификации. Это служит экологической границей между весенним и летним комплексами фитопланктона. Отсутствие турбулентности, играющей транспортирующую роль, не позволяет диатомовым водорослям с их кремниевыми панцирями оставаться в фотическом слое [13]. По другой теории [2], целиком не отрицающей первой, при низких температурах выше физиологическая активность железа, к которому особенно требовательны диатомовые.

В разгар лета, в июле–августе, биомасса фитопланктона обычно колеблется от 4 до 8,5 г/м<sup>3</sup> и на 60–80% представлена синезелеными. Преобладают *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs и *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. (табл. 2).

Развитие синезеленых в разных плёсах водохранилища определяют в основном проточность и ветровое воздействие. Эти водоросли плохо переносят течения и в планктоне наиболее обильно представлены в местах, где скорость течения ниже 0,04 м/с. Расширенный участок Волжского плёса граничит с Главным, в котором летом скорость течения почти нулевая. Сильные продолжительные ветры перемещают водоросли из освещенного слоя в нижние, лишённые света. Кроме того, при перемешивании водных масс водоросли повреждаются. Так, холодным и ветреным летом 1969 г. „цветения“ воды

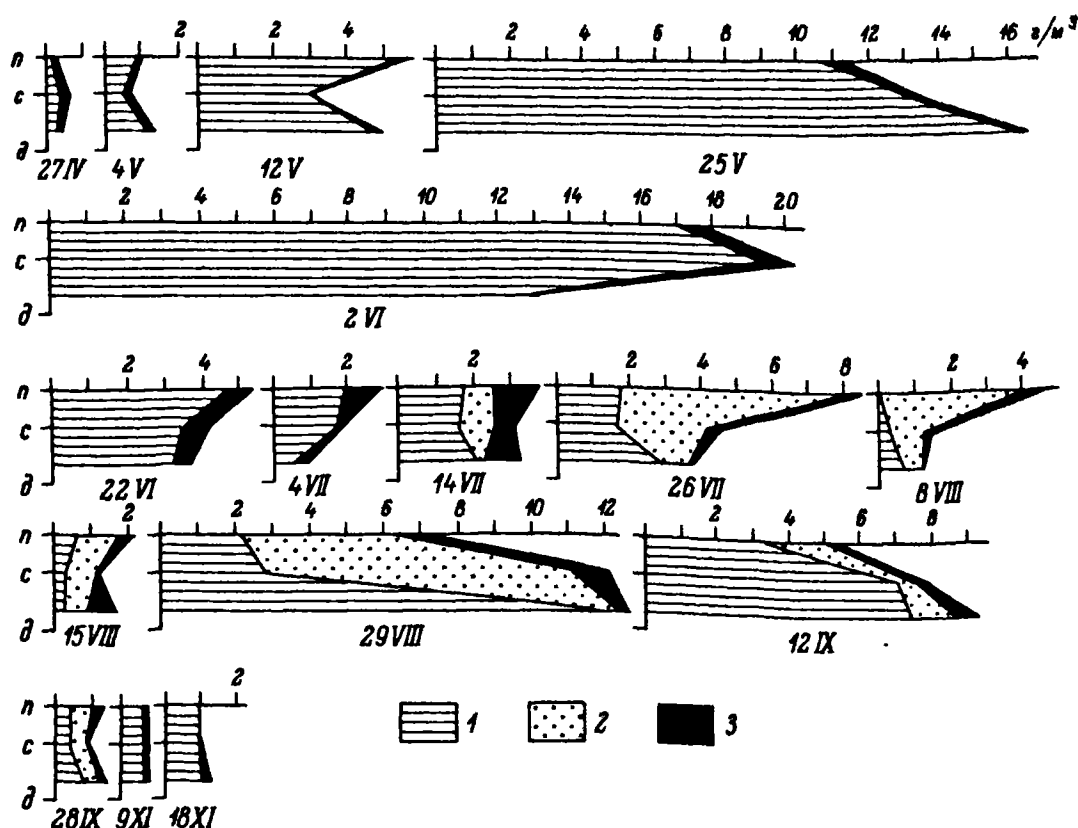


Рис. 2. Вертикальное распределение биомассы основных групп планктонных водорослей.

1 – диатомовые; 2 – синезеленые; 3 – прочие водоросли. По оси ординат – горизонт отбора проб: п – поверхность, с – середина, д – дно. По оси абсцисс – биомасса.

синезелеными не зарегистрировано (табл. 3). Метеорологические условия 1977 г. способствовали интенсивному росту синезеленых. Плавный ход их сезонной динамики нарушился из-за сильного шторма лишь однажды, 15 августа.

Биомасса диатомовых в летнем планктоне не превышает  $2 \text{ г/м}^3$ . Но *Stephanodiscus incognitus* и *Melosira italica* все же входят в разряд доминирующих по биомассе видов (табл. 2).

Наиболее низкая за вегетационный сезон биомасса фитопланктона ( $0.7\text{--}1.1 \text{ г/м}^3$ ) наблюдается осенью. Вначале ее примерно в равной степени определяют диатомовые и синезеленые с доминантами *Stephanodiscus binderanus* и *Aphanizomenon flos-aquae*, а затем целиком диатомовые с одним лидером *Stephanodiscus binderanus*. За счет последнего в первой половине октября в плёсе может наблюдаться третий подъем биомассы фитопланктона, по интенсивности не уступающий весеннему пику [5]. В 1977 г. из-за резкого снижения температуры воды (табл. 1) и затяжной облачности он не был зарегистрирован.

Постоянным компонентом фитопланктона плёса с ранней весны до поздней осени являются зеленые водоросли (рис. 1). Однако их биомасса по сравнению с таковой диатомовых и синезеленых не-

лика; сотые доли грамма в кубическом метре весной и осенью и десятые – летом. Наиболее обычны *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., виды рода *Chlamydomonas*, *Ankistrodesmus angustus* Bern., *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schroed.) Lemm., совокупность видов рода *Mougeotia*, *Dityosphaerium pulchellum* Wood, *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod.

Вертикальное распределение фитопланктона неравномерно, несмотря на типичное для водохранилища частое ветровое перемешивание (рис. 2). В какой-то мере это обусловлено значительной глубиной станции наблюдения. Максимум биомассы тяготеет к неосвещенным слоям, исключая период господства синезеленых. Приуроченность максимального содержания диатомовых к металимниону и верхнему гипolimниону отмечена в оз. Глубоком [9]. Однако физиологическое состояние фитопланктона за пределами фотического слоя гораздо хуже. Об этом свидетельствует ряд показателей, которые мы измеряли при наблюдениях [3]. Так, в слое фотосинтеза живые клетки составляют в среднем 75% от численности всех диатомовых и почти 80% от доминирующих, у дна – 61 и 64% соответственно. В верхнем слое в 1 мг сырой биомассы фитопланктона содержится 3 мкг хлорофилла „а“, а в нижнем – всего 2.3 мкг. У поверхности отношение экстинкций (оптических плотностей) ацетонового экстракта пигментов при длинах волн 434 и 474 нм составляет 2.02, у дна – 1.94. Сдвиг в синей части спектра поглощения характеризует отмирающие популяции диатомовых [11].

Средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона фотического слоя, так же как и всего столба воды (в среднем для трех горизонтов), составляет 4.6 г/м<sup>3</sup>. Она значительно выше таковой начала 70-х гг., но все же находится в пределах своих годовых колебаний (табл. 3). Для ведущих групп водорослей этот показатель тоже не выходит за границы значений, наблюдаемых в 1969–1971 гг. (табл. 3).

Однако обращает на себя внимание преобладание весной 1977 г. *Stephanodiscus hantzschii* (табл. 4), а заметные количества этой диатомеи обнаруживаются в местах с повышенным содержанием органических веществ [1, 4, 6, 10, 12]:

Таким образом, в 1977 г. в период открытой воды содержание фитопланктона в фотическом 2-метровом слое Волжского плёса варьирует от 0.3 до 17.7 г/м<sup>3</sup>, в среднем 4.6 г/м<sup>3</sup>. Отмечены две его вспышки разной интенсивности: преобладающая весенняя и менее мощная летняя. Облик растительного планктона весной определяют диатомовые, особенно представители рода *Stephanodiscus*, летом – синезеленые, главным образом *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*.



Т а б л и ц а 4

Доминирующие водоросли и их биомасса (% от общей) в максимумах развития фитопланктона в Волжском плёсе в различные годы

Сезон	1969 г.	1970 г.	1971 г.	1977 г.
Весна	Melosira islandica (18), M. italica subsp. sub- arctica (13), Stephe- nodiscus binderanus (18), S. rotula (18), Diatoma elongatum (11), Asterionella formosa (10.5)	Stephanodiscus binderanus (63), Melosira itali- ca subsp. sub- arctica (12)	Melosira islandica (44), Diatoma elongatum (23)	Stephanodiscus binderanus (29), S. hantzschii (23), Asterionella for- mosa (15)
Лето	Отсутствие вспышки	Aphanizomenon flos-aquae (58), Microcystis ae- ruginosa (10)	Aphanizomenon flos- aquae (39), Micro- cystis aeruginosa (22), Stephanodis- cus binderanus (21)	Aphanizomenon flos-aquae (57), Microcystis ae- ruginosa (14), Melosira italica (14), Stephe- nodiscus incogni- tus (12)
Осень	Stephanodiscus binde- ranus (69), Melosira islandica (28)	Отсутствие вспышки	Stephanodiscus bin- deranus (55), Fra- gillaria capucina (27), Melosira ita- lica (13)	Отсутствие вспышки

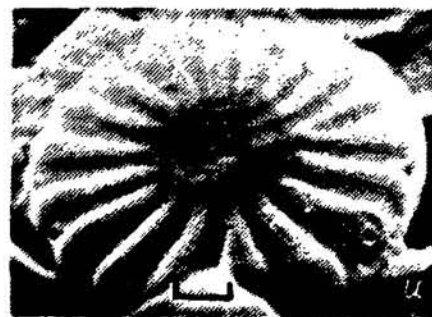
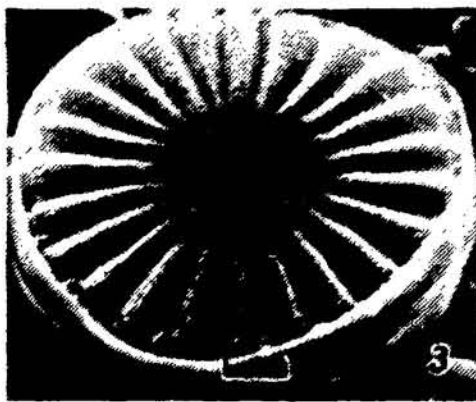
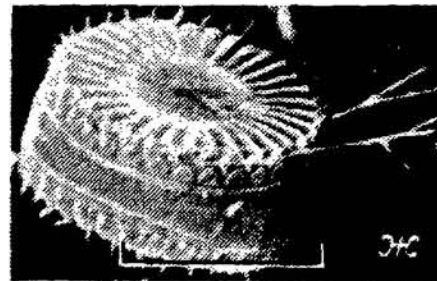
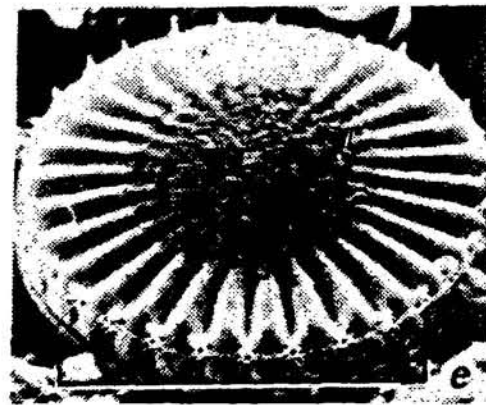
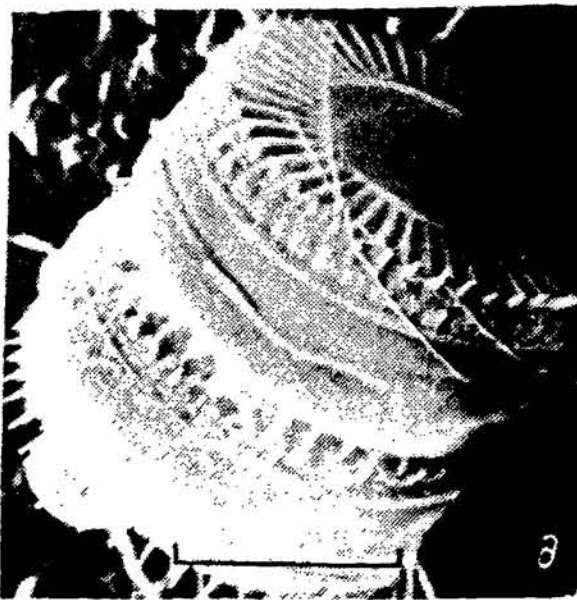
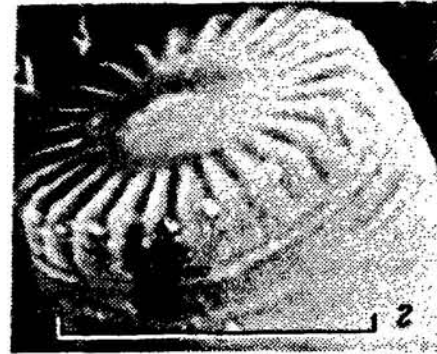
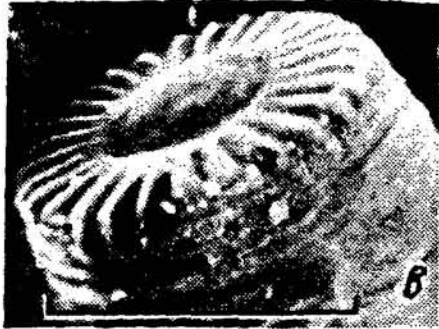
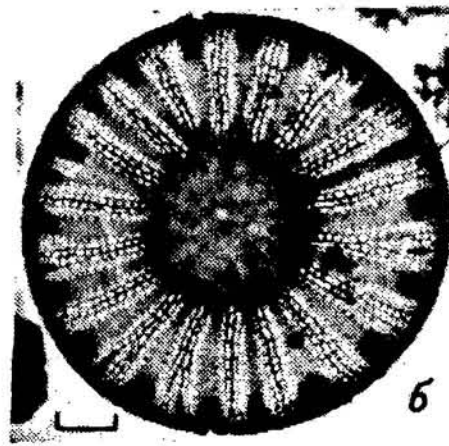
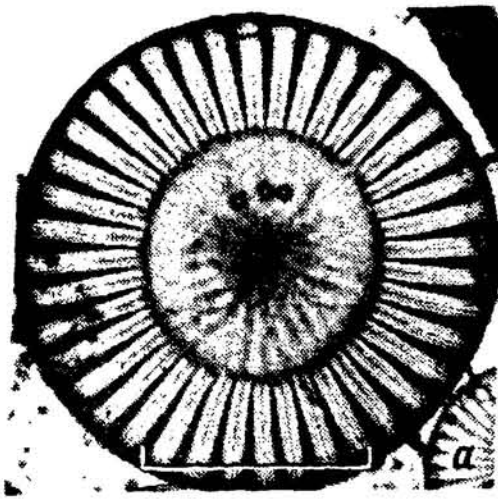
1. Г е н к а л С.И., К у з ь м и н Г.В. Виды рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) как показатели антропогенного эвтрофирования каскада волжских водохранилищ // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья: Тез. докл. Казань, 1977. С. 61-63.
2. Г у с е в а К.А. О роли перемешивания вод в периодичности развития планктонных диатомей // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4, № 3. С. 3-8.
3. Е л и з а р о в а В.А. О выживании летом весенних форм планктонных диатомей // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 56-66.
4. Е л и з а р о в а В.А. Состав и биомасса фитопланктона Иваньковского водохранилища // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 43-55.
5. Е л и з а р о в а В.А. Динамика и распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985. С. 199-223.
6. К у з ь м и н Г.В. Современное состояние фитопланктона Волги // Вторая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Борок, 1974. С. 85-90.
7. М е т о д и к а изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.
8. Р ы б и н с к о е водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 360 с.
9. Ч е к р ы ж е в а Т.А. Пространственная структура пресноводного фитопланктонного сообщества: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 21 с.
10. D u t h i e H.C., S r e e n i v a s a M.R. Evidence for the eutrophication of lake Ontario from the sedimentary diatom succession // Proc. 14th conf. Great Lakes Res., Toronto, 1971. Michigan, 1971. P. 1-13.
11. G o r h a m E. Chlorophyll derivatives in surface muds from the English lakes // Limnol., Oceanogr. 1960. Vol. 5. P. 29-33.
12. K a b l e L. Über das Verhalten der Kieselalge *Stephanodiscus hantzschii* Grun. in mecklenburgischen Gewässern // Wiss. Ztschr. Univ. Rostok. Math.-naturwiss. R. 1971. Bd 20, N 9. S. 707-715.
13. (L u n d J.W.G.) Л у н д Д.В. Значение турбулентности воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов рода *Melosira* (Algae) // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 2. С. 176-187.

МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ  
ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ  
РОДА CYCLOTELLA KUTZ.

Род *Cyclotella* объединяет большое число видов, обитающих как в пресных, так и солоноватых водах. Многие представители рода чрезвычайно редки [14]. Наиболее часто и обильно в водоемах развивается *C. meneghiniana* Kutz. [9, 11, 12]. По нашим наблюдениям, в волжских водохранилищах к массовым видам рода относятся также *C. pseudostelligera* Hust. и *C. atomus* Hust. Численность последних в Рыбинском водохранилище весной 1982 г. достигала соответственно 2100 и 300 тыс. кл./л. Следует отметить, что ареал распространения отмеченных видов рода в пределах СССР не ограничивается только волжскими водохранилищами [2, 5-8].

В последние годы при проведении гидробиологических и флористических исследований все шире используют методы электронной микроскопии. Иногда возникают трудности идентификации указанных полиморфных видов, тем более, что немногочисленные опубликованные работы, посвященные их изучению, особенно в СЭМ, мало доступны для широкого круга специалистов. Если же учесть, что систематика диатомовых водорослей, в том числе и рода *Cyclotella*, базируется в основном на морфологии панциря, то станет понятной необходимость ее изучения на современном уровне, с использованием методов трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии.

Материалом послужили количественные и качественные пробы, собранные нами в течение вегетационного сезона 1982 г. на четырех станциях: ст. 1 (р. Сутка выше дер. Горохово), ст. 2 (устье р. Сутки, приток Рыбинского водохранилища), ст. 3 (глубоководная станция Коприно на Рыбинском водохранилище и ст. 4 (канал в пос. Борок). Параллельно с отбором проб фитопланктона определялись температура воды, прозрачность, содержание кремнекислоты (колориметрический метод). Кроме того, были использованы материалы по Чебоксарскому водохранилищу и оз. Плещеево, любезно предоставленные А.Г. Охапкиным и И.М. Балоновым. Исследование морфологии диатомей проводилось в ТЭМ фирмы „Tesla“-BS 613



и в СЭМ - „JEOL“-JSM-25S. Количественная обработка проб с помощью ТЭМ осуществлялась по разработанному нами методу. При описании использовалась общепринятая терминология [10, 13, 15, 23].

*Cyclotella meneghiniana* Kutz., [21]:50, Pl 30, fig. 68.

Тщательное изучение морфологии панциря этого вида по материалам из Южной Америки и из коллекции Кютцинга с помощью СМ, ТЭМ и СЭМ было проведено Шоманом и Арчибалдом [25], что позволило дать им расширенное описание вида с учетом данных электронной микроскопии. Отметим основные моменты их концепции *C. meneghiniana*. Во-первых, поверхность створки четко различается на центральную и краевую зоны. Во-вторых, краевые подпертые выросты, окруженные тремя порами, имеются на каждом ребре. В-третьих, выше каждого отверстия выроста располагается один большой шип и несколько небольших латеральных, причем последние иногда отсутствуют. В-четвертых, в средней части альвеол имеются два ряда более крупных, чем у края, пор.

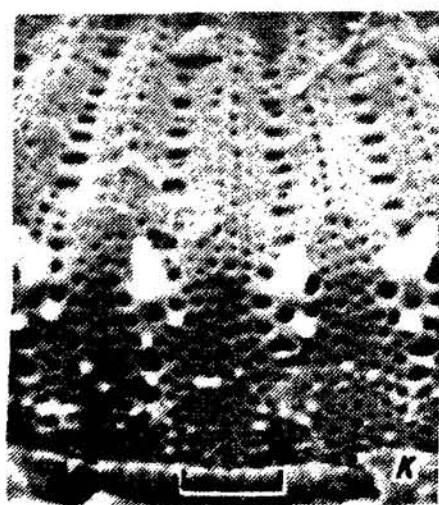
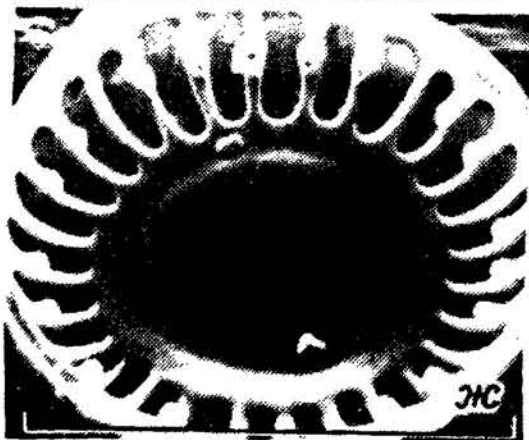
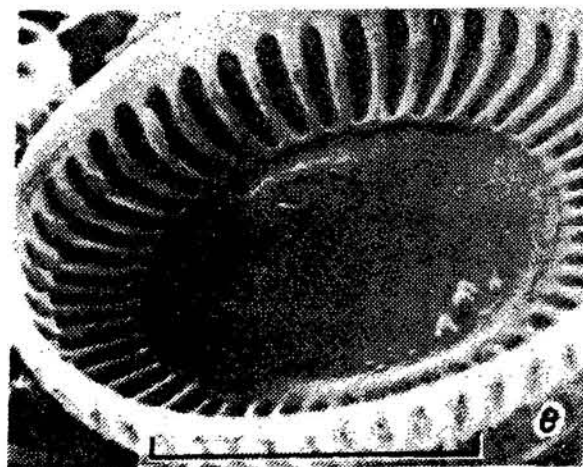
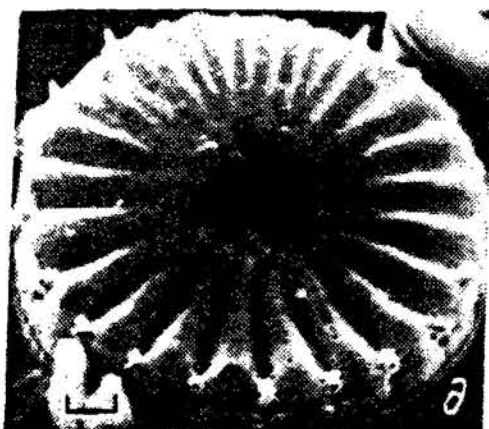
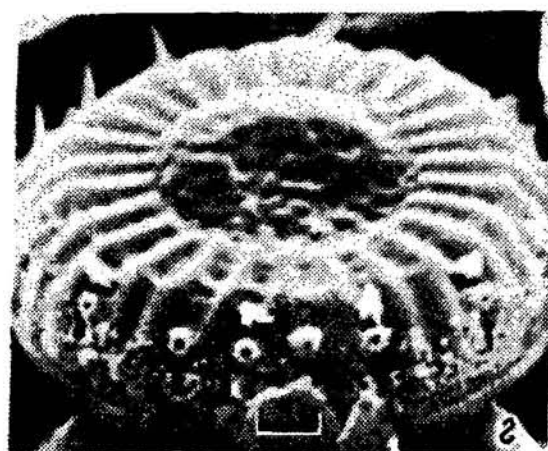
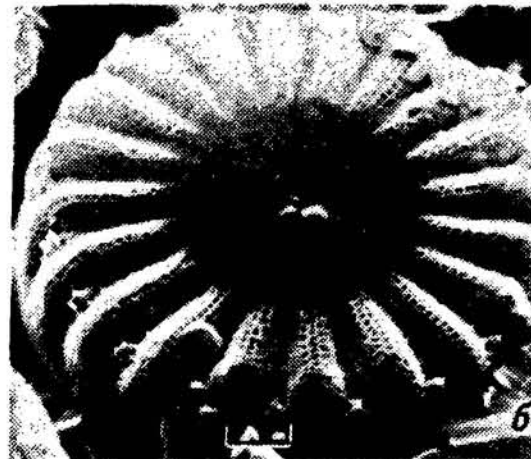
В собранном материале встречались два резко отличающихся морфотипа (рис. 1, а д; 1, б, и), причем под описание типовой формы хорошо подходит первый. На створках второго морфотипа центральная и краевая зоны не так резко отграничены, краевые подпертые выросты встречаются не на каждом ребре, а шипы вообще отсутствуют. Шоман и Арчибалд [25] такие формы относят к аномальным. Однако мы не можем их отнести к аберрантным особям, поскольку клетки с такими створками встречались в популяции в значительном количестве. К тому же между этими крайними морфотипами можно наблюдать переходные формы по расположению и строению краевых подпертых выростов и шипов и по форме центрального поля. На створке краевые подпертые выросты могут встречаться на каждом втором-третьем ребре (рис. 1, и). Иногда на некоторых ребрах они отсутствуют (рис. 2, в, г, ж). В отличие от материалов Шомана и Арчибалда, в нашем материале на краевых подпертых выростах имелись 2 поры (рис. 2, з), а не три. Интересно, что даже на створках, имеющих типичное строение шипов (рис. 1, в, г, д, ж; 2, а), наблюдались случаи, когда на одной створке их число вокруг отверстий выростов было непостоянным (рис. 2, к).

Как переходный вариант к панцирям без шипов (рис. 1, з, и; 2, б, в) можно отметить формы, на створках которых выше отверстия выростов имелся только один крупный шип, причем он располагался то над самым отверстием краевого подпертого выроста (рис. 1, е), то на расстоянии от него (рис. 2, г). Иногда шипы над

---

Рис. 1. *Cyclotella meneghiniana* Kutz.

а, б, е, з, и - общий вид створки; в, г - створки одного панциря; д - короткая цепочка; ж - панцирь с хитиновыми щетинками, выходящими из краевых подпертых выростов. а, б - ТЭМ; в-и - СЭМ. Масштаб соответствует 1 мкм (б, з, и) и 10 мкм (а, в-ж).





некоторыми выростами отсутствовали вообще (рис. 2, г). Центральное поле варьировало от хорошо выраженной тангентальной волнистости до почти плоского поля (рис. 1, 2). По описанию [25], число центральных подпертых выростов колеблется от 0 до 7. По нашим наблюдениям, оно также было непостоянным (рис. 1, а, б; 2, е, ж). Ориентация внутренней части двугубого выроста на створках была непостоянной: щель располагалась то параллельно ребрам (рис. 2, е), то под некоторым углом к ним (рис. 2, ж). У этого вида внутренняя поверхность ребер бесструктурна (рис. 2, е, ж, з), внешняя — с крупными мелкими порами (рис. 2, к).

Трудности при идентификации *C. meneghiniana* возникают в случае, если в популяции диатомей вместе с ней встречается и *C. cryptica* Reimann et al. По описанию, диапазоны изменчивости диаметра створки и числа штрихов в 10 мкм у обоих видов совпадают [25]. Основные отличительные признаки *C. cryptica* от *C. meneghiniana* заключаются в том, что у первой створки плоские и нет четкой границы между центральной и краевой зонами, т. е. штрихи проникают и в центральное поле [22]. Однако у *C. meneghiniana* также встречаются клетки с плоскими створками, поэтому, вероятно, этот признак не имеет большой таксономической ценности.

Что касается других признаков, то в них, как и в случае с *C. meneghiniana*, наблюдается значительная изменчивость. Шоман и Арчибалд [25] показали, что расположение краевых подпертых выростов на створке варьирует: они встречаются то на каждом ребре, то от второго до четвертого. Следует отметить, что в некоторых случаях они с внешней поверхности имеют вид коротких трубок. Шипы то встречаются, то нет. Согласно опубликованным микрофотографиям, полученным в СЭМ, даже у одного и того же панциря на одной створке шипы могут присутствовать, а на другой — отсутствовать [16]. Остается единственный признак, по которому можно различать указанные виды, — структура центрального поля. В СЭМ это сделать не всегда легко (рис. 2, д), поэтому в таких случаях лучше пользоваться ТЭМ [4].

Проблема точного определения рассматриваемых видов осложняется еще и другими обстоятельствами. Во-первых, в настоящее время в литературе отсутствуют данные по строению внутренней поверхности створки *C. cryptica*. В нашем материале этот вид, к сожалению, встречался очень редко и описано строение только с внешней поверхности створки. Вполне возможно, что в будущем при исследо-

---

Рис. 2. *Cyclotella meneghiniana* Kutz.

а-г — общий вид створок; е, ж — внутренняя поверхность; з — внутренняя часть краевого подпертого выроста; и, к — строение шипов, альвеол и загиба створки; д — *C. cryptica* Reimann et al. а-к — СЭМ. Масштаб соответствует 1 мкм (а, б, г, д, з-к) и 10 мкм (в, е, ж).



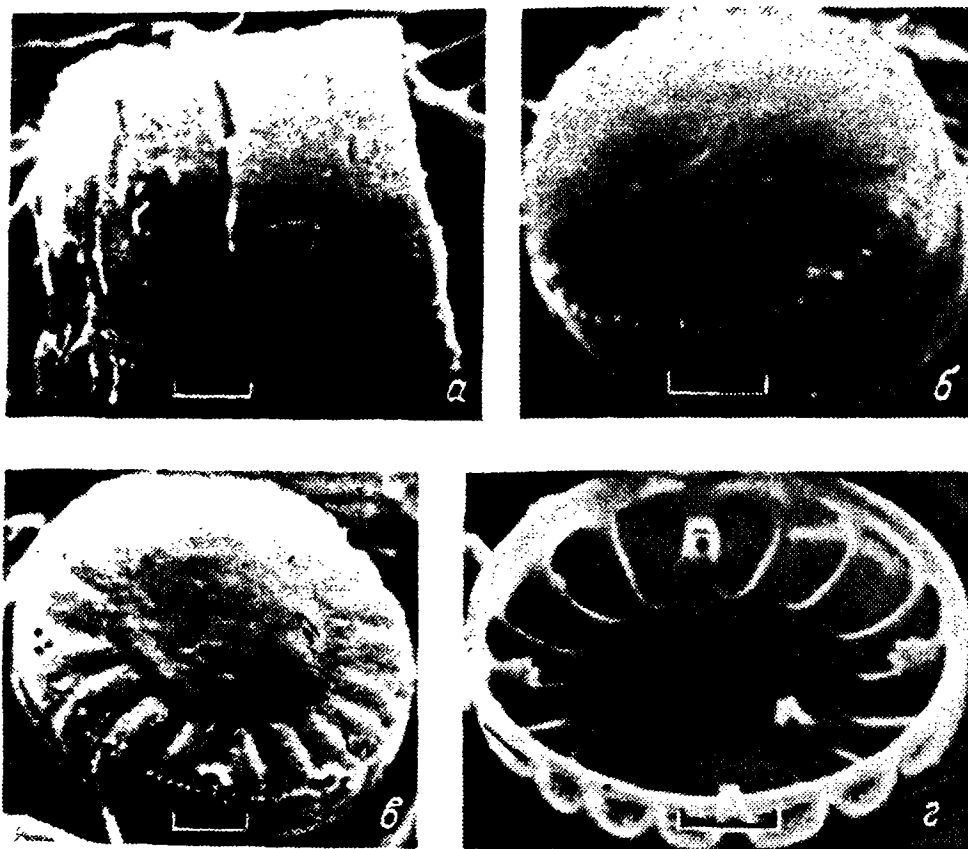


Рис. 3. *Cyclotella atomus* Hust.

а – панцирь; б, в – внешняя поверхность створки; г – внутренняя поверхность. а-г – СЭМ. Масштаб соответствует 1 мкм.

вании *C. cryptica* именно с внутренней поверхности створки будут обнаружены какие-то дополнительные качественные признаки, характерные только для этого вида. Во-вторых, по литературным сведениям [26, 27], несколько клонов *C. cryptica*, включая и типовой Т-13L, в зависимости от солености воды были способны продуцировать створки формы „meneghiniana”. Однако позднее было показано, что *C. meneghiniana* иногда также образует створки формы „cryptica” [18, 19]. Итак, хотя некоторые исследователи и считают, что *C. meneghiniana* и *C. cryptica* – два самостоятельных вида [26], имеющиеся данные не позволяют пока однозначно ответить на этот вопрос.

*Cyclotella atomus* Hust. in Huber-Pestalozzi, [20]:  
398, fig. 486.

Изучение морфологии панциря этого вида в ТЭМ было проведено нами ранее [4]. В данном сообщении остановимся на результатах, полученных с помощью СЭМ. Створки плоские или слегка тангентально-волнистые (рис. 3, а-в). Центральное поле хорошо отграничено от краевой зоны створки как с внутренней, так и с наружной поверхности (рис. 3, в, г). Краевые и центральный подпертый выросты на внешней поверхности створки представлены круглыми отверстиями (рис. 3, б-г). На границе поверхности створки с ее загибом имеется кольцо хорошо заметных гранул (рис. 3, б, в). Краевые подпертые

выросты с внутренней поверхности окружены двумя подпорками (рис. 3, г). Внутренняя часть шелевидного выроста ориентирована под углом к ребрам (рис. 3, г). По общему абрису створки в ТЭМ и СЭМ *C. atomus* близка к *C. meneghiniana*, но от последней хорошо отличается значительно меньшим диаметром створки, большим числом штрихов в 10 мкм, отсутствием шипов и более редким расположением на створке краевых подпертых выростов.

*Cyclotella pseudostelligera* Hust. in Huber-Pestalozzi, [20]: 397, fig. 485.

По описанию этот вид очень близок к *C. stelligera* Cl. et Grun. и отличается от последней лишь большим числом штрихов в 10 мкм и наличием кольца шипов по краю створки. Установлено, что число штрихов в 10 мкм у представителей рода *Cyclotella* находится в определенной закономерности – уменьшается с увеличением диаметра створки [3]. Поэтому можно с уверенностью утверждать, что размаху диаметра створки в 5–25 мкм для *C. stelligera* должен соответствовать больший, чем приводится в диагнозе этого вида (10–12), диапазон изменчивости числа штрихов в 10 мкм, особенно в сторону увеличения для мелких клеток, что и подтверждается имеющимся у нас материалом.

В отношении же кольца шипов работами многих исследователей показано, что они представляют собой краевые подпертые выросты и имеются у всех изученных в ТЭМ и СЭМ представителей рода *Cyclotella*, в том числе и у *C. stelligera* [1]. Вероятно, описание последней было выполнено по сильно окремнелым створкам, так как в этом случае грубоструктурный панцирь маскирует краевые подпертые выросты, на что указывал еще Раунд при изучении рода *Cyclotella* [24]. С учетом вышеизложенных замечаний таксономическую ценность этого признака можно приравнять к нулю.

Близко к *C. pseudostelligera* по морфологии створки стоит и *C. wolterecki* Hust., которая отличается по диагнозу от рассматриваемого вида меньшим диаметром центрального поля и большим числом штрихов в 10 мкм. Изучение *C. pseudostelligera* с помощью ТЭМ показало, что у этого вида наблюдается значительная изменчивость по диаметру створки, числу штрихов в 10 мкм, размеру и структуре центрального поля и альвеол, степени окремнелости створки, при этом по структуре альвеол и небольшому диаметру клетки выделялась *C. species*. Было высказано предположение, что *C. pseudostelligera*, *C. wolterecki* и *C. species* конспецифичны с *C. stelligera*.

С целью получения новой информации по морфологии панциря этих видов и проверки нашей гипотезы мы просмотрели материал и в СЭМ. Оказалось, что в популяции *C. pseudostelligera* встречался целый набор морфологических вариантов панциря. Во-первых, обе створки могут относиться к одному морфотипу: „*stelligera*“, „*pseudostelligera*“, „*wolterecki*“ или „*species*“. Однако при этом центральное поле одной створки может быть вогнутым, а второй – выпуклым (рис. 4, а, б), выпуклым и плоским (рис. 4, д, е), выгнутым и плоским (рис. 4, ж, з), обе створки

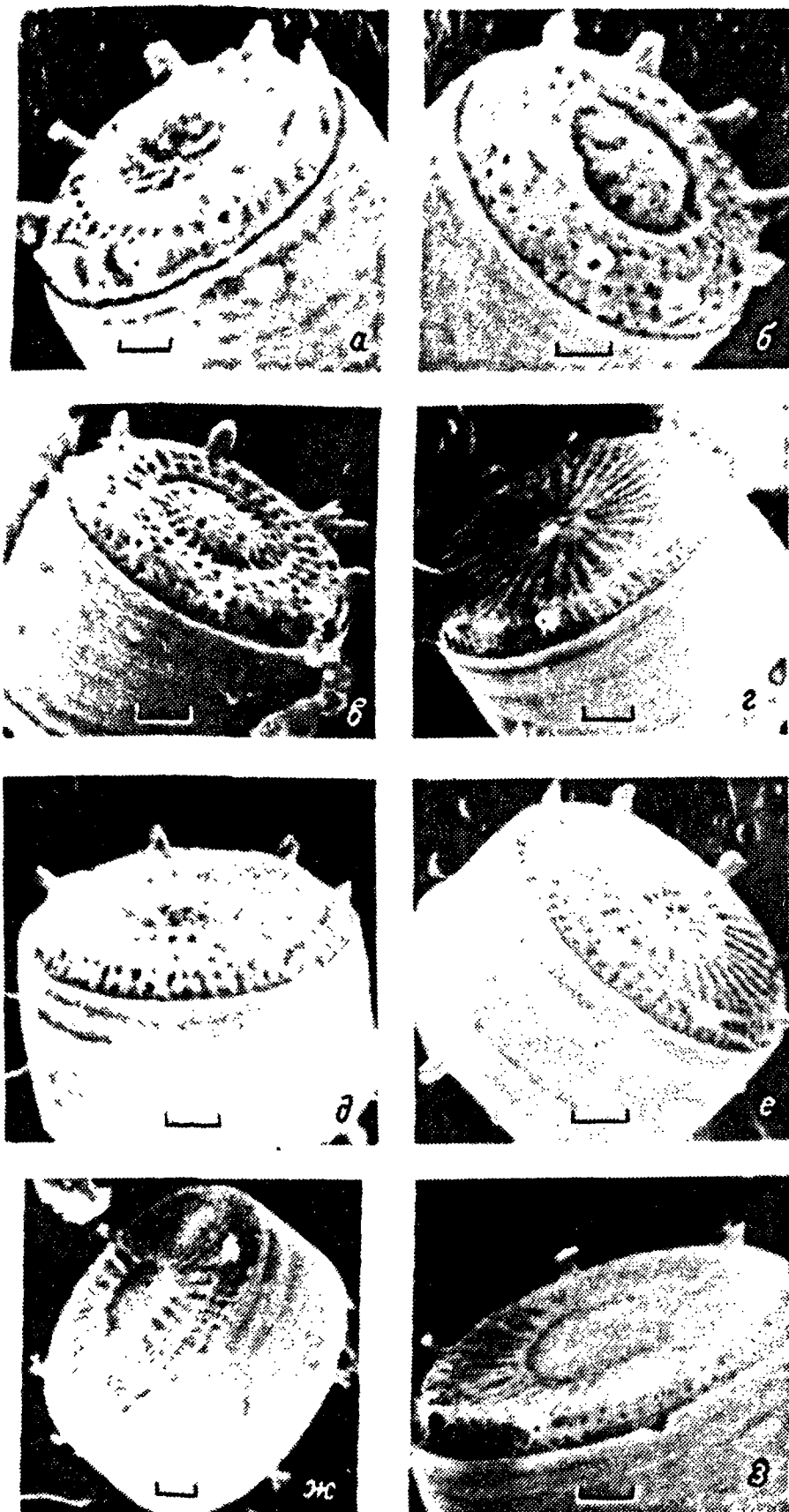


Рис. 4. *Cyclotella pseudostelligera* Hust.

а, б; в, г; д, е; ж, з; и, к; л, м; н, о; п, р – створки одного панциря. а – р – СЭМ. Масштаб соответствует 1 мкм.

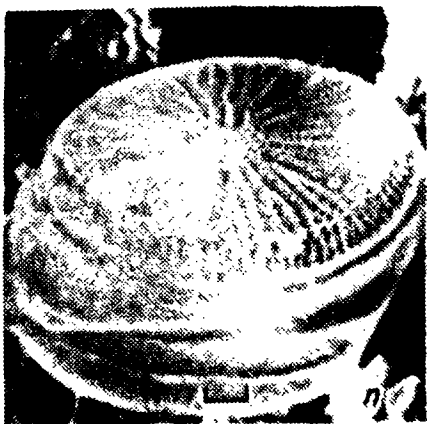
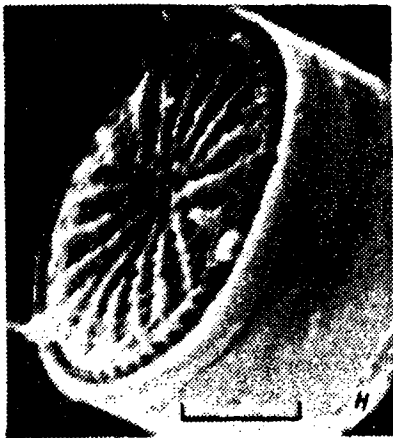
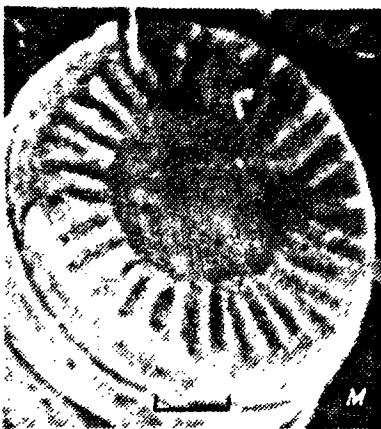
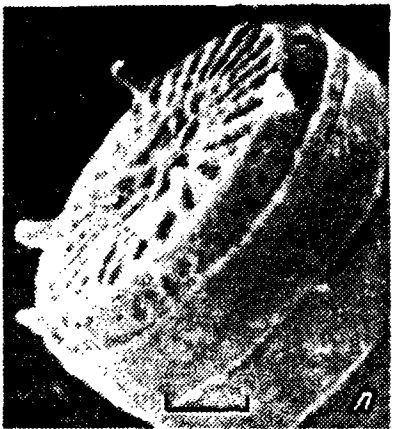
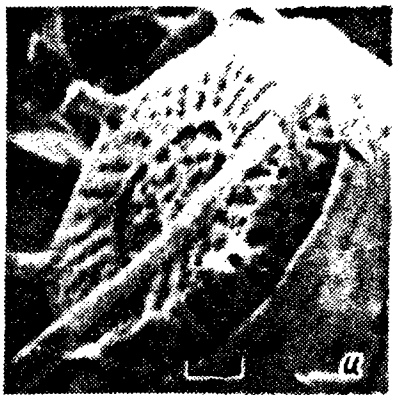


Рис. 4 (продолжение).

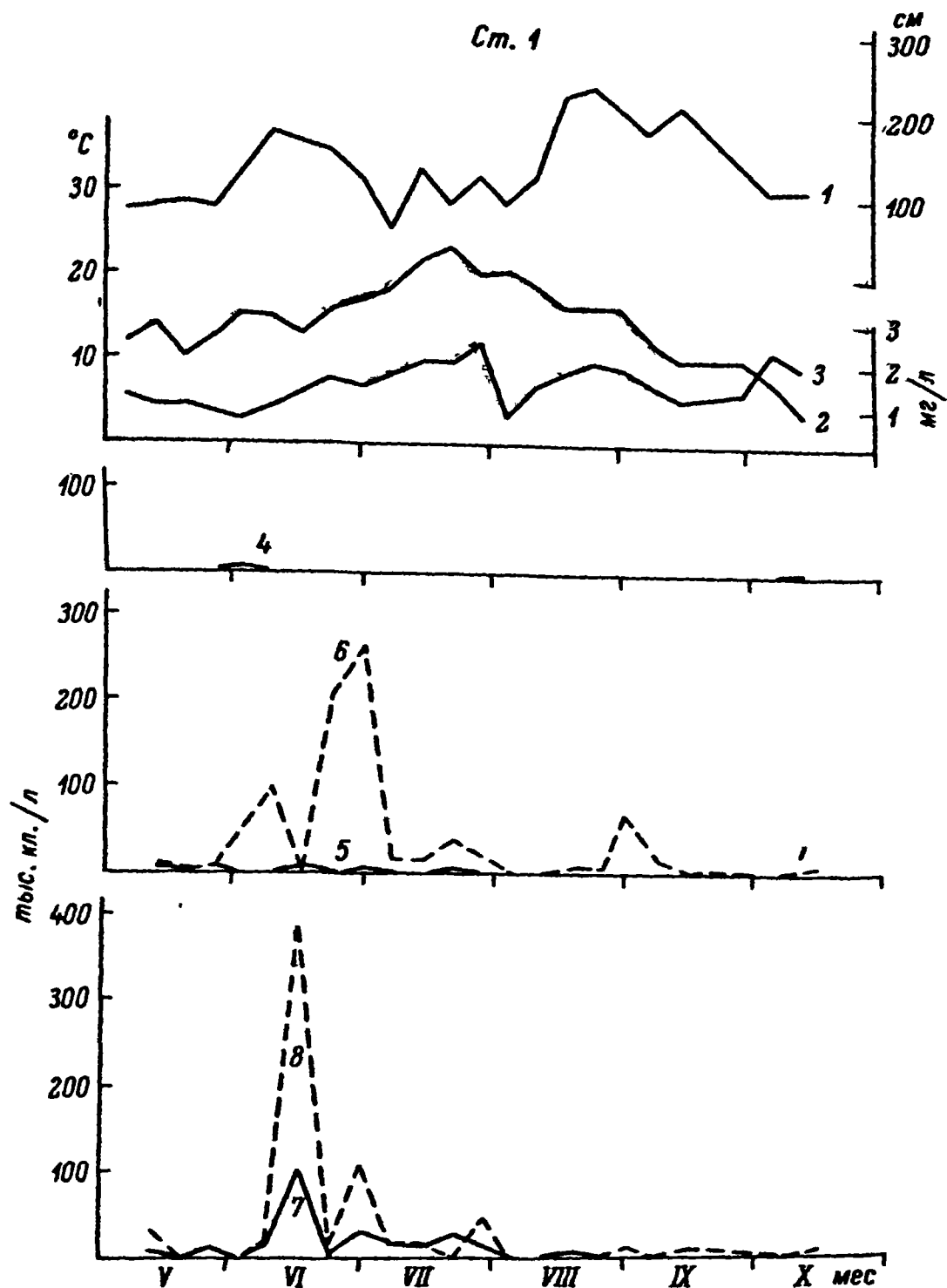


Рис. 5. Сезонные изменения прозрачности (1, см), температуры (2, °C), содержания кремния (3, мг/л) и численности *Cyclotella pseudostelligera* (4-8 тыс. кл./л) на ст. 1-4.

4 - форма „stelligera” без розетки; 5 - „wolterecki”; 6 - „species”; 7 - „pseudostelligera” с розеткой ареол в центре створки; 8 - то же без розетки, 9 - форма „stelligera” с розеткой ареол.

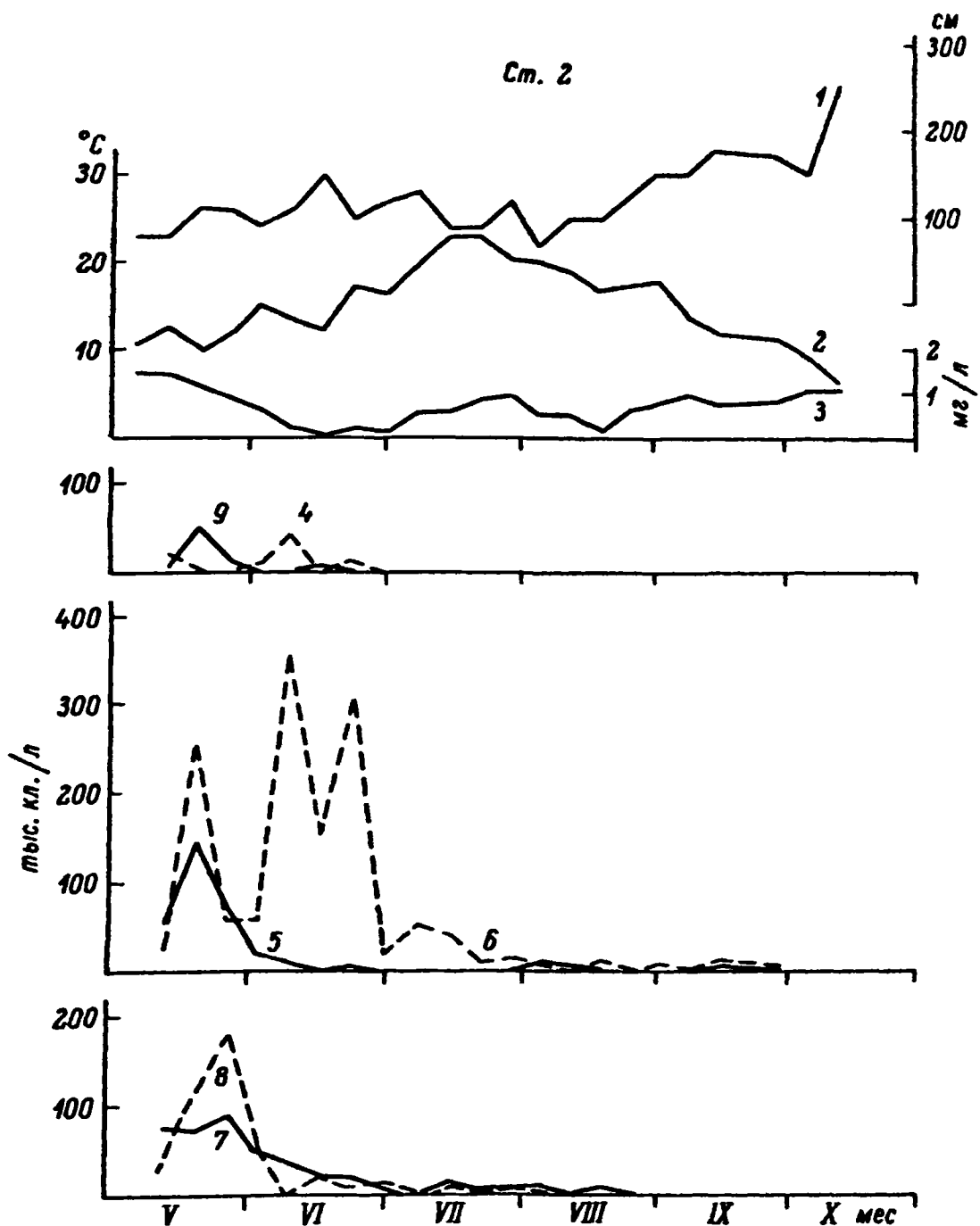


Рис. 5 (продолжение).

плоскими (рис. 4, н-р). Во-вторых, створки одного и того же панциря могут относиться к разным морфотипам: например, „stelligera” и „pseudostelligera” (рис. 4, в, г), „stelligera” и „wolterecki” (рис. 4, и, к), „stelligera” (или „pseudostelligera”) и „species” (рис. 4, л, м). При этом центральное поле также может быть выпукло-вогнутым или плоским (рис. 4, в, г; 4, н-м). По некоторым литературным данным, появление в популяции *C. pseudostelligera* тех или иных морфотипов зависит от содержания кремния в водоеме. При его недостатке появляется форма „wolterecki” [17].

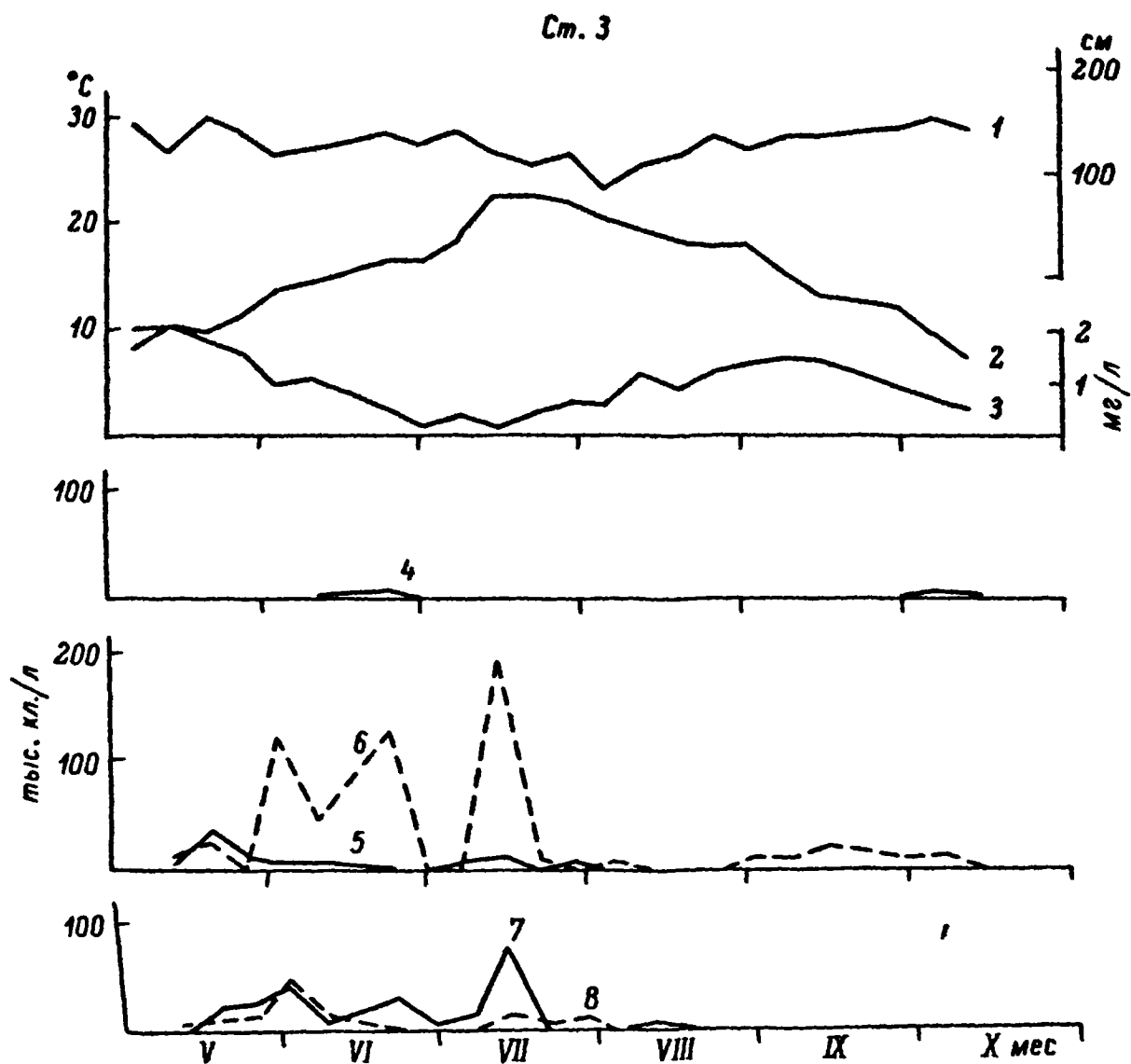


Рис. 5 (продолжение).

Мы попытались найти корреляцию между появлением в популяции *C. pseudostelligera* разных морфотипов, их соотношением и некоторыми абиотическими факторами в течение вегетационного периода (рис. 5). Из наших наблюдений следует, что соотношение рассматриваемых форм в течение сезона на разных станциях имеет свои особенности, однако наибольшее количественное развитие отмечено во время весеннего пика диатомей после прогрева воды до 10–15 °C. На ст. 1–3 наиболее обильны в это время морфотипы „species” и „pseudostelligera” без розетки ареол в центральном поле створки, а на ст. 4 преобладают „wolterecki” и „pseudostelligera” с розеткой. На всех станциях „stelligera” появляется в небольшом количестве. Осенью же наблюдается незначительное развитие формы „species” при температуре воды 5–10 °C. Какой-то прямой связи между прозрачностью воды и ее температурой и соотношением морфотипов в популяции нами не отмечено.

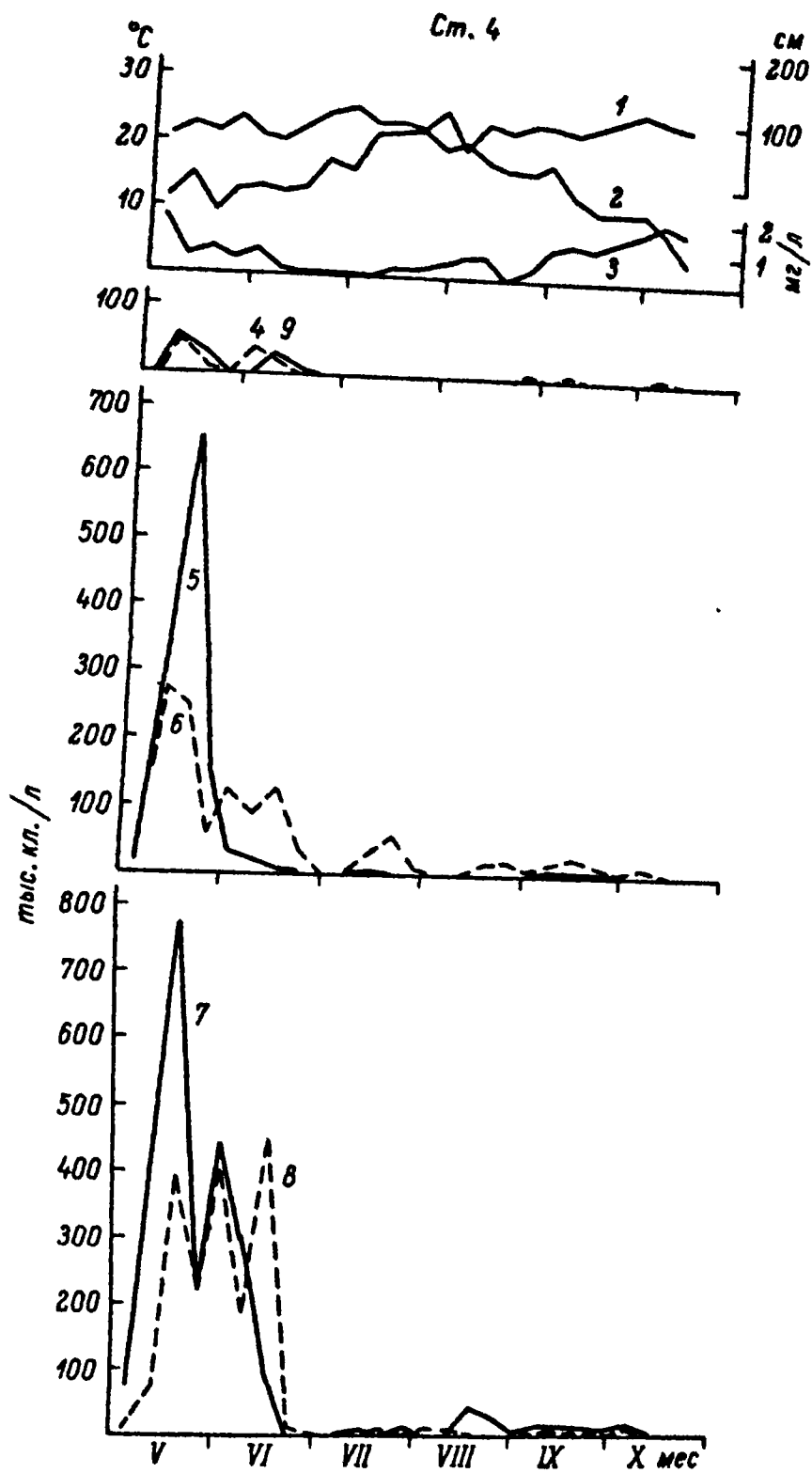


Рис. 5 (продолжение).

Что касается содержания кремния в воде, то у нас получалась картина, скорее противоречащая данным Белчера с соавторами [17], чем подтверждающая их. На второй и третьей станции при уменьшении содержания кремния в воде численность форм „wolterecki” начинает уменьшаться, а не увеличиваться (рис. 7, 8). На четвер-



той же станции соотношение морфотипов „wolterecki“ и „pseudostelligera“ приблизительно равное при достаточном количестве кремния в воде (рис. 9). Вероятно, существует какой-то другой механизм появления и соотношения рассматриваемых форм в популяции, прямо не связанный с указанными физико-химическими факторами среды.

Таким образом, изучение популяций *C. pseudostelligera* с помощью СЭМ позволило обнаружить удивительный феномен, присущий и другим родам (*Stephanodiscus*) центрических диатомей, — разностворчатость панциря — и подтвердить наше предположение о принадлежности всех этих форм к одному виду. Соблюдая приоритет первоописания, приводим расширенный диагноз вида.

*Cyclotella stelligera* Cl. et Grun in Van Heurck, [21]: 94/22–25.

Synonyms: *C. pseudostelligera* Hust. in Huber-Pestalozzi, [20]: 397, fig. 485; *C. wolterecki* Hust. in Huber-Pestalozzi, [20]: 399, fig. 488 A.

Клетки одиночные. Створки круглые, плоские или выпукло-вогнутые, 2,2–25 мкм в диаметре (рис. 4, 5). Краевая зона составляет 0,2–0,9 радиуса створки, альвеолярных штрихов 10–50 в 10 мкм. Структура центрального поля варьирует от хорошо выраженной розетки ареол до полного их отсутствия. На загибе створки один шелевидный и кольцо подпертых выростов.

Пресноводный, планктонный, широко распространенный вид.

Итак, наши исследования показали, что у представителей рода *Cyclotella* наблюдается значительная изменчивость по всему комплексу морфологических признаков, используемых в диагностике видов и рода, что обязательно необходимо учитывать при проведении систематических, флористических и гидробиологических работ.

#### Л и т е р а т у р а

1. Генкал С.И. О тонкой структуре створки диатомей *Cyclotella pseudostelligera* Hust. (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 909–910.
2. Генкал С.И. К флоре диатомовых водорослей р. Анадырь // Новости систематики низших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 7–9.
3. Генкал С.И., Кузьмин Г.В. Количественные закономерности изменчивости некоторых структурных элементов створки у видов рода *Stephanodiscus* Ehr. и *Cyclotella* Kutz. (Bacillariophyta) // Материалы 6 конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1978. С. 32.
4. Генкал С.И., Кузьмин Г.В. О новых для флоры СССР представителях рода *Cyclotella* Kutz. (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. Л., 1979. Т. 16. С. 3–5.
5. Генкал С.И., Левадная Г.Д. Новые данные к флоре диатомовых водорослей реки Оби // Новости систематики низших растений. Л., 1980. Т. 17. С. 3–7.

6. Генкал С.И., Кузьмина А.Е. О новых центрических диатомеях для флоры Енисея // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1984. № 62. С. 11-15.
7. Генкал С.И., Одиноцкий В.В. Новые данные к флоре диатомовых водорослей р. Селенги // Новости систематики низших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 12-14.
8. Генкал С.И., Лаугасте Р.А. Новые данные к флоре диатомовых водорослей водоемов Эстонии // Новости систематики низших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 32-35.
9. Кузьмин Г.В., Охалкин А.Г. Фитопланктон р. Волги на трассе строительства Чебоксарского водохранилища и прогноз его альгологического режима // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1976. С. 32-37.
10. Макарова И.В. Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 192-213.
11. Приймаченко А.Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 1(4). С. 82-101.
12. Приймаченко А.Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966. С. 3-35.
13. Росс Р., Кокс А., Караева Н.И., Мани Д.Г., Паддок Т.Б., Симонсен Р., Симс П.А. Исправленная терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водорослей // Бюл. науки. 1983. № 5. С. 65-76.
14. Скабичевский А.П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М., 1960. 349 с.
15. Anonymous. Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 323-354.
16. B a d o u r S.S. Experimental separation of cell division and silica shell formation in *Cyclotella cryptica* // Arch. Microbiol. 1968. Vol. 62, N 1. P. 122-127.
17. B e l c h e r J.H., S w a l e E.M., H e r o n J. Ecological and morphological observation on a population of *Cyclotella pseudostelligera* Hustedt // J. Ecol. 1966. Vol. 54, N 2. P. 335-340.
18. D e s i k a c h a r y T.V., R a o V.N.R. Studies on *Cyclotella meneghiniana* Kutz.: III. The frustule // Proc. Indiana Acad. Sci. B. 1973. Vol. 77, N 2. P. 78-91.
19. H o o p s H.J., F l o y d G.L. Ultrastructure of the centric diatom, *Cyclotella meneghiniana*: vegetative cell and auxospore development // Phycologia. 1981. Vol. 18, N 4. P. 424-435.

20. H u b e r - P e s t a l o z z i G. Das Phytoplankton des Susswassers // Die Binnengewasser. Stuttgart, 1942. Bd 16, T 2, H. 2. 549 S.
21. K u t z i n g F.T. Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen, 1844. 152 S.
22. R e i m a n n B.E.F., L e w i n J.C., G u i l l a r d R.R.L. *Cyclotella cryptica*, a new brackish-water diatom species // Phycologia. 1963. Vol. 3, N 2. P. 74-84.
23. R o s s R., C o x E.J., K a r a y e v a N.I., M a n n D.G., P a d d o c k T.B.B., S i m o n s e n R., S i m s P.A. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedwigia. 1979. Beih. 64. P. 513-533.
24. R o u n d F.E. The delineation of the genera *Cyclotella* and *Stephanodiscus* by light microscopy transmission and reflecting electron microscopy // Nova Hedwigia. 1970. Beih. 31. P. 591-604.
25. S c h o e m a n F.R., A r c h i b a l d R.E.M. The diatom flora of Southern Africa // CSIR Species Report. 1980. N 6. 149 p.
26. S c h u l t z M.E. Salinity-related polymorphism in the brackish-water diatom *Cyclotella cryptica* // Canad. J. Bot. 1971. Vol. 49, N 8. P. 1285-1289.
27. S c h u l t z M.E., T r a i n o r F.R. Production of male gametes and auxospores in a polymorphic, clone of the centric diatom *Cyclotella* // Canad. J. Bot. 1970. Vol. 48, N 5. P. 947-951.
28. V a n H e u r c k H. Synopsis des diatomees de Belgique. Anvers. 1880-1881. (Atlas). 1885. (Texte). 235 p.

К СИСТЕМАТИКЕ РОГОЗА ШИРОКОЛИСТНОГО  
(*TYPHA LATIFOLIA* L.)  
НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Гидрофильный род *Typha* L. распространен во многих флористических областях обоих полушарий. Его представители выступают мощными эдификаторами и часто образуют обширные по площади монодоминантные ценозы в прибрежных зонах озер и пойменных водоемов, а также на мелководьях большинства водохранилищ.

Систематика этого рода изучена недостаточно. Нередко виды рогозов с широкими ареалами – линнеоны [5] при тщательном критико-систематическом изучении, например в классических исследованиях Кронфельда [8] и Гребнера [6], представляют группы близкородственных видов и гибридов.

Е.Г. Победимова [2] в статье „О новых видах рода *Typha* L.“ не только поддержала выводы В.Л. Комарова [1] о нетождественности *Typha orientalis* C. Presl. и *T. shuttleworthii* Koch et Sond., но и обосновала необходимость критического изучения отечественного материала. Именно она показала, что, если сравнительно неплохо изучены западноевропейские виды, то восточноевропейские, и особенно сибирские, исследованы недостаточно. Хотя последующие авторы и поставили под сомнение некоторые описанные ею виды, все же самым важным и не вызывающим сомнения в ее обработках является утверждение о нетождественности рогозов западных и восточных.

Объектом наших исследований послужил рогоз широколистный – *T. latifolia* L., который многими учеными приводится как вид с широким гомарктическим ареалом. При критико-систематическом изучении обширного гербарного материала данного вида с территории СССР для ряда образцов нами были выделены новые признаки (форма „ушек“, или „плечей“, листовых влагалищ, у пыльников – форма надсвязников и длина ножки, длина волосков на оси тычиночной части соцветия, а также форма и количество карподиев, строение и длина волосков гинофора и форма плода), на которые раньше не обращали внимание, а также были установлены существенные различия в варьировании характерных признаков, показывающие вполне определенную географическую приуроченность. Это не могло не при-

20. H u b e r - P e s t a l o z z i G. Das Phytoplankton des Susswassers // Die Binnengewasser. Stuttgart, 1942. Bd 16, T 2, H. 2. 549 S.
21. K u t z i n g F.T. Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen, 1844. 152 S.
22. R e i m a n n B.E.F., L e w i n J.C., G u i l - l a r d R.R.L. Cyclotella cryptica, a new brackish-water diatom species // Phycologia. 1963. Vol. 3, N 2. P. 74-84.
23. R o s s R., C o x E.J., K a r a y e v a N.I., M a n n D.G., P a d d o c k T.B.B., S i m o n - s e n R., S i m s P.A. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedwigia. 1979. Beih. 64. P. 513-533.
24. R o u n d F.E. The delineation of the genera Cyclotella and Stephanodiscus by light microscopy transmission and reflecting electron microscopy // Nova Hedwigia. 1970. Beih. 31. P. 591-604.
25. S c h o e m a n F.R., A r c h i b a l d R.E.M. The diatom flora of Southern Africa // CSIR Species Report. 1980. N 6. 149 p.
26. S c h u l t z M.E. Salinity-related polymorphism in the brackish-water diatom Cyclotella cryptica // Canad. J. Bot. 1971. Vol. 49, N 8. P. 1285-1289.
27. S c h u l t z M.E., T r a i n o r F.R. Production of male gametes and auxospores in a polymorphic clone of the centric diatom Cyclotella // Canad. J. Bot. 1970. Vol. 48, N 5. P. 947-951.
28. V a n H e u r c k H. Synopsis des diatomees de Belgique. Anvers. 1880-1881. (Atlas). 1885. (Texte). 235 p.

К СИСТЕМАТИКЕ РОГОЗА ШИРОКОЛИСТНОГО  
(*TYPHA LATIFOLIA* L.)  
НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Гидрофильный род *Typha* L. распространен во многих флористических областях обоих полушарий. Его представители выступают мощными эдификаторами и часто образуют обширные по площади монодоминантные ценозы в прибрежных зонах озер и пойменных водоемов, а также на мелководьях большинства водохранилищ.

Систематика этого рода изучена недостаточно. Нередко виды рогозов с широкими ареалами — линнеоны [5] при тщательном критико-систематическом изучении, например в классических исследованиях Кронфельда [8] и Гребнера [6], представляют группы близкородственных видов и гибридов.

Е.Г. Победимова [2] в статье „О новых видах рода *Typha* L.“ не только поддержала выводы В.Л. Комарова [1] о нетождественности *Typha orientalis* C. Presl. и *T. shuttleworthii* Koch et Sond., но и обосновала необходимость критического изучения отечественного материала. Именно она показала, что, если сравнительно неплохо изучены западноевропейские виды, то восточноевропейские, и особенно сибирские, исследованы недостаточно. Хотя последующие авторы и поставили под сомнение некоторые описанные ею виды, все же самым важным и не вызывающим сомнения в ее обработках является утверждение о нетождественности рогозов западных и восточных.

Объектом наших исследований послужил рогоз широколистный — *T. latifolia* L., который многими учеными приводится как вид с широким гларктическим ареалом. При критико-систематическом изучении обширного гербарного материала данного вида с территории СССР для ряда образцов нами были выделены новые признаки (форма „ушек“, или „плечей“, листовых влагалищ, у пыльников — форма надсвязников и длина ножки, длина волосков на оси тычиночной части соцветия, а также форма и количество карподиев, строение и длина волосков гинофора и форма плода), на которые раньше не обращали внимание, а также были установлены существенные различия в варьировании характерных признаков, показывающие вполне определенную географическую приуроченность. Это не могло не при-

вести нас к выводу, что в случае с *T. latifolia* мы имеем дело с крайне неоднородным материалом, в действительности относящимся к разным близкородственным видам и гибридам. В результате изучения гербарных материалов Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград), Гербария им. Д.П. Сырейщикова (МГУ, Москва), Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН УССР (Киев), Гербария им. Н.П. Крылова (Том.ГУ, Томск), Института экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича АН БССР (Минск), Гербария Ужгородского университета, Гербария Черновицкого университета, Гербария Никитского ботанического сада (Ялта), Гербария Института биологии внутренних вод АН СССР (Борок), Гербария Института ботаники АН ТаджССР (Душанбе) и других отечественных и зарубежных гербариев и литературы вопрос относительно систематики и географии *T. latifolia* L. sensu propr. на территории СССР решается нами следующим образом.

За типовые образцы мы принимаем клоны конкретной географической расы, распространенные на северо-западе Европы. Наше заключение основывается на анализе литературных источников, цитируемых Линнеем в „Species plantarum” при кратком диагнозе *T. latifolia* [7]. Первое сочинение принадлежит Линнею – „Iter Scanicum” („Путешествие по Скании” – южной провинции Швеции). Далее цитированы: Баугин (Bauhin. Pinax theatri botanici...), Морисон (Morison. Historia botanici...), в которых указаны растения Северной Европы. Нами также были просмотрены фотокопии линнеевских образцов. В СССР им соответствуют растения Ленинградской и Псковской областей, Прибалтики и северной Белоруссии.

Для сравнения с сибирскими растениями мы составили описание рогоза широколистного s. restr., которое даем ниже.

*Typha latifolia* L., 1753, Sp. Pl. 2: 971 sensu restricto; Kronfeld, 1889, Monogr. Gattung Typha Tourn.; 104; Graebner, 1900. Typhaceae in Engler, Pflanzenreich, 2 (IV, 8):18; Б. Федч., 1934, Фл. СССР, 1:210, p.p.; Леонова, 1979, Фл. Европ. ч. СССР, 4: 326, p.p.; Миняев, 1981. Опр. раст. сев.-зап. Европ. ч. РСФСР:44 pr. max. p. – рогоз широколистный.

Растение многолетнее. Стебель 150–350 см высотой. Стеблевые листья широкие, линейные, 7–20 мм шириной, плоские, на вершине тупозаостренные, к влагалищу слегка выпуклые. „Ушки”, или „плечи”, влагалища прямые с широким пленчатым краем. Мужская и женская части соцветия соприкасаются. Ось мужской части соцветия покрыта острыми длинными волосками, которые достигают 2/3 длины пыльника. Мужской цветок с 1–4 тычинками. Пыльники линейные, пыльца в плотных комочках. Женская часть соцветия 100–250 мм длиной, цилиндрическая, темно-коричневого или черного цвета, с поверхности покрыта расширенными рыльцами. Плодущий женский цветок 10–15 мм длиной, волоски гинофора 8–12 мм длиной, остроконечные, часто достигают рыльца, немногочисленные, белого цвета. Рыльце 25–30 мм длиной, ромбо-ланцетовидное. Завязь

удлиненно-веретеновидная. Бесплодные женские цветки (карподии) 10–11 мм длиной, округло-обратноконусовидные, бледно-желтого цвета. Плод веретеновидный с околоплодником. Цветет У1–УІІ, плод-доносит УІІІ–1Х (рис. 1).

Растет по берегам рек и озер, в речных заводях, на болотах. Распространение по СССР, Европ. ч.:<sup>1</sup> П.; Ц. (Лад.-Ильм., Верх.-Днепр.; Верх.-Волж.; Волж.-Кам., редко; Волж.-Дон.); К. (Карп., Днепр.; Молд.; Причерн.); В. (Ниж.-Дон.; Заволж., редко; Ниж.-Волж., редко). Сибирь<sup>2</sup>/(юж.): Обск., редко; Верх.-Тоб., редко; Ирк., редко; Алт., редко; Восточ. Сибирь: Даур., редко.

Ареал *T. latifolia sensu propr.* может быть очерчен как евразийский, древненеморальный. В европейской части ареала, особенно в северо-западных районах, встречается *T. latifolia* типичный. В азиатской части распространения *T. latifolia* нетипичный. Последний в большинстве представляет генетически ослабленные расы, которые гибридизировали с местными расами.

Критический пересмотр гербарного материала из Сибири и Дальнего Востока и сравнение его с образцами северо-западных районов европейской части СССР и зарубежных стран дали возможность определить видовую самостоятельность расы, распространенной в Сибири и на Дальнем Востоке, которую мы рассматриваем как розу сибирский – *T. sibirica* A. Krasnova. Описание приводится ниже.

*Typha sibirica* A. Krasnova sp. nov. – *T. latifolia* L.  
Б. Федченко: Фл. СССР, 1:211, p.p. Planta perennis. Caulis 100–250 cm altus. Folia caulina laminata, lamina lata, linearia, 18–25 mm lata plana, apice sensim longe acutata. Spicae continuae. Spica mascula 40–120 mm longa, axi albo- et fusco-piloso. Flos masculus staminibus 1–4, anteris 4 mm longis, 0.25 mm latis. Spica feminea 55–130 mm longa, breviter crasseque cylindrica vel oblongo-ovalis, nigra vel atro-fusca. Flos femineus fertilis 9–13 mm longus. Gynophorum pilis 7–11 mm longis glandulosis paucis, stigmatе 25–35 mm longo rhomboidea. Ovarium teres, basi truncatum. Flores feminei imperfecti (carpodia) fertilibus intermixti, apice apiculati. Fructus teres, basi truncatus, pericarpio praeditus. Floret V–VII, fructiferat VII–X.

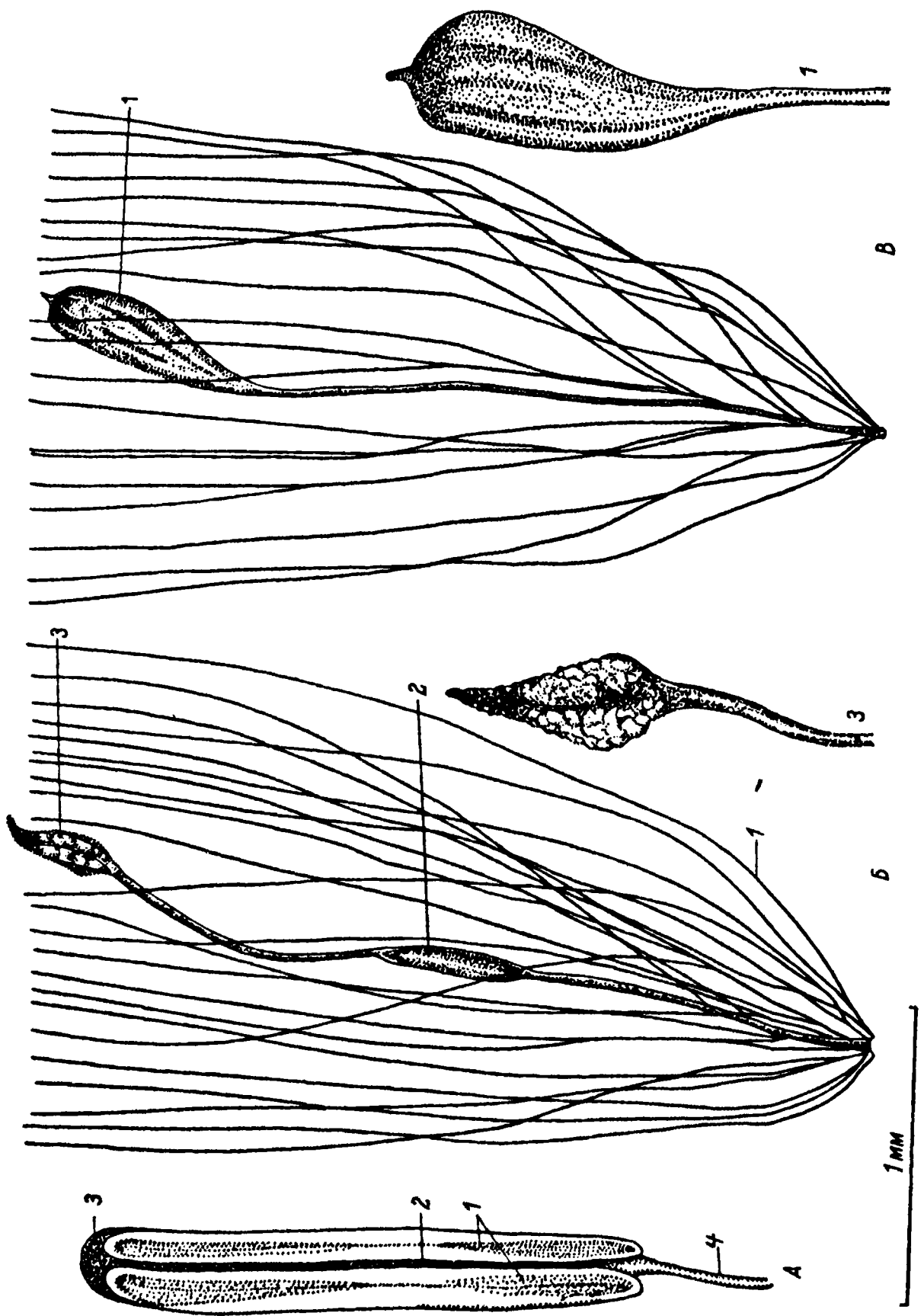
Habitat in humidis, ad ripas aquariorum.

Typus. Prov. Krasnojarsk, distr. Emeljanovo, p. Sorokino, ad ripam staghi *Alisma plantage-aquatica*, *Equiseto fluviatili*, *Glyceria aquatica*, *Cicuta virosa*, *Lemna minore* etc. tecti, 27 VII 1977, V. Smirnova (LE).

<sup>1</sup> Районы даны согласно ботанико-географическому районированию „Флоры Европейской части СССР“, т. 4, 1979.

<sup>2</sup> Районы даны согласно ботанико-географическому районированию „Флоры СССР“, т. 1, 1934.





*A f f i n i t a s.* A T. *latifolia* caulibus debilioribus, spica feminea breviter crasseque cylindrica vel oblongo-ovali necnon gynophori pilis glandulosis differt.

Растение многолетнее. Стебель 100–250 см высотой. Стеблевые листья широкие, линейные, 18–25 мм шириной, плоские, на вершине постепенно длиннозаостренные. Мужская и женская части соцветия соприкасаются. Мужская часть соцветия 40–120 мм длиной. Ось мужской части соцветия покрыта белыми и бурыми волосками. Мужской цветок с 1–4 тычинками, пыльники 4 мм длиной, 0.25 мм шириной. Женская часть соцветия 55–130 мм длиной, коротко-толстоцилиндрическая или продолговато-овальная, черного или черно-бурого цвета. Плодущий женский цветок 9–13 мм длиной, волоски гинофора немногочисленные, 7–11 мм длиной, железистые. Рыльце 25–35 мм длиной, ромбовидное. Завязь вальковатая, усеченная у основания. Бесплодные женские цветки (карподии) перемешаны на вершине с острием. Плод вальковатый, усеченный у основания, с околоплодником. Цветет V–VII, плодоносит VII–X (рис. 2).

Растет по берегам водоемов на влажных местах.

Т и п. Красноярский край, Емельяновский район, с. Сорокино. По берегам пруда, заросшего *Alisma plantage-aquatica*, *Equiseto fluviatili*, *Glyceria aquatica*, *Cicuta virosa*, *Lemna minore* etc. tecti, 27 VII 1977, В. Смирнова (LE).

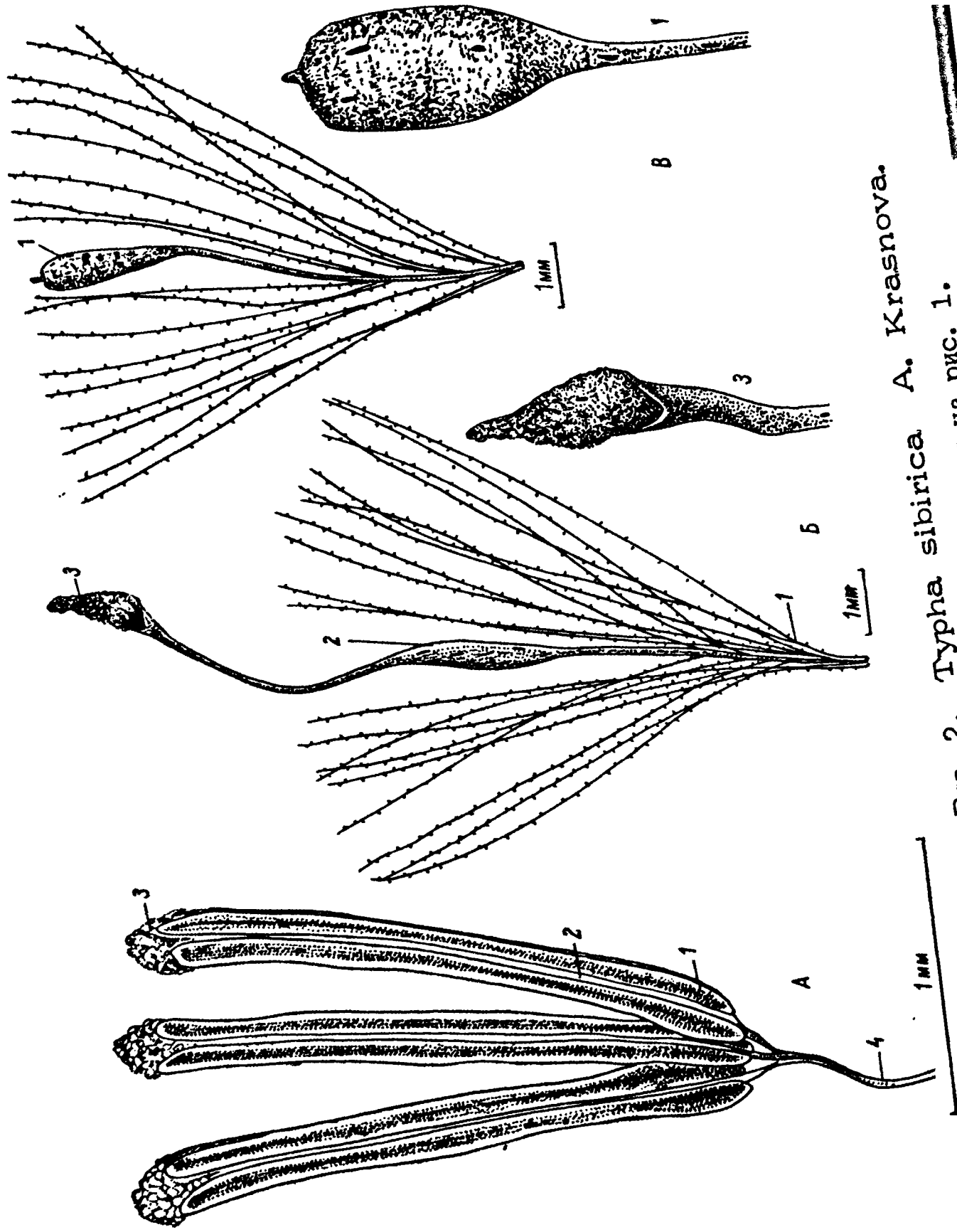
Р о д с т в о. От *T. latifolia* отличается менее мощными стеблями, коротко-толстоцилиндрической или продолговато-овальной женской частью соцветия, а также железистыми волосками гинофора.

Исследованные экземпляры (*specimina examinata*). СССР: УССР. Ивано-Франковская обл., Рожнятовский р-н, с. Дуба, урочище Потоки, в стороне, 16 VII 1969, И. Артемчук и В. Стефаник; Харьковская обл., пос. Золочев-Вовки, левый берег Уды, заболоченный луг у ж/д моста, 15 VIII 1977, Г. Черная. – РСФСР. Куйбышевская обл., дорога на г. Отрадный с. Березовка, степной склон, 3 X 1979, М. Бойко; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, с. Косгубанка, Бузулукский бор, озеро в смешанном лесу, 1 X 1979, М. Бойко; Курганская обл., высохшее озеро, 19 VII 1900, № 379 (герб. Казанского ун-та), Н. Скалозуба; Морайско-Шмаковская лесная дача, полевищевый луг у опушки колка, 3 VIII 1928, Н. Иванова; Мокроусово, д. Денисовка, болотистый солончаковый луг, 28 VIII 1928, Н. Иванова; Моршиха, заболоченное озеро, 25 VII 1928, Н. Иванова; Тюменская обл., 1916, № 610, С. Мамаев; Тюменский р-н, между пос. Марайским и Багандинским, сырой резерв у к/д полотна, 25 VI 1916, Б. Городков; Ишимский р-н, 2 км на

---

Рис. 1. *Typha latifolia* L. s. str.

А – тычинка: 1 – пыльники; 2 – связник; 3 – надсвязник; 4 – ножка. Б – плодущий женский цветок: 1 – волоски гинофора; 2 – завязь; 3 – рыльце. В – бесплодный женский цветок: 1 – карподий.



*Turpha sibirica* A. Krasnova.

Рис. 2. *Turpha sibirica* A. Krasnova.  
Обозначения те же, что и на рис. 1.

юг от пос. Песьяново, прибрежные заросли оз. Лага, 7 УИИ 1929, И. Блюменталь; там же, Гусинский участок Якушинского совхоза, берег р. Журавель, ближайшая к воде зона, 4 УИИ 1929, № 3499, Н. Кузнецов. — Казахская ССР. Карсакпай, вдоль берега Улькенжезды Кингур в 45 км севернее Карсакпайского завода, 7 УИИ 1929, С. Липшиц; там же, по берегам и в воде р. Караганды-узы и близ пос. Усутавского, 17 УИИ 1929, Н. Павлов. — РСФСР. Омская обл., Тарский р-н, около оз. Тавриз в карьере, 24 УИ 1913, В. Верещагин; там же, близ Куликово, 13 УИИ 1913, В. Варенцов; Новосибирская обл., Чистоозерный р-н, оз. Рыбалка, на лабазе (сплавина), 17 УИИ 1937, (?); Томская обл., между Оськиной и Чернышевским в сырой низине, 13 УИИ 1956, Л. Сергиевская; пруд в с. М. Жировки, 2 УИИ 1914, № 503, И. Кузнецов; там же, пруд в с. Жировки, 2 УИИ 1914, М. Ильин; Нарым, верховье р. Чижанки, у края береговой согры, 15-16 IX 1912, Б. Клопотов; там же, в верховьях Васюган, по берегу, 7 УИИ 1913, Б. Клопотов; Алтайский край, Славгород, тростниковое займище у д. Плясокурья, 15 УИИ 1931, В. Алабышев; Иркутская обл., г. Тайшет, за ст. Чуна, на берегу озера, 7 УИИ 1952, А. Гольд, М. Попов; Качутский р-н, правая пойменная терраса долины Лены, с. Куницыно, в озерке у скал, 25 УИИ 1950, М. Решиков; долина р. М. Анги у д. Юхты, болото, 12 УИИ 1962, Н. Лебединова; Тутура по р. Лене, 12 УИИ 1912, Л. Шарланмова; Бурятская АССР, Тункинский р-н, Саянские горы, долина Иркуты, 28 УИИ 1902, В. Комаров; там же, Саянские горы, оз. Ильгир, 18 УИИ 1902, В. Комаров; там же, Tunza (Тунга) 1830, Н. Турчанинов; Баргузинский р-н, р. Аргада, оз. Саган/Нур, в воде, 23 УИИ 1965, Г. Пешкова; там же, Баргузинский заповедник, долина Баргузина, 7 УИИ 1942, Л. Тюлина; окр. Верхне-Ангарского заповедника близ оз. Иркало, у берега на урезе воды, 24 УИИ 1912, Н. Шипчинский; бассейн р. Верхней Ангары р. Уколкит, озеро возле Ирканской протоки, 1 УИИ 1912, В. Сукачев; Хабаровский край, окр. с. Венюкова, заброшенные рисовые поля, 3 ? 1928, В. Васильев; бассейн Амура, р. Анюй, водораздел р. Анюй и Пихуцы, по осоковому болоту, 2 IX 1926, О. Неймарк; Приморский край, долина левого притока р. Хохинезы, 4 км к востоку от северного конца с. Липовцы, дно долины, осоковое болото, 31 УИИ 1930, П. Жудова; Краскино, в болоте на приморском лугу, на берегу зал. Посъета, 22 УИИ 1959, № 1377, Е. Победимова; долина Супутинки, 9 УИИ 1913, В. Комаров; Супутинский заповедник АН СССР, окр. привала в бассейне р. Майхэ, в небольшом понижении вдоль дороги, 30 УИИ 1950, В. Васильев; к северу от с. Алтыновки, среди тростника, 30 УИИ 1924, В. Комаров; по пути к устью р. Лефу, № 604, 12 УИИ 1924, В. Комаров; бухта Терней по р. Сохибэ, озеро, береговая заросль острова, 19 УИИ 1906, Н. Пальчевская.

*T. sibirica*, вероятно, представляет древний гибрид *T. latifolia* x *T. orientalis*, популяции которого могли сформироваться и закрепиться на берегах мелководного палеокеана Тетис.

Среди экземпляров коллекции с Дальнего Востока оказались сборы А. Исайкиной (Всесоюз. НИИ лекарственных растений, Моск-

ва). Их можно отнести к древнему гибридогенному виду *T. latifolia* x *T. laxmannii* Lepesch. Ниже приводим описание этого вида, названного в честь замечательного исследователя флоры Дальнего Востока В.Л. Комарова.

*Typha komarovii* A.Krasnova sp. nov. Planta perennis. Caulis 100–120 cm altus. Folia caulina cinereo-viridia, laminata, lamina lata, lineari, 0.6–10 mm lata, plana crassiuscula, spica brevior, apice longe acuminata. Spicae continuae; mascula 100–150 mm longa, axi albo-et fusco-piloso. Flos masculus staminibus 1–3, saepius 2. Pedicelli 3–4 mm longi, pilis longiores. Spica feminea 50–150 mm longa, oblongo-obovoidea vel oblongo-elliptica, pallide brunnea vel rubescenti-brunnea. Flos femineus fertilis 8–10 mm longus, gynophoro parce piloso, pilis 5–7 mm longis, stigmate 1–1.5 mm longo, oblongo-rhomboideo (inter *T. latifolia* et *T. laxmannii*). Ovarium fusiforme. Flores imperfecti (carpodia) 1–3 fertilibus intermixti (rarius congesti) superne ventricosoclavati, apice acuminati. Fructus teretes. Floret V–VII, fructiferat VII–X.

Habitat in humidis.

T y p u s. Oriens Extremus, prov. Primorskensis, distr. Anuczensis, in vicinus pagi Varvarovka, 28 VII 1977, A. Isajkina.

A f f i n i t a s. A *T. latifolia* foliis cinereo-viridibus crassiusculis 0.6–10 mm latis, spicis femineis oblongo-obovoideis vel oblongo-ellipticis pallide brunneis vel rubescenti-brunneis, floribus femineis fertilibus 8–10 mm longis, gynophori pilis 5–7 mm longis, stigmatibus oblongo-rhomboideis (inter *T. latifolia* et *T. laxmannii*) differt, a *T. laxmannii*, cui notis pluribus similis est, spicis continuis distinguitur.

Растение многолетнее. Стебель 100–120 см высотой. Стеблевые листья серо-зеленого цвета, широкие, линейные, 0.6–10 мм шириной, толстоватые, плоские, снизу слегка желобчатые, короче соцветия, на вершине длиннозаостренные. Мужская и женская части соцветия соприкасаются. Мужская часть соцветия 100–150 мм длиной. Ось мужской части соцветия покрыта белыми и бурыми волосками. Мужской цветок с 1–3, чаще с 2, тычинками. Ножки 3–4 мм длиной, длиннее волосков. Женская часть соцветия 50–150 мм длиной, продолговато-обратнояйцевидная или продолговато-эллиптическая, светло-коричневого или красновато-коричневого цвета. Плодущий женский цветок 8–10 мм длиной, волоски гинофора 5–7 мм длиной, немногочисленные. Рыльце 1–1.5 мм длиной, продолговато-ромбовидное (между *T. latifolia* и *T. laxmannii* Lepesch.). Завязь веретеновидная. Бесплодные цветки (карподии) перемешаны (реже вместе). Карподии вверху вздуто-булавовидные, от 1 до 3, вверху с острием. Плод вальковатый. Цветет V–VII, плодоносит VII–X (рис. 3).

Растет на влажных местах.

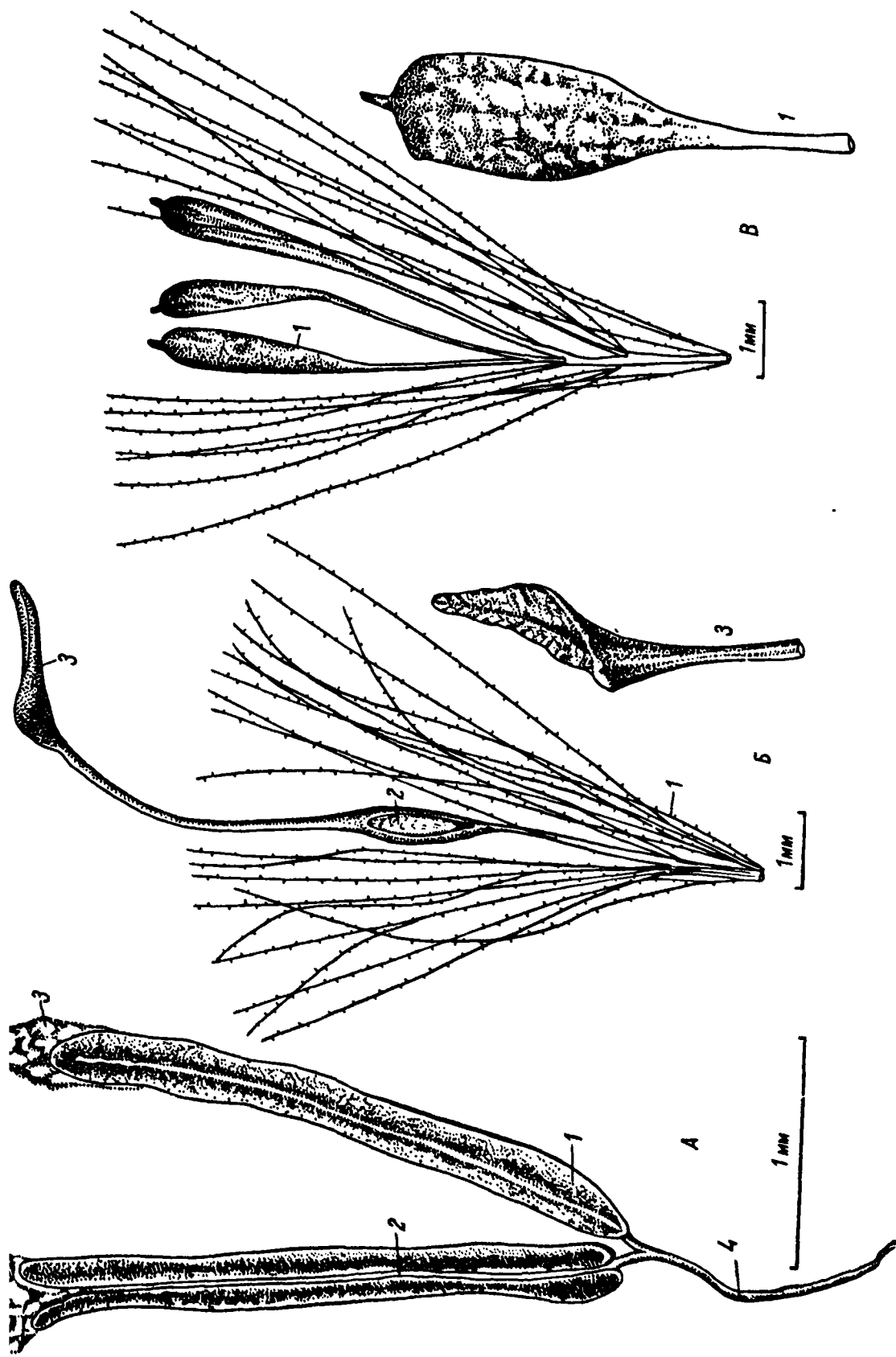


Рис. 3. *Turpha komarovii* A. Krasnova.  
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Т и п. Дальний Восток, Приморский край, Анучинский р-н, окр. станции Варваровки, 28 VII 1977, А. Исайкина.

**Р о д с т в о.** Отличается от *T. latifolia* толстоватыми листьями 0.6–10 мм шириной, серо-зеленого цвета, продолговато-обратнояйцевидными или продолговато-эллиптическими женскими частями соцветия, светло-коричневого или красновато-коричневого цвета, плодущими женскими цветками 8–10 мм длиной, волосками гинофора 5–7 мм длиной, рыльцами продолговато-ромбовидными (между *T. latifolia* и *T. laxmannii*). От *T. laxmannii* отличается соприкасающимися мужскими и женскими частями соцветия.

Рассматривая систематическое положение и происхождение видов рода *T. latifolia sensu lat.*, мы пришли к заключению, что они представляют группу близкородственных видов и гибридов, дифференцировавшихся на географические расы. Некоторые из них можно рассмотреть как эндемичные (*T. schuttleworthii*). Эндемичным, а может быть даже реликтовым видом представляется *T. komarovii*. Как отмечалось выше, он возник в результате гибридизации *T. latifolia* x *T. laxmannii*. Близость к *T. laxmannii* хорошо прослеживается на морфологических признаках репродуктивной сферы по наличию тычинок светло-желтого цвета с ромбовидными надсвязниками (у *T. latifolia* надсвязники грибовидные), окраске и форме пестичной части соцветия – початка. Плодущие и бесплодные цветки у *T. komarovii* находятся иногда на одной цветоножке. Карпидии вздуто-булавовидные, собраны по 1 или по 3. Завязь у плодущих и стерильных цветков расположена на цветоножках разной длины, что в свою очередь определяет форму и плотность пестичного початка. Морфологических признаков с типичным *T. latifolia* мало: длинные корневища, широкие листовые пластинки, соприкасающиеся части тычиночного и пестичного соцветия. Наличие большого количества сходных признаков у *T. komarovii* и *T. laxmannii* вполне объяснимо. *T. komarovii* представляет несомненный результат древней гибридизации *T. latifolia* x *T. laxmannii*, имевшей место в полосе контакта обоих видов. Ареал *T. latifolia*, как указывалось выше, евразийский, древненеморальный. По мере расселения к востоку этот вид утратил многие характерные признаки. Еще В.Л. Комаров [1] указывал на морфологические отличия этого вида в пределах северо-восточной части Китая от типичной формы. По М.Г. Попову [4], *T. latifolia* в западном Приамурье (Даурии) не встречается. Ареал *T. laxmannii* в его понимании – древне-средиземноморский. В пределах азиатской части СССР, откуда вид был описан, *T. laxmannii* вступает в контакт с генетически ослабленным *T. latifolia*.

При расселении на юго-запад *T. komarovii* вступил в контакт с *T. caspica* [3]. Это хорошо заметно на гербарном материале из Таджикистана. Так, в просмотренном материале *T. latifolia* из гербария Института ботаники АН ТаджССР к собственно этому виду относятся только сборы из одного пункта – совхоза Сталинабадского в окрестностях Душанбе. Большая часть сборов нами предварительно отнесена к *T. caspica* Pobed. Me-

стонахождение: правобережье верховьев р. Вахш—Суюхоб, бассейн р. Оби—Кабут, окр. кишлака Кызыл—Крым, на плиточной россыпи, 30 УШ 1950, В. Никитина; затем 2 листа из Памиро—Алая, на поливных землях Гиссарской долины, в 12—14 км к юго—западу от Сталинабада, в арыке, 5 УП 1942, Ю. Григорьев; совхоз Сталинабадский, заболоченный участок у арыка, 11 У1 1951, А. Котов и С. Малахова. У рогозов с этих местонахождений, как и у *T. komarovii* и *T. caspica*, пыльники светло—желтого цвета. Пестичное соцветие продолговато—обратнояйцевидное или продолговато—эллиптическое, светло—коричневого цвета. Пестичные цветки расположены очень плотно. Волоски гинофора у *T. komarovii*, как это уже было отмечено и для *T. caspica* Е.Г. Победимовой, короче, чем у *T. latifolia* и *T. laxmannii*. *T. caspica*, являясь характерным для Каспийского бассейна видом, в Черноморском, по—видимому, вступает в контакт с украинским *T. latifolia*. Здесь, в Северном Причерноморье, на территории Украины в степной зоне распространен в большинстве гибриды *T. caspica* x *T. latifolia*, у которого пестичная часть соцветия светло—коричневого цвета, цилиндрическая. Появление *T. caspica* с цилиндрическими пестичными початками указывает на близость центра ареала *T. latifolia*. У подобных гибридов листовые пластинки кожистые, серо—зеленого цвета, снизу выпуклые, пестичные початки светло—коричневого цвета, длиннотрубчатые, рыльца продолговато—линейные. Эти и другие характерные признаки гибридов можно отметить у растений на северо—восточной окраине Киева, в Броварском районе, на оз. Рыбном, 1—5 IX 1977, Т. Степанкевич. В то же время в с. Святошино (западные окрестности Киева) *T. latifolia* больше приближается к типичному виду. Продвижение этого гибрида к северу можно отнести за счет антропогенного фактора. Его расселению способствовали днепровские водохранилища.

Наши гербарные изыскания были бы неполными при критическом изучении вида, если бы не исследования в живой природе. Однако при их проведении необходимо дифференцировать естественные и искусственные экотопы. Последние, по нашему мнению, заселяются преимущественно гибридогенными видами. Подтверждение тому мы получили при изучении рогозов озер Северо—Двинской системы и Шексинского водохранилища. В июле 1984 г. на оз. Зауломском был найден редкий межсекционный гибрид *T. latifolia* x *T. angustifolia*. Зауломские растения нельзя было отнести к известному в мировой литературе *T. glauca* Godroni, хотя бы по наличию прицветничков. У *T. glauca* они отсутствуют. Наши растения ближе стоят к отмеченной Зондером во „Флоре Гамбурга“ [11] *T. angustifolia*  $\beta$  *spadicibus approximatis*.

Впоследствии Кронфельд [8] привел его как *f. sonderi* Kronf. В обработке Гребнера [6] он приведен как разновидность подвида *T. eu—angustifolia* Graebner — var.  $\gamma$  *sonderi* Kronf. Более подробные сведения о нем в литературе отсутствуют. Имея возможность наблюдать вид в естественных условиях обитания, мы подробно разобрали его морфологическую структуру. Сравнительно—мор—



фологический анализ с предполагаемыми родительскими парами выявил как различия между ними, так и наличие общих признаков, касающихся всех органов растения. Это побудило нас к описанию заулومского гибрида, название которому дали в честь первооткрывателя А. Кузьмичева.

*Typha kuzmiczevii* A. Krasnova sp. hybrida nova – *T. angustifolia* f. *sonderi* Kronf., 1889, Verh. Zool. – Bot. Ges. Wien, 67 (153). – Planta perennis. Caulis viridis, 130–165 cm altus. Folia caulina laminata linearia 6–8 mm lata coriacea crassiuscula, apice sensim longe acutata, vaginis longis apertis spicae continuae. Spica mascula 12–16 cm longa, axi pilis albis longis acutis dense tecta. Flos masculus staminibus 1–6 antheris 3 mm longis, 1.2–1.5 mm latis, supraconnectivis hemisphaericis et rhomboideis. Spica feminea cylindrica, atro-fusca, 14–20 cm longa, 10–20 mm in diam. Flos femineus fertilis 7–10 mm longus, bracteolis acutis, superne dilatatis gynophorum pilis paucis 6–8 mm longis, stigmate oblongo-rhomboideo, 1.25–1.5 mm longo. Ovarium teres, basi truncatum. Flores feminei imperfecti (carpodia) fertilibus intermixti, apice apiculati. Fructus teres, basi truncatus. Floret VI–VII, fructiferat VII–XI.

Habitat in tapeto paludoso fluitante.

*T y p u s.* Prov. Vologda, systema Dvinae borealis, lacus Zaulomskoje, 16 VII 1984, A. Kuzmichev (LE).

*A f f i n i t a s.* A *T. angustifolia* L. spicis continuis, floribus masculis staminibus 1–6 (nec 1–4), antheris 3 mm longis (nec 1.5–2 mm longis) supraconnectivis hemisphaericis et rhomboideis, floribus femineis 7–10 mm longis (nec 5–8 mm longis), stigmatibus oblongo-rhomboideis. Differt. A *T. latifolia* L. foliis caulinis coriaceis crassiusculis 6–8 mm latis, spicis femineis cylindricis atro-fuscis bracteolatis distinguitur.

Растение многолетнее. Стебель зеленый, 130–165 см высотой. Листья линейные, 6–8 мм шириной, кожистые, толстоватые, на вершине постепенно длиннозаостренные, с длинными раскрытыми влагалищами. Мужская и женская части соцветия соприкасаются. Мужская часть соцветия 120–160 мм длиной. Ось мужской части соцветия покрыта густыми, острыми, длинными, белыми волосками. Мужской цветок с 1–6 тычинками. Пыльники 3 мм длиной, 1.2–1.5 мм шириной. Надсвязники полушаровидные, грибовидные и ромбовидные. Женская часть соцветия 140–200 мм длиной, 10–20 мм в диаметре, цилиндрическая, темно-бурого цвета. Плодущий женский цветок 7–10 мм длиной, волоски гинофора 6–8 мм длиной, немногочисленные. Прицветнички острые, вверху расширенные. Рыльце 1.25–1.5 мм длиной, продолговато-ромбовидное. Завязь, вальковатая, усеченная у основания. Бесплодные женские цветки (карподии) перемешаны, на вершине с острием. Плод вальковатый, усеченный у основания. Цветет VI–VII, плодоносит VII–XI.

Т и п. Вологодская обл., Северо-Двинская система, оз. Зауломское, растет на сплавине, 16 VII 1984, А. Кузьмичев.

Р о д с т в о. От *T. angustifolia* отличается соприкасающимися мужскими и женскими частями соцветия, мужскими цветками с 1-6 тычинками (а не с 1-4), пыльниками 3 мм длиной (а не 1.5-2 мм), полушаровидными и ромбовидными надсвязниками, женскими цветками 7-10 мм длиной (а не 5-8 мм), продолговато-ромбовидными рыльцами. От *T. latifolia* L. отличается кожистыми, толстоватыми стеблевыми листьями 6-8 мм шириной, темно-бурого цвета, цилиндрическими, женскими частями соцветия, прицветниками.

Появлению межсекционного гибрида способствовала усиленная на протяжении полутора столетий эксплуатация озер. Кроме того, морфологический анализ показал, что на вторичных экотопах в прибрежной зоне распространены нетипичные *T. latifolia* и *T. angustifolia*, наличие которых способствовало образованию гибрида в нарушенных экотопах.

На Шекснинском водохранилище влияние антропогенного фактора привело к распространению гибрида *T. latifolia* x *T. laxmannii*, который мы описываем как *T. rossica* A. Krasnova.

*Planta perennis* 200-250 cm alta. *Folia caulina late nearia plana* 0.6-10 mm lata, apice longe acuminata. *Spicae* ad 0.5-3 cm remotae. *Spica mascula* 100-150 mm longa, axi longe albo-et fusco-piloso. *Flos masculus* taminibus 1-5, antheris 4-4.5 mm longis, 0.25 mm latus. *Pedicelli* 3-5 mm longi. *Spica feminea atro-fusca, cylindrica vel anguste cylindrica*, 40-400 mm longa, 100-250 mm in diam. *Flores feminei fertiles* 5-8 mm longi, saepius imperfecti. *Gynophorum breviter stipitatum*, pilis 4-6 mm longis, numerosis. *Stigma oblongo-rhomboideum*, margine crenulatum, 1.5-2.5 mm longum. *ovarium fusiforme*. *Flores imperfecti (carpodia) pallide flavi*, obverse conoidei pauci, fertilibus breviores, eis intermixti, apice apiculati. *Fructus fusiformes*. *Floret V-VII, fructiferat VII-X*.

*Habitat in locis vadosis aquationum.*

*T y p u s*. Prov. Vologda, aquatio Scheksnensis, VII 1984, A. Krasnova.

*A f f i n i t a s*. A *T. latifolia vera* spicis ad 0.5-cm remotis, floribus femineis imperfectis numerosis, pallide flavis, necnon gynophoro longe piloso breviter stipitato differt.

Растение многолетнее. Стебель 2000-2500 мм высотой. Стеблевые листья широкие, линейные, 0.6-10 мм шириной, плоские, верху длиннозаостренные. Мужская и женская части соцветия представлены с промежутком 5-30 мм. Мужская часть соцветия 100-150 мм длиной. Ось мужской части соцветия покрыта белыми и буроватыми волосками. Мужской цветок с 1-5 тычинками. Пыльники

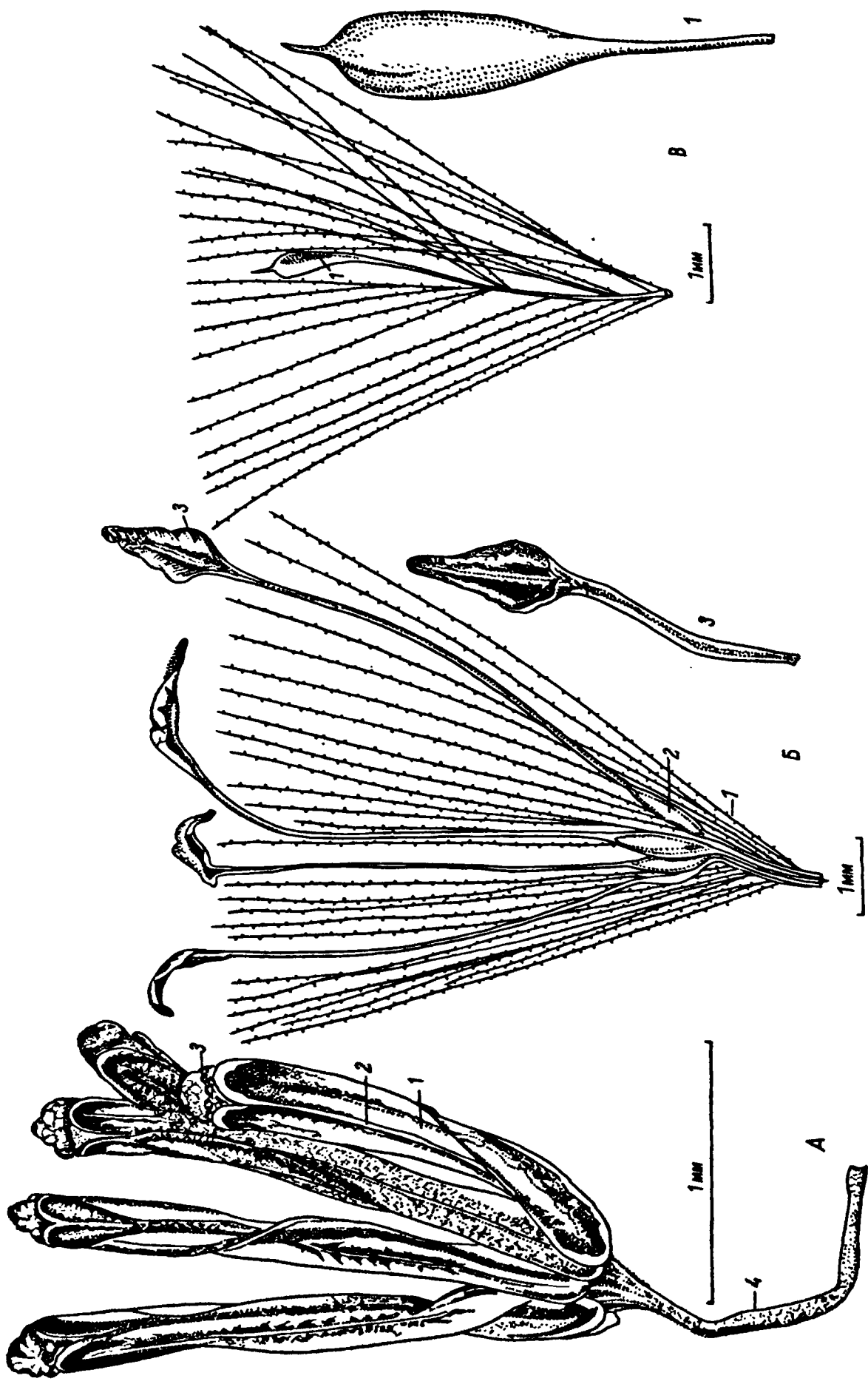


Рис. 4. *Typha rossica* A. Krasnova.  
Обозначения те же, что и на рис. 1.

4–4.5 мм длиной, 0.25 мм шириной. Цветоножки 3–5 мм длиной. Женская часть соцветия 40–400 мм длиной, 100–250 мм в диаметре, цилиндрическая или узкоцилиндрическая, черно-бурого цвета. Плодущий женский цветок 5–8 мм длиной, чаще стерильный. Ножка гинофора короткая. Волоски гинофора 4–6 мм длиной, многочисленные. Рыльце 1.5–2.5 мм длиной, продолговато-ромбовидное, по краю слегка городчатое. Завязь веретеновидная. Бесплодные женские цветки (карподии) перемешаны, обратноконусовидные, короче плодущих, на вершине с небольшим острием, светло-желтого цвета. Плод веретеновидный. Цветет V–VII, плодоносит VII–X (рис. 4).

Растет на мелководьях водохранилищ.

Т и п. Вологодская обл., Шекснинское водохранилище, 7 VII 1984, А. Краснова.

Р о д с т в о. От типичного *T. latifolia* отличается расставленными мужскими и женскими частями соцветия, промежутком 0.5–3 см длиной, многочисленными стерильными женскими цветками, карподиями бледно-желтого цвета, длинными волосками гинофора, короткой ножкой гинофора.

Исследованные экземпляры (*specimina examinata*): РСФСР. Вологодская обл., Шекснинский р-н, Шекснинское водохранилище, предплотинный плёс, затопленный лес, глубина 0–40 см, 24 VII 1969, В. Экзерцев и Л. Лисицына; Калининская обл., Угличское водохранилище, Кимры, залив у Абрамцевского створа, 18 VII 1971, Л. Лисицына; Конаковский р-н, Ивановское водохранилище, 1 отрог Перетрусовского залива, правый берег верховья, 3 VIII 1962, В. Экзерцев; Ярославская обл., Некрасовский р-н, зал. Черная Заводь, 3 км выше Волги, 12 VII 1965, В. Экзерцев; Костромская обл., Горьковское водохранилище, зал. по р. Кешка, левый берег, глубина 50 см, близ г. Красное-на-Волге, ?? 1963, В. Экзерцев; Галичский р-н, Сусанинское болото, 25 ? 1913, (?), близ д. Осиновая Слобода, в речке, 1886, И. Мейснер; Марийская АССР, Куйбышевское водохранилище, мелководье по р. Илеть, 15 VII 1963, В. Экзерцев; Пермская обл., Добрянский р-н, Камское водохранилище в верховье залива по р. Косьве, близ Нижне-Красное, 2 IX 1975, В. Экзерцев и В. Артеменко; Горьковская обл., Чкаловский р-н, залив по р. Юг, левый берег, глубина 60 см, 11 VII 1963, В. Экзерцев; Московская обл., в воде близ Спасского, У1 1884, И. и Д. Горожанкиных. – УССР (из гербария Ужгородского ун-та) Закарпатская обл., Перечинский р-н, г. Берегово, искусственный водоем, 18 VII 1968, по дороге на Лумшоры около потока, 6 VII 1967, В. Райс; там же, Лумшоры, в болоте, 5 VII 1967; там же, с Турички, возле дороги (Лумшоры), 10 VII 1964, ?; Великоберезнянский р-н, с. Мирча, луга в долине ручья, 11 VII 1966, И. Артемчук; Окр. с. Нижний Быстрый, р. Рика, на каменистых насыпях, 7 VII 1967, И. Артемчук и Г. Барыкина; Ивано-Франковская обл., Надворнянский р-н, окр. с. Фитьков, урочище Мурочки, 6 VII 1968, ?; Рожнятовский р-н, с. Дуба, урочище Патоки, 10 VII 1969, И. Артемчук, В. Стефаник; Верховинский р-н, окр. с. Верховина, мелиоративные каналы в долине р. Черный Черемош, 18 VII 1964,

И. Артемчук; там же, окр. с. Зеленое, мокрый берег Черного Черемоша, заболоченное место, 19 VII 1962, И. Артемчук; там же, устье рек Перскалат и Сарата, небольшое болото, 22 VIII 1953, И. Артемчук; Черновицкая обл., с. Каменное, урочище Глибочка, 30 VI 1959, И. Артемчук; Окр. с. Черновицы, в пруду на территории опытной с.-х. станции, 13 VI 1957, И. Артемчук; Вьжницкий р-н, с. Корытное, заболоченная впадина на лугу, в долине ручья, 29 VI 1957, Ю. Шеляг-Сосонко; Путивльский р-н, мокрая канава в долине р. Сучавы, Шепит, 6 VII 1950, И. Артемчук; Хмельницкая обл., в пруду у Меджибожа, Летичевского р-на, 28 VI 1979, А. Кузьмичев; Одесская обл., в окр. Балты, 4 VII 1979, А. Кузьмичев; Черкасская обл., на Ирдынском болоте, к югу от г. Черкасс, 21 VI 1979, А. Кузьмичев. — РСФСР. Волгоградская обл., Камышинский р-н, зал. р. Сестрѐнки, 9 VII 1972, Л. Лисицына (выше г. Камышина).

Можно предположить, что, заходя далеко на юг, типичный *T. latifolia* во время плейстоценового оледенения в Европе гибридизировал с местными расами. От контакта с генетически ослабленным *T. laxmannii*, доходившим до Средиземного моря, а скорее с его зонально-замещающими географическими расами *T. stenophylla* Fisch. et Mey или *T. zerovii* Klok. f. et A. Krasnova и мог образоваться *T. rossica*. Однако полного „поглощения” *T. latifolia* этими видами не произошло. Образовалась популяция с наметившимся промежуточком между частями соцветия, как у *T. laxmannii*, но габитуально сходным с *T. latifolia*. В мировой литературе растения, подобные *T. rossica*, были отмечены Шуром [9] из Трансильвании как *T. remotiuscula* Schur. Через 20 лет Симонкай [10] снова указывал данный гибрид для этого района. Затем Кронфельд [8] приводит его как форму, а Гребнер [6] как разновидность к *subsp. T. eu-latifolia*. Вполне возможно, что закрепление этого признака (промежутка между частями соцветия) происходило на территории Трансильвании, которая часто служила ареной военных действий. Стабилизация же расы *T. rossica* происходит на антропогенных водоемах европейской части СССР, где водохранилищам в этом отношении можно отвести первостепенную роль.

## Л и т е р а т у р а

1. К о м а р о в В.Л. Род *Typha* L. // Флора Маньчжурии. Тр. Петербург. ботан. сада. СПб., 1901. Т. 1. С. 559.
2. П о б е д и м о в а Е.Г. О новых видах рода *Typha* L. // Ботанические материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. М.; Л., 1949. Т. 11. С. 3-37.
3. П о б е д и м о в а Е.Г. Новые виды кавказской флоры // Ботанические материалы Гербария Ботан. ин-та АН СССР. М.; Л., 1950. Т. 12. С. 21-24.

4. П о п о в М.Г. Семейство Typhaceae // Флора Средней Си-  
бири. Л., 1957. Т. 1. С. 48-49.
5. Тахтаджян А.Л. . Биосистематика: прошлое, настоящее,  
будущее // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 3. С. 331-345.
6. G r a e b n e r P. Typhaceae // Das Pflanzen-  
reich. Leipzig, 1900. H. 2 (IV. 8). 18 S.
7. L i n n a e i C. Typhaceae // Species plantarum.  
Holmiae, 1753. Vol. 2. P. 971.
8. K r o n f e l d M. Monographie der Gattung Typha  
Tourn. // Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 1889. 192 S.
9. S c h u r P.L.F. Typha // Enumeratio plantarum  
Traussilvanicae. Vindobonae, 1886. P. 637.
10. S i m o n k a i L. Typha // Enumeratio plantarum  
Traussilvanicae. Budapest, 1886. P. 514-515.
11. S o n d e r O.W. Typha // Flora Hamburgensis.  
Hamburg, 1851. S. 506.

# МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗЕР СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ

В состав Северо-Двинской системы входят небольшие озера: Сиверское, Зауломское, Покровское, Вазеринское, Благовещенское, Кубенское, Кишемское, Васняковское. Из них наибольшее по площади – Кубенское, самое глубокое – Сиверское [1]. Для большинства озер характерны высокое содержание аллохтонного органического вещества, взвесей и соответственно низкая прозрачность воды [2]. В оз. Сиверском в течение года первые два показателя минимальны.

Изучение микрофлоры и процессов, связанных с ее деятельностью, были начаты на озерах В.И. Романенко [6] и продолжены Н.А. Шехавцовым [9, 10]. В данной работе мы расширили круг микробиологических исследований, включив изучение видового состава и численности факультативно-олигокарбофилов.

Работа выполнена летом 1981 и 1982 гг. Пробы воды отбирали батометром Руттнера в центре озер. На оз. Кубенском отбор производили на двух станциях: в центральной части (ст. 1) и мелко-

Т а б л и ц а 1

Химическая и гидрологическая характеристика озер Северо-Двинской

Озеро, станция	Прозрач- ность, м	pH	Цвет- ность, град.	Электропро- водность, мкСм/м
Кубенское:				
ст. 1	1.4	7.5	70	160
ст. 2	1.3	7.3	80	80
Благовещенское	0.9	7.4	65	110
Васняковское	0.7	7.2	65	100
Кишемское	0.9	7.4	65	110
Покровское	1.1	7.5	40	170
Вазеринское	0.5	7.4	–	130
Зауломское	1.5	7.7	40	150
Сиверское	2.1	7.6	35	230

водной – около о-ва Баран (ст. 2). В неглубоких озерах (3–4 м) воду отбирали из поверхностного и придонного горизонтов, а в стратифицированных по температуре: из эпилимниона, термоклина и придонного слоя воды. Для определения численности сапрофитов на рыбопептонном агаре (РПА) и факультативно–олигокарбофильных бактерий на простерилизованной природной воде пробы воды отбирали стерильно: с поверхности – батометром Францева, из глубинных слоев – батометром конструкции Ю.И. Сорокина и В.И. Романенко [8].

В основу микробиологических исследований положены стандартные методики, подробно описанные в лабораторном руководстве [8]. Отметим лишь, что определение численности олигокарбофильных бактерий, их выделение в чистые культуры и идентификация до видовой принадлежности проводилось по методам, описанным ранее [3, 4, 7].

Содержание кислорода анализировали по Винклеру, гидрокарбонатов – прямым титрованием, электропроводность – платиновым электродом с помощью реохордного мостика Р-38. Измерялись глубина, прозрачность по диску Секки, цветность по хромокобальтовой шкале, температура.

Большинство озер, питание которых обеспечивается водами, поступающими с заболоченного водосбора, характеризуется повышенной цветностью воды (табл. 1). Прозрачность колеблется от 0,5 до 2,1 м. Максимальная концентрация солей, судя по величинам электропроводности, зарегистрирована в оз. Сиверском, наименьшая – в центре Кубенского озера. По данным А.А. Былинкиной с соавторами [2], в озерах преобладают гидрокарбонаты кальция и сульфаты, рН воды соответствует 7,3–7,6. В период исследований 1982 г. отмечены лишь небольшие отклонения по температуре, содержанию кислорода и гидрокарбонатов. Наиболее низкая температура воды

системы (1981 г.)

Температура, °С		Кислород, мг/л		Гидрокарбонаты, мг С/л	
поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно
13.5	12.0	7.8	8.2	17.6	18.5
13.0	7.5	7.8	8.2	13.0	14.2
19.0	17.5	7.8	–	15.8	14.9
17.5	17.0	5.6	5.5	15.8	14.5
19.0	18.5	7.7	–	13.6	14.4
17.0	17.0	2.8	2.8	18.7	18.2
18.5	11.0	7.0	2.6	18.2	23.0
15.5	9.5	8.6	6.3	17.0	19.6
12.0	6.5	10.1	9.7	23.0	23.7



Т а б л и ц а 2

Общая численность бактерий ( $n$ , млн. кл./мл), сапрофитов ( $C$ , кл./мл), факультативно-олигокарбофилов ( $O$ , тыс. кл./мл), темновая ассимиляция  $CO_2$  ( $A$ , мкг  $C/(л \cdot сут)$ ) и ассимилировано  $CO_2$  ( $B$ , мкг  $C/млрд.$  бактерий) в озерах Северо-Двинской системы

Озеро, станция	Горизонт, м	$n$	$C$	$C:n, \%$	$O$	$A$	$B$
1981 г.							
Кубенское:							
ст. 1	0.5	1.1	285	0.026	1000	4.5	4.1
	5.0	1.2	240	0.020	1000	1.5	1.3
ст. 2	0.0	1.1	70	0.006	1000	1.9	1.7
	2.5	1.4	60	0.004	-	2.4	0.6
Благовещенское	0.5	1.7	1400	0.085	100	5.3	3.2
	2.0	1.2	-	-	10	6.8	5.7
Васняковское	0.5	2.3	1725	0.075	100	6.9	3.0
	3.0	1.3	-	-	100	4.1	3.2
Кишемское	0.5	1.3	250	0.020	100	8.5	6.5
	4.0	1.9	-	-	-	7.9	4.2
Покровское	0.5	1.2	240	0.020	10	3.4	2.8
	4.0	1.5	-	-	10	4.1	2.7
Вазеринское	0.5	1.0	800	0.080	10	4.2	4.2
	5.0	1.0	300	0.030	10	3.0	3.0
	8.0	0.4	330	0.090	10	3.2	9.0
Зауломское	0.5	1.1	127	0.010	10	5.6	5.1
	4.0	1.9	115	0.006	10	3.8	1.5
	8.0	1.5	120	0.008	10	2.2	2.0
Сиверское	0.0	1.4	78	0.006	1000	2.6	1.9
	6.0	1.4	58	0.004	10	2.5	1.8
1982 г.							
Кубенское:							
ст. 1	0.5	0.43	26	0.006	100	1.4	2.4
	5.0	0.58	120	0.021	10	2.3	4.0
ст. 2	0.5	0.46	37	0.080	100	5.8	12.6
	2.5	0.43	160	0.040	10	8.5	19.8
Благовещенское	0.5	0.46	170	0.040	10	10.0	21.7
	2.0	0.43	180	0.040	10	3.3	7.7
Васняковское	0.5	0.82	530	0.065	100	4.3	5.3
	3.0	0.92	-	-	-	5.1	5.5
Кишемское	0.5	1.80	100	0.006	10	4.9	2.7
	3.0	-	-	-	-	-	-
Покровское	0.5	0.66	-	-	-	6.7	10.2
	3.0	0.99	-	-	-	6.5	6.6
Вазеринское	0.5	0.44	70	0.020	100	2.4	5.6
	6.0	0.31	520	0.170	10	1.2	3.9
	7.0	0.30	470	0.160	10	0.7	2.4
Зауломское	0.5	0.20	130	0.070	10	0.7	3.7
	5.0	0.27	-	-	10	0.9	3.2
	7.0	0.33	280	0.085	10	1.1	3.4
Сиверское	0.5	0.77	62	0.008	10	0.8	1.0
	5.0-9.0	0.20	400	0.200	10	0.6	3.0
	23.0	0.24	90	0.040	10	0.6	2.9

Т а б л и ц а    3

Продукция органического вещества фитопланктоном и его деструкция в поверхностном горизонте в 1982 г., мг С/(л·сут)

Озеро, станция	Фотосинтез фито- планктона	Деструкция
Кубенское:		
ст. 1	0.04	0.02
ст. 2	0.07	0.41
Благовещенское	0.04	0.15
Васняковское	0.06	0.24
Кишемское	0.08	0.07
Покровское	0.05	0.27
Зауломское	0.04	0.30
Вазеринское	0.06	0.22
Сиверское	0.05	0.85

зарегистрирована в озерах Сиверском и Кубенском. В водоемах с полным перемешиванием она соответствовала 16–19 °С с небольшим понижением у дна. В результате стратификации градиент температуры между поверхностью и придонным слоем воды в озерах Сиверском, Зауломском и Вазеринском составлял 5–7 °С в 1981 г. и 3–4 °С в 1982 г. Все слои воды в исследуемые периоды содержали растворенный кислород.

Численность и активность бактериопланктона. Общая численность бактерий колебалась в пределах 1–2 млн. кл./мл в 1981 г. и от 0.4 до 1 млн. кл./мл в 1982 г. (табл. 2); максимальное число отмечено в озерах с полным перемешиванием водной массы. В озерах, стратифицированных по температуре, увеличение численности бактерий в 1981 г. наблюдалось в зоне скачка температуры; в 1982 г., при меньшем градиенте температур, их количество уменьшалось с глубиной.

Содержание бактерий, растущих на РПА, составляло, как правило, сотни клеток в 1 мл воды. Самые низкие величины характерны для озер Кубенское и Сиверское, десятки клеток в 1 мл. До 1.5 тыс. кл./мл сапрофитных бактерий было учтено в поверхностных слоях воды Благовещенского и Васняковского озер.

Отношение числа сапрофитов к общему количеству бактерий, характеризующее санитарное состояние водоемов [3], показало, что озера относятся к типу сравнительно чистых. Среди мелководных наиболее чистым оказалось оз. Кубенское, а из стратифицированных – Зауломское и Сиверское. Отметим, что в зоне резкого скачка температур этот показатель был гораздо выше, чем в поверхностных и придонных слоях воды.

Число факультативно-олигокарбофилов в 1981 г. колебалось в пределах 10–1000 тыс. кл./мл, при этом максимальная величина зарегистрирована в поверхностных слоях воды Кубенского и Сивер-

Т а б л и ц а 4

Частота встречаемости видов факультативно-олигокарбофильных бактерий

Бактерии (род)	Количество выделенных штаммов	
	1981 г.	1982 г.
<i>Pseudomonas</i>	10	8
<i>Caulobacter</i>	9	1
<i>Flavobacterium</i>	4	3
<i>Achromobacter</i>	3	2
<i>Micrococcus</i>	1	7
<i>Brevibacterium</i>	2	0
<i>Corynebacterium</i>	1	1
<i>Arthrobacter</i>	0	2
<i>Mycobacterium</i>	1	0
<i>Microcylus</i>	0	1
Дрожжи	0	1
Всего выделено штаммов	31	26

ского озер, где численность сапрофитов была минимальна. В термоклине в придонных слоях воды стратифицированных озер количество олигокарбофилов составляло 10 тыс. кл./мл.

Летом 1982 г. максимальное (100 тыс. кл./мл) содержание факультативно-олигокарбофилов зарегистрировано в мелководных озерах в зоне фотосинтеза.

Величины темновой ассимиляции углекислоты колебались от 0.6 до 10 мкг С/(л·сут) (табл. 2). Самые низкие показатели были зарегистрированы в оз. Сиверском, что соответствует уровню чистых мезотрофных озер. Наиболее интенсивно фиксировали CO<sub>2</sub> микроорганизмы мелководных озер – от 4 до 10 мкг С/(л·сут). Это характерно для евтрофированных озер.

Продукция органического вещества, измеряемая в поверхностном горизонте воды исследованных озер, составила 0.04–0.08 мг С/л (табл. 3). Такой слабый фотосинтез фитопланктона связан с большой мутностью воды. Деструкция органического вещества в большинстве озер во много раз превышает продукцию. Это свидетельствует о том, что в этих озерах аллохтонное органическое вещество, попадающее в озера с водосборной площади, составляет основную долю.

Видовой состав факультативно-олигокарбофилов представлен 11 родами (табл. 4), из которых преобладают виды родов: *Pseudomonas*, *Caulobacter*, *Micrococcus*, *Flavobacterium*. При этом в июне 1981 г., когда еще сказывалось влияние паводковых вод, доминировали виды родов *Pseudomonas* и *Caulobacter*, а в июне 1982 г. – преимущественно *Pseudomonas* и *Micrococcus*.

Максимальная численность факультативно-олигокарбофилов свойственна видам рода *Pseudomonas* – 100–1000 тыс. кл./мл. Бактерии рода *Caulobacter* составляли, как правило, 10 тыс. кл./мл, а *Micrococcus* – 1 тыс. кл./мл (табл. 5).

Некоторые виды выделенных бактерий приурочены к экологическим зонам. Например, виды родов *Pseudomonas* и *Flavobacterium* сосредоточены в основном в слое фотосинтеза и очень редко встречаются в придонных горизонтах. Бактерии рода *Caulobacter* обитают в поверхностных и придонных слоях. Виды родов *Achromobacter* и *Micrococcus* распределены по всем экологическим зонам.

Наибольшее разнообразие видов обнаружено в оз. Кубенском, что, вероятно, связано с наличием в воде органических веществ гуминовой природы, которые стимулируют развитие бактерий, относящихся к родам *Caulobacter*, *Achromobacter*, *Flavobacterium* [4].

Максимальное развитие микроорганизмов рода *Caulobacter* в 1981 г. было обусловлено влиянием паводковых вод, с которыми с водосборной площади поступает растворенное органическое вещество. В это время водоем характеризуется обилием взвешенных частиц, на которых поселяется микрофлора. Виды бактерий рода *Arthrobacter* были встречены в исследуемых озерах в единичных случаях, тогда как в олиготрофных и дистрофных они доминируют [4].

Нами отмечена и некоторая специфика распределения микроорганизмов по озерам. В мелководьях обитают преимущественно *Flavobacterium* и *Corynebacterium*, в глубоководном оз. Сиверском – род *Caulobacter* (с численностью от 10 до 100 тыс. кл./мл), а также редкие бактерии рода *Micrococcus*. Здесь же обнаружены виды, относящиеся к родам *Arthrobacter* и *Pseudomonas*. Выделенные микроорганизмы характерны для озер мезотрофно-олиготрофного типа.

При изучении ферментативных свойств изолированных микроорганизмов обнаружено, что наибольшее число штаммов (44%) способны разлагать белковые соединения с выделением аммиака и лишь 24% – с образованием сероводорода. Многие штаммы (30%) обладают свойством разлагать крахмал. При этом наиболее активны виды родов *Flavobacterium* и *Micrococcus*. Протеолитическим ферментом, способным разлагать белки типа желатины и молока, обладает третья часть выделенных культур. Восстановление нитратов до нитритов ведут в основном микроорганизмы рода *Pseudomonas*. Фермент каталаза, разрушающий перекись водорода как продукт метаболизма бактерий, обнаружен у половины бактерий, относящихся к родам *Micrococcus*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*. Каталаза отсутствовала у всех выделенных штаммов рода *Caulobacter*.

Изученные озера характеризуются низкой продукцией органического вещества фитопланктоном. Основным источником поступления органических веществ служат грунты, особенно в периоды ветрового перемешивания. По этой причине деструкция органического вещества в водной толще протекает интенсивно и значительно превышает

Т а б л и ц а 5

Виды факультативно-олигокарбофильных бактерий в озерах Северо-Двинской системы

Озеро	1981 г.		1982 г.		Зона развития
	Вид	Численность тыс. кл./мл	Вид	Численность, тыс. кл./мл	
Кубенское	Caulobacter, тип IV	10	Pseudomonas beije- rinckii	100	Поверхность
	Pseudomonas desmo- lytica	1000	P. dysoxyl	100	"
	Pseudomonas ovalis	10	Pseudomonas sp.	100	"
	Flavobacterium solare	100			"
	Achromobacter butyri	10			"
Благовещенское	Micrococcus cremoi- des	1000			"
	Caulobacter, тип I	10	Micrococcus roseus	1	Придонный слой
	Brevibacterium sp.	1	Achromobacter butyri	10	"
	Caulobacter bacteroi- des	10	Pseudomonas nigrita- ciens	0.1	Поверхность
	C. vibrioides limonus	10	Micrococcus sp.	10	"
Васняковское Кишмское	Flavobacterium solare	100	Corynebacterium fa- scians	1	"
	Brevibacterium sp.	100	Flavobacterium solare	10	"
	Caulobacter, тип I	10	Achromobacter steno- halis	10	"
Покровское	Mycobacterium luteum	100	Flavobacterium solare	1	"
	Flavobacterium pere- grinum	10			"
Вязеринское	Corynebacterium michi- ganens	10			"
	Pseudomonas nigrita- ciens	0.1	Arthrobacter sp.	100	"
	P. perolens	10			"



В неглубоких озерах (2–4 м) и в оз. Вазеринском (8 м), подверженных перемешиванию, низка прозрачность и относительно высока общая численность микроорганизмов и сапрофитных бактерий. Судя по величинам темновой ассимиляции углекислоты, бактериальная флора находится в активном состоянии. Эти показатели характерны для мезотрофных озер с признаками евтрофных. Об этом свидетельствуют и выделенные из озер доминирующие виды факультативно-олигокарбофильных бактерий, относящиеся к родам *Flavobacterium* и *Corynebacterium*, которые ранее нами обнаруживались в воде евтрофных озер [5].

Среди обследованных озер выделяются Кубенское с повышенной цветностью воды и глубоководное Сиверское с наименьшей цветностью. Для них характерны низкая температура воды, небольшое содержание сапрофитов, высокая численность и разнообразие видов факультативно-олигокарбофильных бактерий. Некоторые из них (*Microcyclops*, *Arthrobacter*, *Caulobacter*) встречаются, как правило, в чистых водоемах, мало подвергающихся антропогенному воздействию. Они участвуют в основном в разложении органического вещества низких концентраций.

Сопоставляя полученный нами материал с данными других авторов [6, 9, 10], можно отметить, что численность бактерий и интенсивность процессов, связанных с их деятельностью, мало различаются в течение ряда лет. Таким образом, озера Северо-Двинской системы по уровню трофии достаточно стабильны. Небольшие по площади и неглубокие озера можно отнести к мезотрофно-евтрофному типу, а Кубенское, Зауломское и Сиверское – к мезотрофно-олиготрофному.

## Л и т е р а т у р а

1. Б у т о р и н Н.В., Л и т в и н о в А.С. К изучению возможных изменений экологических условий в р. Волге при территориальном перераспределении речного стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 3–8.
2. Б ы л и н к и н а А.А., Т р и ф о н о в а Н.А., К у д р я в ц е в а Н.А., К а л и н и н а Л.А., Г е н к а л Л.Ф. Гидрологический режим Шекснинского водохранилища и водоемов Северо-Двинской системы // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 45–75.
3. К у з н е ц о в С.И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., 1952. 300 с.
4. Л а п т е в а Н.А. Видовой состав гетеротрофных бактерий в воде Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1977. Т. 46, вып. 3. С. 570–576.

5. Л а п т е в а Н.А., К у з н е ц о в С.И. Автохтонная микрофлора пресных водоемов // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979. С. 75-94.
6. Р о м а н е н к о В.И. Микробиологические процессы в водохранилищах различных типов: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1964. 19 с.
7. Р о м а н е н к о В.И. Размножение бактерий на природной воде // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 17. С. 5-7.
8. Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л., 1974. 194 с.
9. Ш е х а в ц о в Н.А. Микробиологические показатели Северодвинской системы // Компоненты, биоты и их роль в природе и народном хозяйстве. М., 1981. С. 67-68.
10. Ш е х а в ц о в Н.А. Продукция и деструкция органического вещества в водоемах трассы переброски северных рек в Волгу // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 41. С. 20-25.



НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ БЕСЦВЕТНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ  
В ФАУНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

В настоящей работе представлены данные о фауне и биологии редко встречающихся и новых для науки видов бесцветных жгутиконосцев. Описание новых видов из отряда *Cercomonadida* – амебонидных жгутиконосцев – проведено при их выделении в культуры с последующим лабораторным изучением. Методика работы с лабораторными культурами позволила более детально изучить особенности биологии ряда видов, уже известных. Более полное изучение биологии и морфологии, включая ультратонкое строение четырех видов „типичных” зоофлагеллат (*Apusomonas proboscidea*, *Phyllomitus apiculatus*, *Spiromonas angusta*, *Amastigomonas caudata*), делает необходимым выделение этих простейших из границ существующих таксонов в разряд видов неопределенного систематического положения. По особенностям своего строения и биологии каждый из указанных выше видов настолько своеобразен, что не может быть отнесен ни к одному из ныне известных отрядов в типе *Sarcomastigophora*.

Тип SARCOMASTIGOPHORA Honigberg et Balamuth, 1963

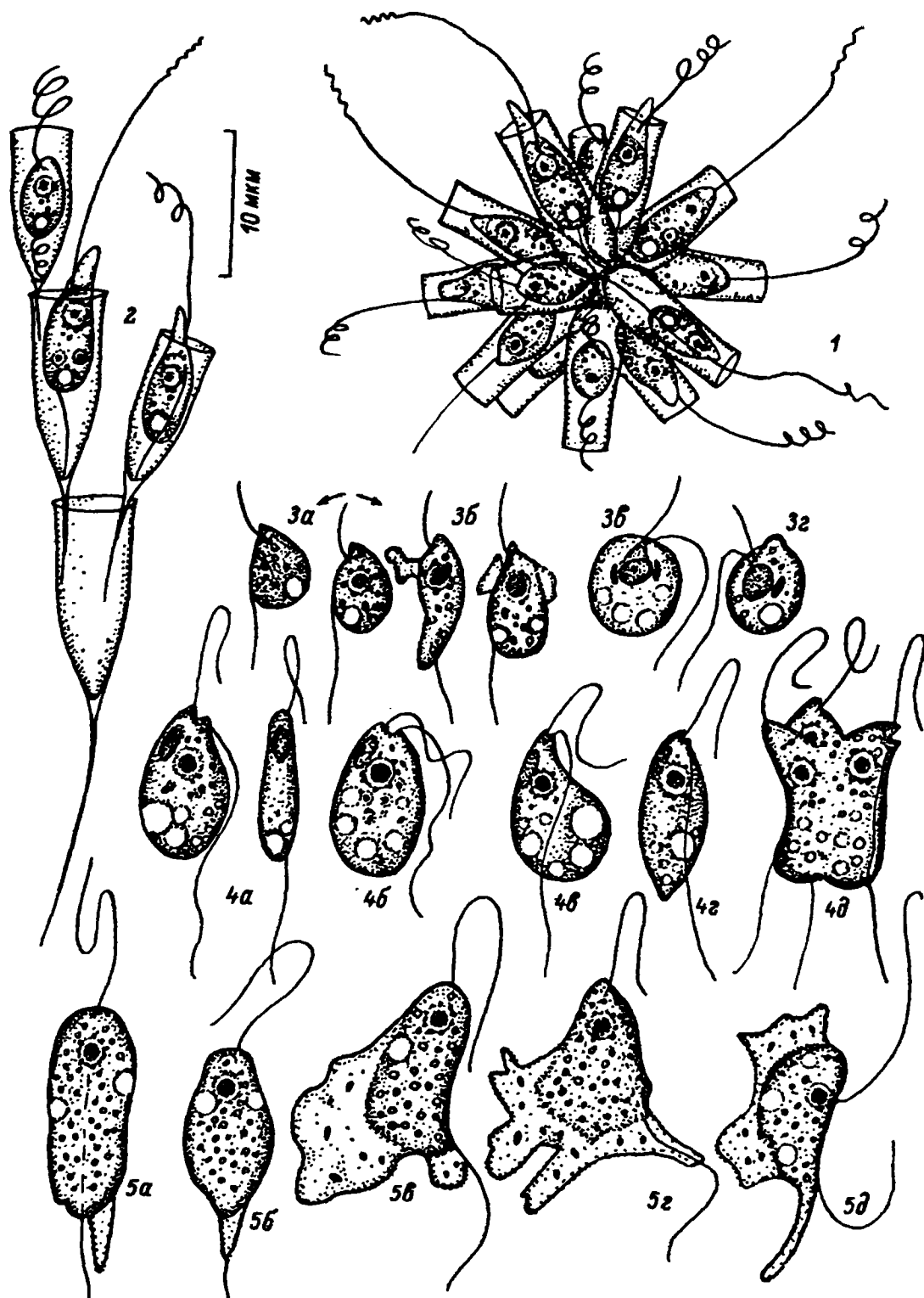
Класс Zoomastigophora Calkins, 1909

Отряд Bicosoecida Grassé et Deflandre, 1952

1. Bicoeca socialis (Lauterborn) Skuja, 1956

(табл. 1, 1).

Колониальные планктонные жгутиконосцы в домиках. Домики соединяются основаниями и собраны в лучевидные звездчатые правильные колонии радиального строения. Количество клеток в колонии может колебаться от 6 до 30, диаметр колонии 40–60 мкм. Домики колбовидной формы, с закругленным основанием без какого-



Т а б л и ц а I

1 - *Bicoeca socialis* (Lauterborn) Skuja; 2 - *B. petiolata* (Stein) Bourrelly; 3a-3г - *Bodo minimus* Klebs: 3a - обычный вид подвижного жгутиконосца, 3б - питающийся жгутиконосец с псевдоподиями, 3в, 3г - фиксированные и окрашенные жгутиконосцы; 4a-4д - *Parabodo nitrophilus* Skuja: 4a - вид жгутиконосца сбоку и со спинной стороны, 4б, 4в - жгутиконосцы, поглотившие много бактерий, 4г - жгутиконосец в стадии голодания, 4д - жгутиконосец в стадии деления на три дочерние особи; 5a-5д - *Cercobodo crassicauda* (Alex.) Lemmermann, var. *borokiensis* nov. var. Mylnikov: 5a, 5б - обычные формы тела подвижных жгутиконосцев, 5в-5д - метаболия тела активно питающихся жгутиконосцев.

либо выступа или стебелька. Длина (высота) домика 20–25 мкм, ширина 6–9 мкм; стенки тонкие, нежные, прозрачные, бесцветные. Клетка 8–13 мкм длиной, 6–7 мкм шириной. Передний жгутик в 2–2.5 раза длиннее тела клетки; задний, фиксирующий клетку в основании домика, примерно в 1.5 раза длиннее тела клетки. Оба жгутика сократимы и способны скручиваться в спираль. Ядро пузырьковидное. 1–2 сократительные вакуоли в базальной части клетки. План строения клетки характерен для всех бикозоецид.

Обитает в ранневесеннее время. Впервые отмечен в Рыбинском водохранилище в мае 1975 г. Спорадически встречается в апреле–мае при низких температурах воды.

## 2. Bicoeca petiolata (Stein) Bourrelly, 1951 (табл. 1, 2).

Колонии древовидные. Дочерние домики прикрепляются к внутренним стенкам материнских с помощью стебельков. Домики кубковидной формы, в базальной части продолжают в стебелек разной длины, стенки толстые, бесцветные. Длина домика (без стебелька) 10–20 мкм, ширина 6–9 мкм, стебельки длиной 10–60–100 мкм. Клетка яйцевидной или овальной формы длиной 6–10 мкм, шириной 5–8 мкм. Общий план строения клетки сходен с таковым *B. socialis*.

Спорадически встречается в закрытых мелководьях Рыбинского водохранилища, в прудах на различных растениях.

## Отряд Kinetoplastida Honigberg, 1963

### 1. Bodo minimus Klebs, 1883 (табл. 1, 3а–3г).

Клетка овальная с небольшим рострумом. Длина тела 3.5–6 мкм, ширина 2–2 мкм. Двигательный жгутик равен 1–2 мкм, рулевой незначительно превышает длину тела. Оба жгутика отходят от небольшого углубления, расположенного вентрально на переднем конце тела. Сократительная вакуоль находится обычно в заднем конце тела. Питание осуществляется с помощью псевдоподий, выпускаемых на переднем конце тела. Во время движения задний конец тела постоянно колеблется синхронно с колебаниями двигательного жгутика. Цисты не найдены.

Во время жизнедеятельности клетки сократительная вакуоль может перемещаться в передний конец тела. В старых культурах задний конец тела жгутиконосцев заостряется.

На окрашенных препаратах хорошо заметны овальное ядро, сократительная и пищеварительная вакуоли. Между базальными телами жгутиков и ядром располагается фибриллярный конус, а по сторонам ядра – 1–2 окрашенных тельца в виде палочек. Кинетопласт не найден. Наличие перечисленных структур, а также псевдоподи-

альный способ питания и отсутствие кинетопласта сближает *B. minimus* с представителями рода *Cercobodo* Krassiltschik [1]. Обсуждаемый вид также сходен с *Bodomorpha minima* Hollande [4]. Отличие в основном состоит в положении двигательного жгутика.

Зарегистрирован в пробах из Рыбинского, Иваньковского, Горьковского и других волжских водохранилищ, в 1980–1981 гг. обнаружен в озерах вблизи пос. Дальние Зеленцы Мурманской области.

## 2. *Parabodo nitrophilus* Skuja, 1948 (табл. I, 4а–4д).

Клетка овальная, уплощенная, задний конец тела часто расширен, передний – раздвоен. Длина тела 10–18 мкм, ширина 5–12 мкм. Плавательный жгутик обычно равен длине тела, рулевой в 1,5–2 раза длиннее. Ядро располагается в центре или ближе к переднему концу клетки. Сократительная вакуоль в переднем конце клетки, 3–4 пищеварительные вакуоли занимают заднюю часть тела. Крупный кинетопласт лежит вблизи базальных тел жгутиков. Размножение продольным делением клетки в подвижном состоянии. Сначала удваиваются жгутики и кинетопласт, затем ядро. Цист не обнаружено.

При старении культуры форма тела жгутиконосцев значительно меняется. Задний конец тела сужается, уменьшается количество пищеварительных вакуолей. У большей части жгутиконосцев укорачиваются жгутики и теряется их подвижность. Нарушение деления приводит к образованию особей с тремя ядрами.

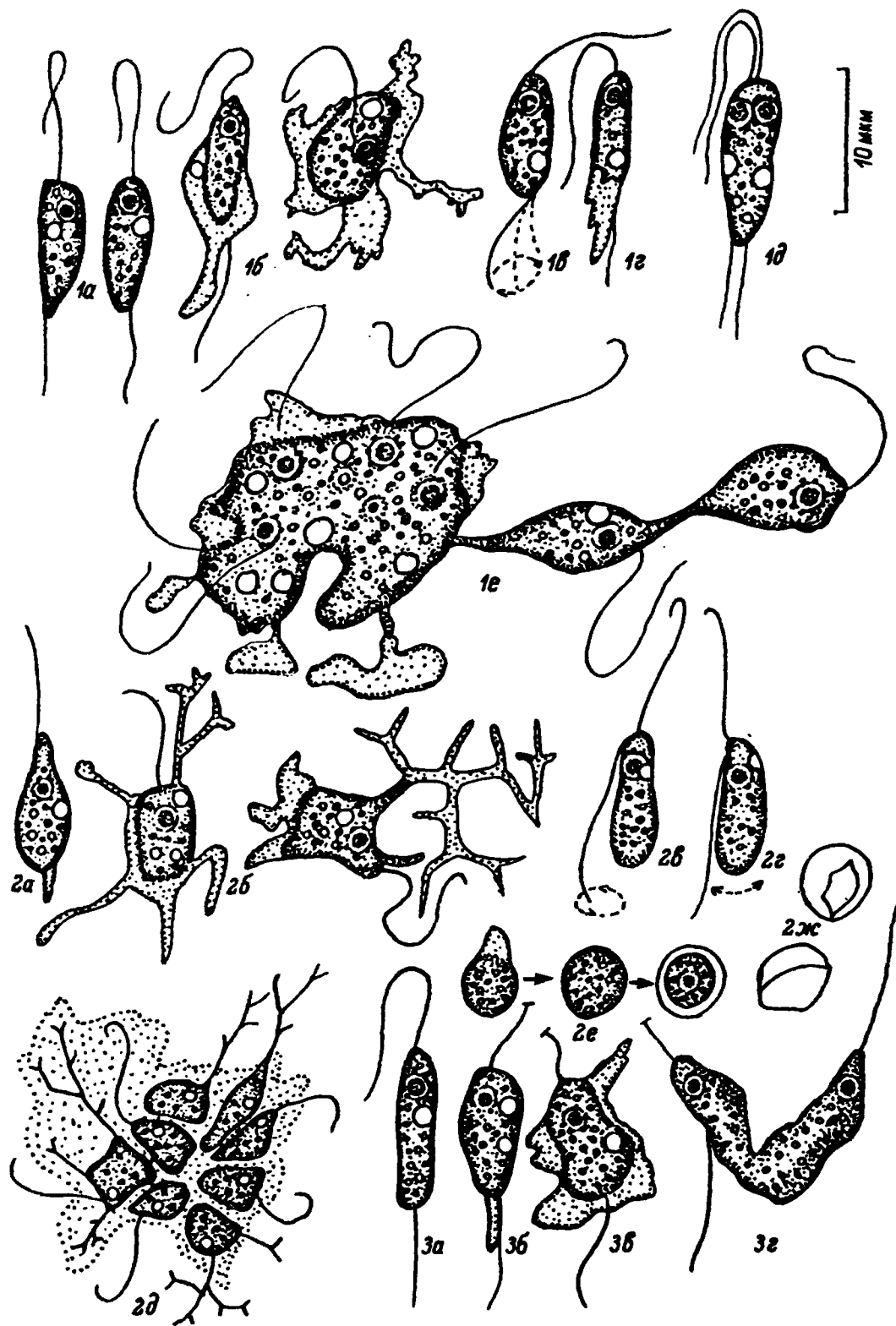
На окрашенных препаратах хорошо заметен раздвоенный рострум, представляющий собой располагающиеся рядом цитостом и жгутиковый карман. Вблизи базальных тел жгутиков хорошо окрашивается кинетопласт, а в пищеварительных вакуолях – поглощенные бактерии.

Данный организм впервые найден в 1978 г. в очистных сооружениях пос. Борок Ярославской области и в прибрежье Рыбинского водохранилища. В пробах этот вид можно спутать с видом *Bodo caudatus*, тем более что последний в культуре характеризуется большой изменчивостью формы тела и размеров [2]. Основное различие заключается в размерах тела и в наличии у *Parabodo nitrophilus* раздвоенного рострума.

## Отряд *Cercomonadida* Mylnikov, 1986

### 1. *Cercobodo crassicauda* (Alex.) Lemm., 1914 var. *borokiensis* nov. var. Mylnikov (табл. I, 5а–5д)

Клетка ползающая, более или менее овальной формы. Сзади клетки обычно тянется небольшая пальцевидная псевдоподия. Длина тела 10–21 мкм, ширина 5–12 мкм. Двигательный жгутик равен



Т а б л и ц а II

1a-1e - *Cercobodo varians* Skuja, var. *natans* nov. var. Mylnikov: 1a - обычный вид ползающего жгутиконосца, 1б - активно питающиеся особи с псевдоподиями, 1в - плавающий жгутиконосец, 1г - форма тела жгутиконосца после оседания на дно чашки, 1д - жгутиконосец на стадии деления с удвоенным количеством органелл, 1e - фрагментация плазмодия; 2a-2ж - *C. cometa* Hollande: 2a - обычный вид ползающей особи, 2б - активно питающийся жгутиконосец с псевдоподиями, 2в, 2г - плавающая и осев-

10–15 мкм, рулевой 15–25 мкм. Последний прикреплен к поверхности тела жгутиконосца. Пузырьковидное ядро располагается на переднем конце тела вблизи базальных тел жгутиков. Крупное ядрышко лежит в центре ядра. Вся цитоплазма заполнена множеством светопреломляющих гранул. 2, реже 3, сократительные вакуоли рассеяны в цитоплазме. В момент питания клетка образует сильно уплощенные псевдоподии разнообразных форм и размеров. Питается бактериями и мелкими протококковыми водорослями. Цист и плазмодиев не образует.

В период достижения максимума численности в чашке Петри часть особей начинает плавать. Задний жгутик при этом волнообразно движется. После оседания на дно чашки жгутиконосцы выпускают псевдоподии преимущественно на левой стороне тела и сзади. Передний конец практически свободен от псевдоподий. В отличие от описания, приводимого А.Алексеевым [1], данная разновидность не образует цист в культуре, не несет псевдоподии, обволакивающей двигательный жгутик, а рулевой жгутик прикрепляется к поверхности тела, что ранее не отмечалось.

Найден в очистных сооружениях пос. Борок и в прибрежье Рыбинского водохранилища летом 1978 г.

## 2. *Cercobodo varians* Skuja, 1948 var. *natans* nov. var. *Mylnikov* (табл. II, 1a–1e).

Активно передвигающийся жгутиконосец с телом, более или менее грушевидной формы. Длина тела 6–13 мкм, ширина 6–7 мкм. Передний конец тела закруглен, задний заострен. Спереди отходят 2 гетеродинамичных жгутика. Длина двигательного жгутика составляет 15–20 мкм, рулевого 12–18 мкм. Последний прикреплен к вентральной поверхности тела на 1/3 своей длины. Пузырьковидное ядро лежит в передней части клетки. Единственная сократительная вакуоль не имеет постоянного местоположения. Однако у плавающих особей она располагается ближе к заднему концу тела. Плавное скольжение по субстрату осуществляется за счет ундулирующей работы проксимальной части рулевого жгутика. Двигательный жгутик совершает редкие взмахи. Клетка во время скольжения по субстрату или при плавании очень подвижна и постоянно меняет направление движения. В момент питания особи обычно неподвижны, работа жгутиков замедлена. После того как псевдоподия накрывает бак-

---

шая на дно чашки особи, 2д – скопление клеток на дне чашки, 2е – стадии инцистирования, 2ж – оболочка цисты после эксцистирования; 3а–3г – *C. laciniaegerens* Krassiltschik: 3а – обычный вид жгутиконосца, 3б – ползающий жгутиконосец, 3в – питающаяся особь, 3г – жгутиконосец на стадии деления.

терию, она активно втягивается в клетку. Во время плавания жгутиконосец совершает движение по спирали. После непродолжительного плавания особь оседает на дно и сразу выпускает псевдоподии: сначала на заднем конце тела, а затем по всей поверхности клетки. Цитоплазма клеток заполнена большим количеством пищеварительных вакуолей и мелких гранул. Цисты не обнаружены. Многоядерные плазмодии образуются при большой плотности культуры.

В первоописании у данного вида указаны 2 сократительные вакуоли [6]. Как показывают наши данные, быстрое перемещение одной сократительной вакуоли может создать иллюзию наличия в клетке 2 сократительных вакуолей. Стоит также подчеркнуть, что у описываемой здесь разновидности найдены плазмодии и активно плавающие особи.

Найден в августе 1980 г. в очистных сооружениях пос. Борок.

### 3. Cercobodo cometa Hollande, 1932 (табл. II, 2а-2ж).

Клетки ползающие, овальной формы. На переднем конце тела часто образуется довольно длинная псевдоподия типа рострума. Длина тела 4-10 мкм, ширина 2-4 мкм. Длина жгутиков составляет 5-10 мкм. Рулевой жгутик проходит под вентральной поверхностью тела и поэтому малозаметен. Небольшое округлое ядро располагается вблизи базальных тел жгутиков. Сократительная вакуоль в передней части тела. Цитоплазма заполнена многочисленными гранулами и пищеварительными вакуолями. Псевдоподии ветвятся, на концах утончаются.

Питающиеся особи обычно малоподвижны. Они образуют как тонкие, часто дихотомически ветвящиеся, псевдоподии, так и более толстые, неветвящиеся. Потомство материнской клетки располагается в виде однослойного скопления малоподвижных дочерних клеток, которые выделяют слизь, хорошо заметную на окрашенных препаратах. После стадии агрегации клетки начинают интенсивно ползать. Некоторая часть их плавает в толще воды. У таких клеток передний конец тела заострен, а цитоплазма уплотнена. После оседания на дно чашки Петри особь непродолжительное время вращается, а затем начинает ползать. При этом задний конец тела приподнят над субстратом. Далее клетка выпускает псевдоподии.

При старении культуры (на 5-10-е сутки) большая часть особей образует цисты диаметром 6-10 мкм. Оболочка цист тонкая и гладкая. Перед инцистированием особь округляется, а жгутики, вероятно, резорбируются. В цитоплазме появляются светопреломляющие гранулы. Ядро перемещается в центр цисты. Оболочка зрелой цисты отслаивается от цитоплазмы. Деятельность сократительной вакуоли прекращается. При добавлении свежей питательной среды начинается эксцистирование.

Голландом [4] в первоописании *C. cometa* не отмечены положение сократительной вакуоли, форма тела плавающей особи и форма цисты.

Обнаружен в прибрежье Рыбинского водохранилища в сентябре 1983 г.

4. Cercobodo laciniaegerens Krassiltschik, 1886  
(табл. II, 3а-3г; табл. III, 1).

Клетки подвижные, веретеновидной или овальной формы. Длина тела 8-12 мкм, ширина 3-7 мкм. Двигательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 1.5-2 раза длиннее. На заднем конце тела постоянно заметна одна лопастевидная псевдоподия. Крупное ядро лежит вблизи базальных тел жгутиков. В цитоплазме рассеяны многочисленные светопреломляющие гранулы. Сократительная вакуоль постоянно находится в движении. Систола вакуоли чаще заметна в задней части тела. В момент питания клетка образует псевдоподии разнообразной формы и размеров. Тело клетки значительно уплощается. В культуре некоторая часть клеток плавает в толще воды.

При ползании жгутиконосцев по субстрату активно действует рулевой жгутик, совершающий ундулирующие движения. Многоядерные плазмодии образуются при достижении большой численности жгутиконосцев в культуре. От крупных плазмодиев активно отпочковываются дочерние клетки. Этот процесс приводит к сетчатому скоплению клеток. Для данного вида плазмодии выявлены впервые.

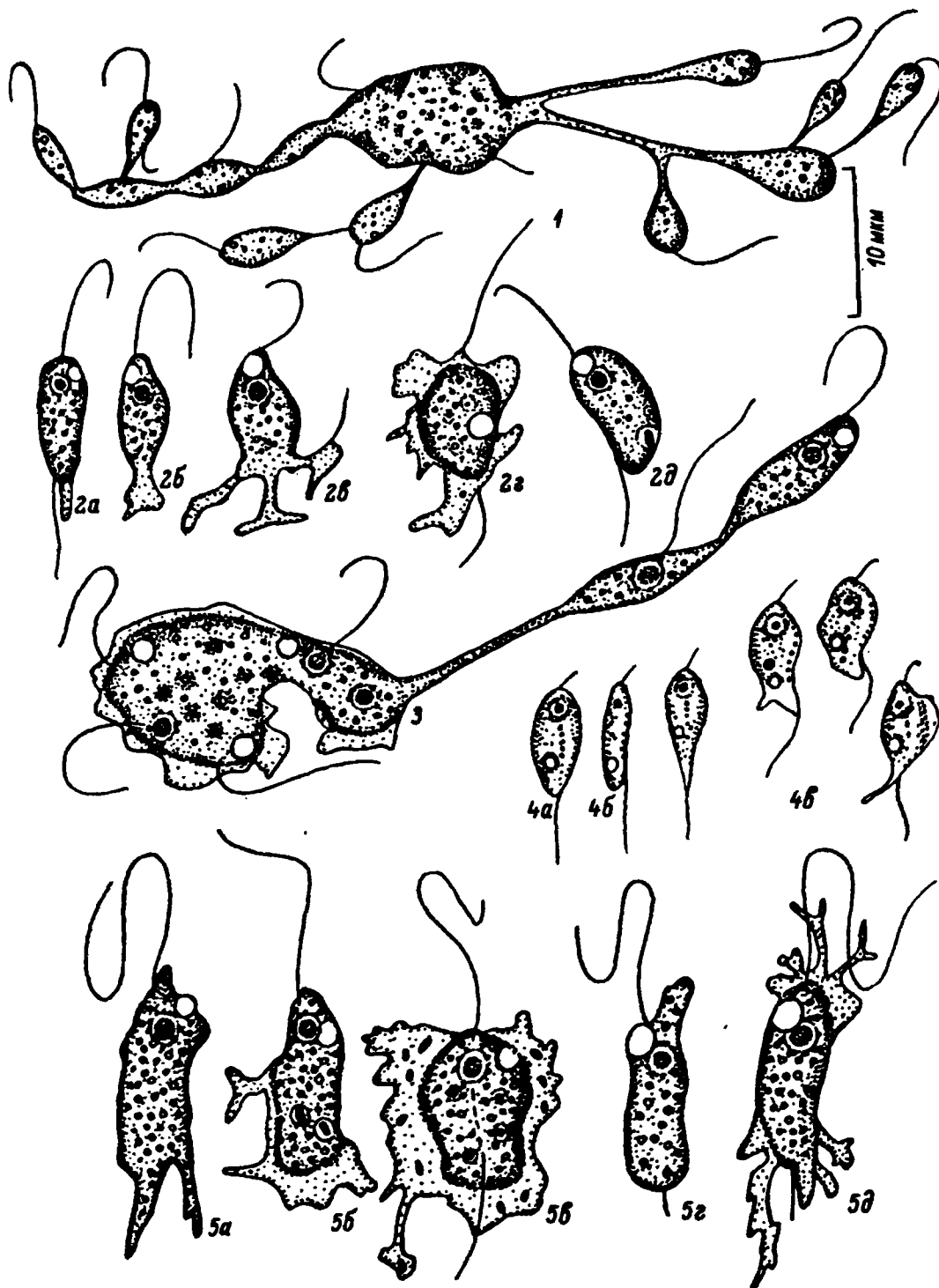
Найден в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1978-1980 гг.

5. Cercobodo activus sp. nov. Mylnikov (табл. III, 2а-2д; 3).

Клетки ползающие, овальной, грушевидной или веретеновидной формы. Длина тела 5-10 мкм, ширина 3-4 мкм. Длина двигательного жгутика 6-7 мкм, рулевого 6-11 мкм. Двигательный жгутик совершает частые взмахи. Проксимальная часть рулевого жгутика прикреплена к мембране клетки с брюшной стороны, что отчетливо видно при поворотах жгутиконосца. Малоаметное пузырьковидное ядро расположено в передней части тела. 1 сократительная вакуоль чаще всего в переднем конце тела. Ядро и сократительная вакуоль, особенно у питающихся особей, могут изменять свое местоположение.

В отличие от известных видов рода *Cercobodo* данный жгутиконосец постоянно находится в движении, даже во время питания. При ускорении скольжения по субстрату тело обычно мелко трясется. Плавание носит беспорядочный характер. Во время питания жгутиконосец чрезвычайно быстро образует тонкие псевдоподии разнообразной формы, которые после захвата бактерий моментально втягиваются. В культуре на 5-8-е сутки после посева на свежую питательную среду способен образовывать многожгутиковые и





Т а б л и ц а III

1 - фрагментация плазмодия *Cercobodo laciniaegerens* Krassiltschik; 2a-2д - *C. activus* sp. nov. Mylnikov: 2a - обычный вид ползающего жгутиконосца, 2б-2г - активно питающиеся особи, 2д - плавающая особь; 3 - фрагментация плазмодия *C. activus* sp. nov. Mylnikov; 4a-4в - *Helkesimastix faecicola* Woodcock et Lapage: 4a - вид жгутиконосца со спинной стороны, 4б - вид жгутиконосца с боковой стороны, 4в - метаболия тела; 5a-5д - *Cercobodo metabolicus* sp. nov. Mylnikov: 5a - форма тела активно ползающей особи, 5б, 5в - активно питающиеся особи, 5г - голодающая особь, 5д - метаболирующая особь с разветвленными псевдоподиями.

многоядерные плазмодии. От крупных плазмодиев постепенно отпочковываются дочерние клетки.

Найден в Промерном озере вблизи пос. Дальние Зеленцы Мурманской области в июле 1980 г.

6. Cercobodo metabolicus sp. nov. Mylnikov (табл. III, 5а-5д).

Клетки подвижные, овальной или веретеновидной формы. Длина тела 5-11 мкм, ширина 3-5 мкм. От переднего конца клетки отходят 2 гетеродинамичных жгутика. Длина двигательного жгутика составляет 11-20 мкм, рулевого 6-11 мкм. Последний прикреплен к вентральной стороне тела и малозаметен. Проксимальная часть двигательного жгутика проходит в цитоплазматическом выросте. Пузырьковидное ядро в передней части тела. 1, реже 2, сократительные вакуоли располагаются на переднем конце тела. Вакуоль состоит из центрального резервуара и мелких окружающих его пузырьков. В состоянии наполнения сложная сократительная вакуоль выпячивается на границе тела клетки, достигая 1-2.5 мкм в диаметре. Иногда заметно слияние 2 сократительных вакуолей в 1. Во время скольжения по субстрату постоянно образуются разнообразные по форме и размерам уплощенные псевдоподии. У плавающих особей веретеновидной формы псевдоподии отсутствуют, цитоплазма уплотнена. В клетке заметно большое количество мелких гранул. Пищеварительных вакуолей мало. Питание бактериями. Цисты не обнаружены.

Тело жгутиконосца интенсивно метаболирует. У медленно передвигающихся особей псевдоподии выбрасываются вперед по направлению движения на расстояние 2-3 мкм и более. Затем они быстро передвигаются к клетке. Плавающие клетки вращаются вокруг продольной оси тела. В этом случае хорошо заметно прикрепление рулевого жгутика к клетке.

Данный вид отличается от других видов рода *Cercobodo* наличием крупной сложной сократительной вакуоли, интенсивной метаболией тела, отсутствием цист и плазмодиев.

Найден в оранжерейной почве пос. Борок Ярославской области в марте 1980 г.

7. Helkesimastix faecicola Woodcock et Lapage, 1914 (табл. III, 4).

Клетка ползающая, большей частью яйцевидной формы, уплощенная в дорзовентральном направлении, с заостренным задним концом. Длина 6-8 мкм, ширина 2.5-3 мкм. Плавательный жгутик очень короткий и иногда плохо виден. Рулевой жгутик приблизительно в 2-2.5 раза длиннее тела и по всей длине тела клетки соединен с мембраной. В месте соединения находится ряд гранул. Задняя часть рулевого жгутика остается свободной и волочится по

субстрату. Ядро пузырьковидное, расположено в переднем конце тела. Сократительная вакуоль в задней части клетки. Тело довольно сильно метаболирует, но при поступательном движении вперед обычно сохраняет свою форму, иногда образуя хвостовую псевдоподию, связанную со жгутиком. Двигается довольно быстро и равномерно по прямой линии. При замедлении движения способность к метаболии проявляется ярче, с образованием небольшого числа коротких псевдоподий. Питается бактериями с помощью псевдоподий. Цисты круглые с прозрачной оболочкой. Размножается продольным делением.

Впервые отмечен в пробах воды из р. Пуртсе (Эстония) в октябре 1971 г. Позднее отмечался в очистных сооружениях пос. Борок Ярославской области и в мелководных заросших растительностью участках Рыбинского водохранилища.

### З о о ф л а г е л л а т ы   н е о п р е д е л е н н о г о с и с т е м а т и ч е с к о г о   п о л о ж е н и я

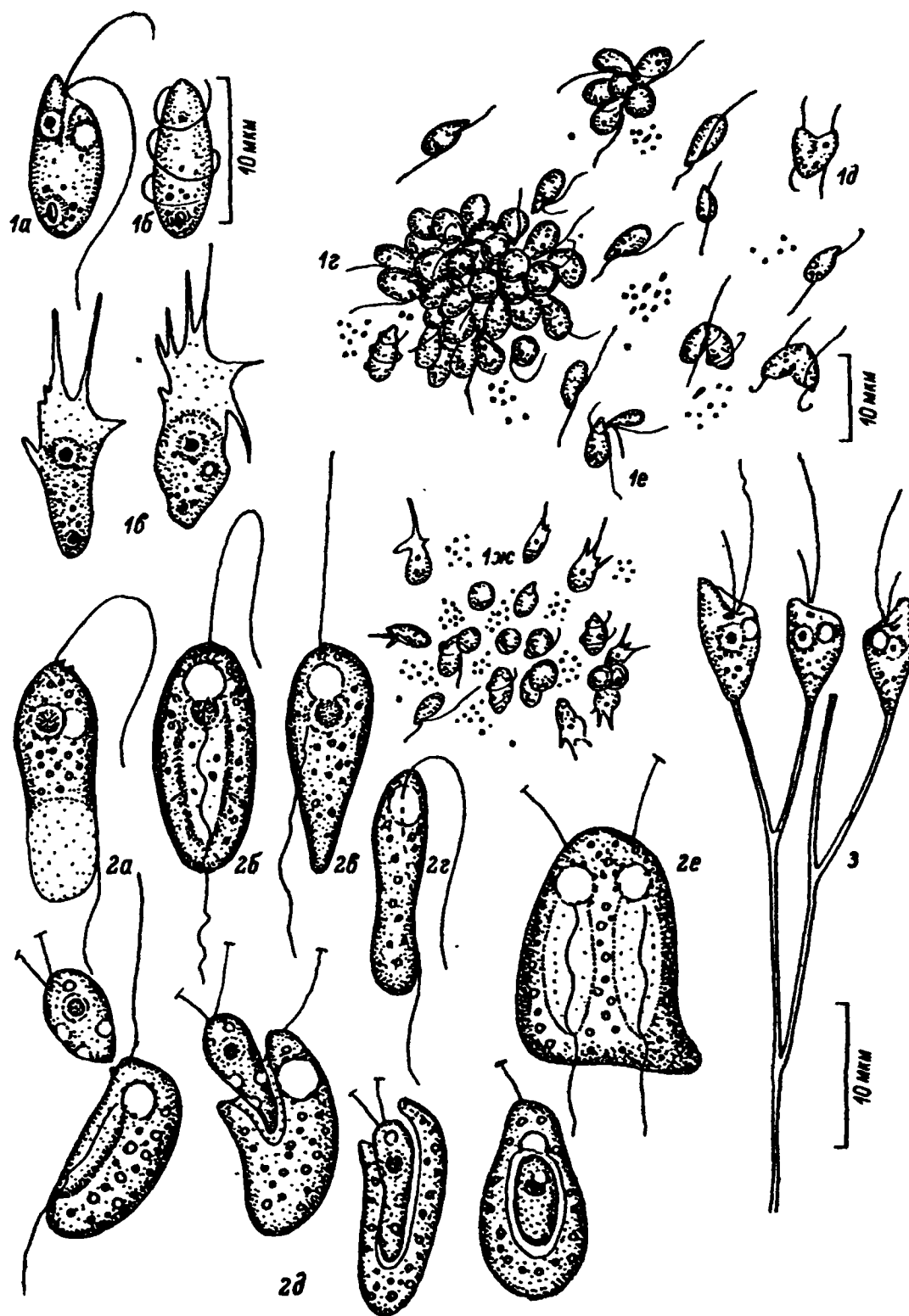
#### 1. Apusomonas proboscidea Alexeieff, 1924 (Rostromonas applanata Karpoff et Zhukov, 1980) (табл. У, 1а-1в).

Клетка ползающая овальной формы, сильно уплощенная в дорзо-вентральном направлении. Длина 8-12 мкм (в среднем 10 мкм), ширина 6-10 мкм (в среднем 8 мкм). Из выемки, расположенной спереди на вентральной стороне тела, выходит хоботок, выступающий за пределы клетки на 2/3 ее длины. Хоботок состоит из двух хорошо различимых частей: базальной, более толстой, и апикальной, более тонкой, бичевидной. Бичевидный участок хоботка в свою очередь переходит в едва различимый волосовидный отросток. Внутри толстой части хоботка расположены 2 аксонемы (видны в световой микроскоп). Ядро пузырьковидное, бобовидной формы с хорошо выраженным ядрышком, расположено в задней части клетки. 1 сократительная вакуоль расположена в задней половине тела, слева от ядра. Гранулы и различные включения распределены в периферическом слое цитоплазмы. Кинетопласт отсутствует. Размножается продольным делением надвое. Передвигается медленно, с помощью подвижного хоботка.

Впервые обнаружен в 1977 г. в бентосной пробе из пруда в пос. Борок Ярославской области, бассейн р. Волги. Впоследствии встречался в почве и бентосных пробах из пресных водоемов в районе пос. Дальние Зеленцы Мурманской области.

#### 2. Phyllomitus apiculatus Skuja, 1948 (табл. 1У, 1а-1ж).

Клетка удлиненно-яйцевидной формы с заостренным и скошенным передним концом. Длина тела 11-15 мкм, ширина 4-5.5 мкм.



Т а б л и ц а 1У

1а-1ж - *Phyllomitus apiculatus* Skuja: 1а - обычный вид жгутиконосца, 1б - вид со спинной стороны, жгутики закручены вокруг тела, 1в - амeboиды, 1г - аггломерация, 1д - деление, 1е - начало копуляции (?), 1ж - трансформация жгутиконосцев в амeб; 2а-2е - *Colponema loxodes* Stein: 2а - вид жгутиконосца сбоку, 2б - вид жгутиконосца с брюшной стороны тела, 2в, 2г - голодающие особи, 2д - поглощение мелкого жгутиконосца, 2е - делящаяся особь; 3 - *Dendromonas virgaria* (Weisse) Stein.

Плавательный жгутик равен длине тела, рулевой в 1.5–2 раза длиннее. Ядро пузырьковидное, расположено в передней части тела. Сократительная вакуоль также в передней части тела, но с брюшной стороны. В передней части тела, ниже выхода жгутиков, открывается цитостом.

Жгутиконосцы активно плавают и хищничают. Основной пищей служат другие мелкие жгутиконосцы. В культуре хорошо содержится на жгутиконосцах *Pleuromonas jaculans* Perty.

Своеобразен, хотя и не изучен до конца жизненный цикл *Phyllomitus apiculatus*. Детали его возможно наблюдать в культурах.

При внесении *Ph. apiculatus* (даже нескольких экземпляров) в хорошо развивающуюся культуру *Pleuromonas jaculans* жгутиконосцы начинают активно размножаться путем продольного деления надвое. Быстро достигают большой численности и выедают жгутиконосцев *P. jaculans*.

При достижении определенной численности жгутиконосцы образуют скопления в отдельных точках, число их в таких скоплениях колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен клеток. При этом создается впечатление, что жгутиконосцы активно стремятся „пробиться“ к центру скопления. Образуется своего рода живой клубок, но связанный с определенной точкой дна чашки Петри. В это время одна часть жгутиконосцев начинает копулировать, другая – делиться, остальные теряют жгутики и трансформируются в амёб. На месте бывшего скопления обычно сохраняются остаточные тела, неподвижные протоплазматические образования шаровидной или неопределенной формы.

В последующем в культуре остаются особи только амёбоидной стадии, медленно ползающие по субстрату и питающиеся бактериями. При долгом содержании такой культуры в небольшом объеме (чашка Петри) без обновления культуральной среды большинство клеток амёбоидной стадии исчезает и остается лишь небольшое количество цист. Следует отметить, что часть амёбозоидов может сливаться, образуя своего рода плазмодий. Если сделать пересев старой культуры *Phyllomitus apiculatus* на стадии амёбозоидов на свежую культуру *Pleuromonas jaculans*, то происходит быстрая трансформация амёбозоидов в активных жгутиконосцев–хищников, и цикл их развития в общих чертах повторяется.

В природе, в частности в водоемах бассейна р. Волги, *Phyllomitus apiculatus* можно обнаружить почти повсеместно, но эпизодически и их численность обычно незначительна, хотя в местах, богатых пищей, она может скачкообразно увеличиваться и в то же время так же резко падать при изменяющихся условиях. Фазы жизненного цикла, описанные выше, в природных условиях должны, вероятно, полностью проходить в определенных местах. Вообще же, как показывают наблюдения и над культурами, *Ph. apiculatus* в жгутиковой стадии успешно развивается в мезосапробных водоемах с достаточным содержанием растворенного органического вещества и бактерий, которые в свою очередь служат пищевым объектом для мелких зоофлагеллат.

### 3. *Spiromonas angusta* (Duj.) Alexeieff, 1929 (табл. У, 3а-3г).

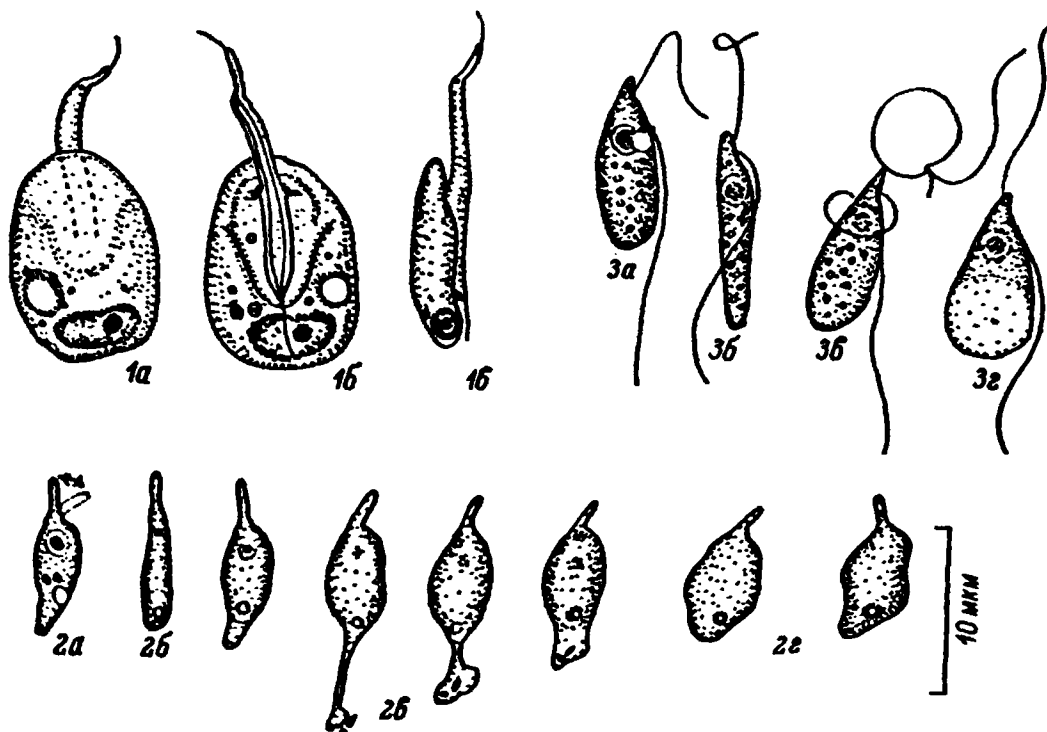
Клетка удлинненно-яйцевидной формы с заостренным передним концом, чуть ниже которого начинаются жгутики. Длина тела 8-10 мкм, ширина 3-4 мкм. Форма тела может изменяться от ланцетовидной у голодных особей до грушевидной у сытых. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 2 раза длиннее. Пузырьковидное ядро и сократительная вакуоль расположены в передней части тела. Цитостом и кинетопласт отсутствуют. Размножается в цистах, из которых выходят 3-4 молодые особи.

Внешне напоминает широко распространенного жгутиконосца *Bodo saltans*, но по особенностям биологии и ультратонкому строению резко от него отличается, как, впрочем, и ото всех типичных бодонид.

Большую часть времени жгутиконосец активно и быстро плавает. Облигатный хищник. Нападает на других простейших, иногда даже более крупных размеров. Однако основной пищей для него служат жгутиконосцы. Способ питания *Spiromonas angusta* принципиально отличается от способа питания других хищных жгутиконосцев, например таких, как *Phyllomitus apiculatus*. В отличие от *Ph. apiculatus* этот вид не имеет цитостома и не может обычным путем заглатывать пищу. Жгутиконосец, нападая на жертву, прикрепляется к ней передним заостренным концом (рострумом), который проникает через мембрану внутрь клетки, ее содержимое высасывается и поступает в вакуоль, расположенную в задней части тела жгутиконосца. Во время питания *Spiromonas angusta* почти неподвижен, передний жгутик характерно закручен вокруг тела. По мере увеличения пищеварительной вакуоли тело жгутиконосца раздувается и принимает грушевидную форму. Пищеварительная вакуоль в этом случае может занимать большую часть объема тела *S. angusta* (табл. У, 3г).

В лабораторных условиях *S. angusta* успешно развивается на культурах различных жгутиконосцев (например, *Parabodo nitrophilus*, *Bodo caudatus* и др.), после выедания которых часть особей *Spiromonas angusta* погибает от голода, часть образует цисты. Из цист при соответствующих условиях в результате последовательного деления выходят 3 или 4 молодые особи. А. Алексеев [1] отмечал, что цистообразование происходит после копуляции, хотя в наших культурах факт копуляции жгутиконосцев ни разу не отмечался.

*S. angusta* был обнаружен А. Алексеевым [1] в мацерациях экскрементов. Нами он впервые был отмечен в январе 1970 г. в очистных сооружениях г. Ярославля, впоследствии отмечался в придонных слоях водохранилищ Волжского каскада, но эпизодически. Следует отметить локальность его распространения. Так же как и *Phyllomitus apiculatus*, данный вид может давать вспышки развития при наличии достаточного количества пищи и так же быстро исчезать при ее нехватке. Предпочитает места с повышенным содержанием органических веществ.



Т а б л и ц а У

1а-1в – *Apusomonas proboscidea* Alexeieff: 1а – вид жгутиконосца со спинной стороны, 1б – вид с брюшной стороны, 1в – вид с боковой стороны; 2а-2г – *Amastigomonas caudata* Zhukov: 2а – обычный вид жгутиконосца, 2б – вид со спинной стороны, 2в – питание бактериями с помощью хвостовой псевдоподии, 2г – метаболия тела при остановке; 3а-3г – *Spiromonas angusta* (Duj.) Alexeieff: 3а – обычный вид жгутиконосца, 3б – голодная особь, 3в – жгутиконосец, напавший на жертву, 3г – сытый жгутиконосец с раздувшимися пищеварительными вакуолями.

4. *Amastigomonas caudata* Zhukov, 1975 (табл. У, 2а-2г).

Клетка ползающая, овальной или удлинено-овальной формы. Длина тела 6–8 мкм, ширина 3–3.5 мкм. Тело значительно сплющено с боков. На его переднем конце имеется протоплазматический хоботок, равный примерно 1/3 длины тела. Ядро пузырьковидное, с крупным ядрышком, расположено в передней части клетки, недалеко от основания хоботка. Сократительная вакуоль в задней части тела, для которой и характерно образование одной длинной хвостовой псевдоподии. Передвигается медленно, с помощью хоботка, который совершает маятникообразные движения. Тело боковой стороной повернуто к субстрату. Размножается продольным делением надвое.

Форма клетки в основном двух типов. При поступательном движении вперед жгутиконосец имеет форму, близкую к овальной, и время от времени на заднем конце тела образуется длинная псевдоподия, которая может превосходить длину тела в 2–2.5 раза. С ее помощью жгутиконосец питается мелкими бактериями. При остановке наблюдается другая форма, близкая к амебоидной.

Встречается довольно редко. Впервые отмечен в Рыбинском водохранилище в районе пос. Брейтово в июле 1968 г. Впоследствии отмечался для заросших мелководий Рыбинского водохранилища и в отстойниках очистных сооружений.

Класс *Phytomastigophorea* Calkins, 1909

Отряд *Cryptomonadida* Senn, 1900

1. *Colponema loxodes* Stein, 1878 (табл. 1У, 2а-2е).

Клетка бобовидная с хорошо выраженным рострумом. Длина тела 17-25 мкм, ширина 8-15 мкм. Форма тела значительно меняется от степени насыщения пищей. Длина жгутика 20-28 мкм. Один из них направлен вперед и совершает машущие движения. Второй направлен назад и ундулирует в брюшной бороздке, проходящей от переднего конца клетки к заднему. Ядро пузырьковидное, расположено в передней части тела. Крупная сократительная вакуоль находится в передней части тела. Задний конец тела занимает крупная пищеварительная вакуоль. Питается мелкими жгутиконосцами. Цист не образует.

Одной из главных особенностей данного организма является облигатное хищничество. Хищник передвигается по спирали, после контакта с жертвой останавливается и в течение 1-2 мин заглатывает ее. Какого-либо парализующего действия на жертву не обнаружено. Картина поглощения пищи соответствует ранее описанной [5]. При недостатке пищи хищники мельчают и погибают. У голодающих особей задний конец тела заостряется, цитоплазма становится более гомогенной. После поглощения нескольких жертв жгутиконосцы приступают к делению. Сначала удваиваются жгутики, затем ядро, и клетка делится надвое. После расхождения дочерних клеток одна особь на заднем конце несет небольшой пузырек с гомогенным содержимым. Вероятно, это остатки переваренной пищи. Скорость поглощения пищи и деления клеток *C. loxodes* таковы, что за 2-3 сут хищник выедает всю жертву (независимо от ее количества), находившуюся в сосуде с культурой. Вероятно, в водоемах этот организм наряду с другими хищными простейшими регулирует численность мелких жгутиконосцев.

Обнаружен в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища и оранжерейной почве пос. Борок.

Отряд *Chrysomonadida* Engler, 1898

1. *Dendromonas virgaria* (Weisse) Stein, 1878  
(табл. 1У, 3).

Колониальные жгутиконосцы. Колонии древовидной или зонтиковидной формы с дихотомическими разветвляющимися стебельками.



Стебельки прозрачные, упругие. На конце каждого стебелька располагается клетка. Высота колоний варьирует от 50 до 300 мкм.

Клетка грушевидной, иногда почти треугольной формы с заостренной базальной частью и скошенным передним концом. Длина тела 10 мкм, ширина 6–8 мкм. Из выемки на переднем конце тела выходят 2 жгутика неравной длины. Большой жгутик в 1.5–2 раза длиннее клетки, короткий равен длине клетки или немного короче. Ядро пузырьковидное, расположено примерно в середине клетки. 1 сократительная вакуоль в передней части клетки. Питается мелкими бактериями. Колонии прикрепленные, встречаются на различных субстратах.

Впервые отмечен в мае 1971 г. в пробах из района Весъегонского расширения Рыбинского водохранилища. Спорадически встречается в мелководной зоне Рыбинского водохранилища, в мелких стоячих водоемах на листьях высшей водной растительности.

## Л и т е р а т у р а

1. (А л е к с е е в А.) A l e x e i e f f A. Matériaux pour servir a l'étude des Protistes coprozoites// Arch. zool. exp. et gén. 1929. Vol. 68, N 3. P. 609–698.
2. Ж у к о в Б.Ф. Определитель бесцветных свободноживущих жгутиконосцев подотряда Bodonina Hollande// Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971. С. 241–284.
3. М ы л ь н и к о в А.П. Об изменчивости размеров и формы тела *Bodo caudatus* (Duj.) Stein (Bodonina, Protozoa)// Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 33. С. 24–26.
4. H o l l a n d e A. Contribution a l'étude morphologique et cytologique des genres *Biomyxa* et *Cercobodo*// Arch. zool. exp. et gén. 1942. Vol. 82, N 3. P. 120–132.
5. M i g n o t J.P., B r u g e r o l l e G. Étude ultrastructurale du flagelle phagotrophe *Colponema loxodes* Stein//Protistologica, 1975. Vol. 11, fasc. 4. P. 429–444.
6. S k u j a H. Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Sweden//Symb. bot. ups. 1948. Vol. 9, N 3. S. 1–386.

МОРФОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ  
 THAUMATOMONAS LAUTERBORNI  
 DE SAEDELEER (MASTIGOPHORA DIESING)

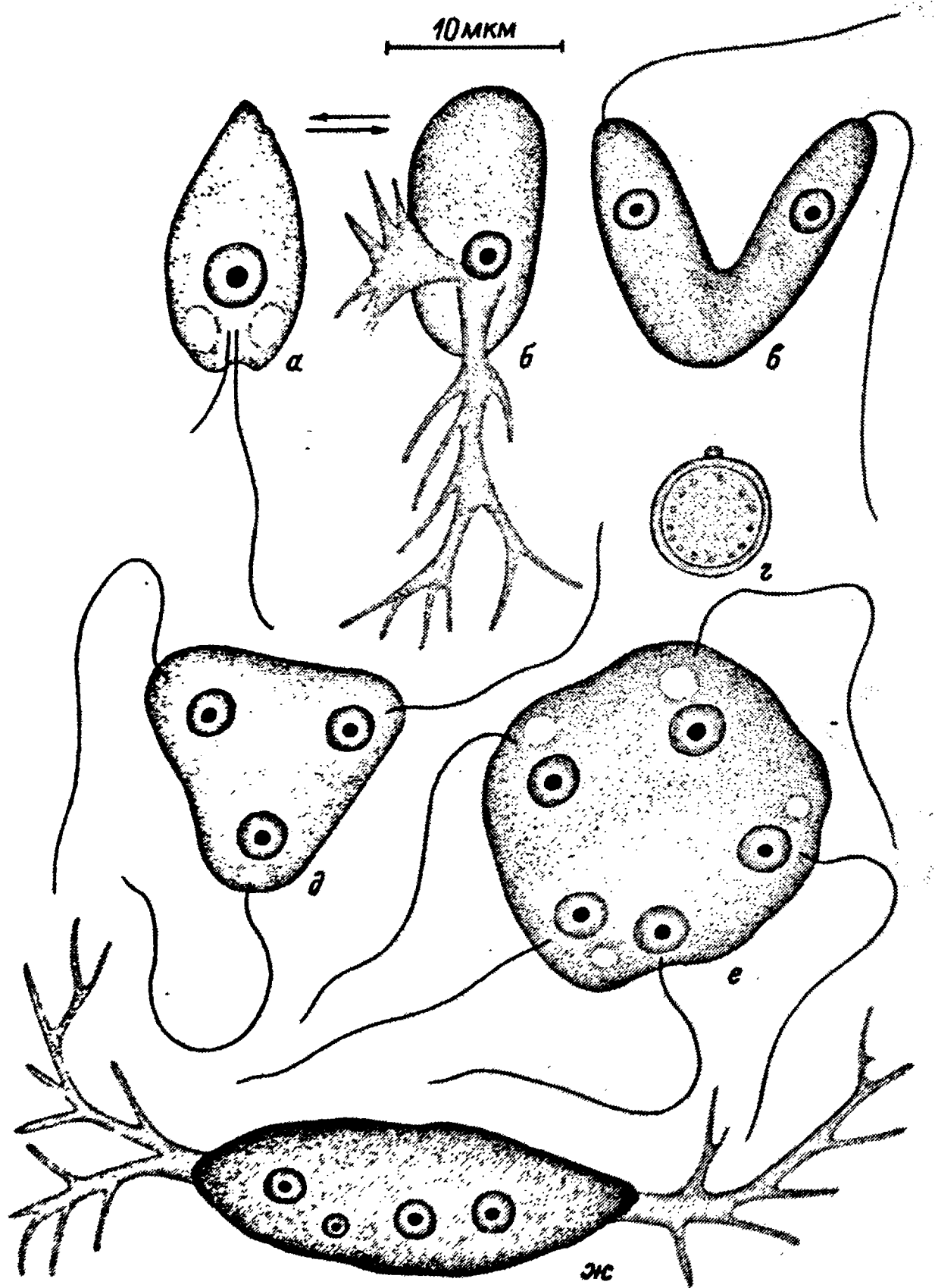
Thaumatomonas lauterborni – широко распространенный в пресных водоемах бесцветный жгутиконосец со своеобразной биологией [1]. Еще при первоописании его было отмечено, что при старении культуры образуются крупные многоядерные плазмодии, и, кроме того, отдельные клетки могут сливаться друг с другом [12]. Детального изучения жизненного цикла этого организма не проводилось.

*T. lauterborni* в настоящее время включен в отряд Kinetoplastida Honigberg, 1963 и подотряд Bodonina Hollande, 1952 по наличию гетеродинамичных жгутиков. Однако способность образовывать многоядерные плазмодии и ряд морфологических признаков резко выделяют *Thaumatomonas* среди кинетопластид. Все это дало основание для изучения жизненного цикла, биологии и морфологии *T. lauterborni*.

При культивировании на среде Пратта жгутиконосец проходит ряд основных стадий развития.

На п е р в о й с т а д и и одноядерные подвижные особи чередуются с малоподвижными питающимися (рис. 1, а, б). Жгутиконосец, как правило, овальной формы, иногда несколько уплощен в дорзовентральном направлении. Длина тела 10–15 мкм. У подвижных особей (рис. 1, а) имеются 2 неравных жгутика, ядро с крупным центральным ядрышком и 2 небольшие сократительные вакуоли, располагающиеся по сторонам околожгутикового углубления. В неподвижном состоянии у жгутиконосца жгутики исчезают и появляются тонкие псевдоподии, разветвляющиеся от единого „псевдоподиального столба“. С помощью разветвленной сети псевдоподий жгутиконосец питается бактериями. При этом отдельные ветви могут загибаться, замыкая сразу несколько бактерий. В другом случае бактерии могут попадать в инвагинации, образованные псевдоподиями.

В т о р а я с т а д и я – продольное деление. Подобный способ деления свойствен для большинства жгутиконосцев (рис. 1, в). Борозда деления проходит от переднего конца к заднему.



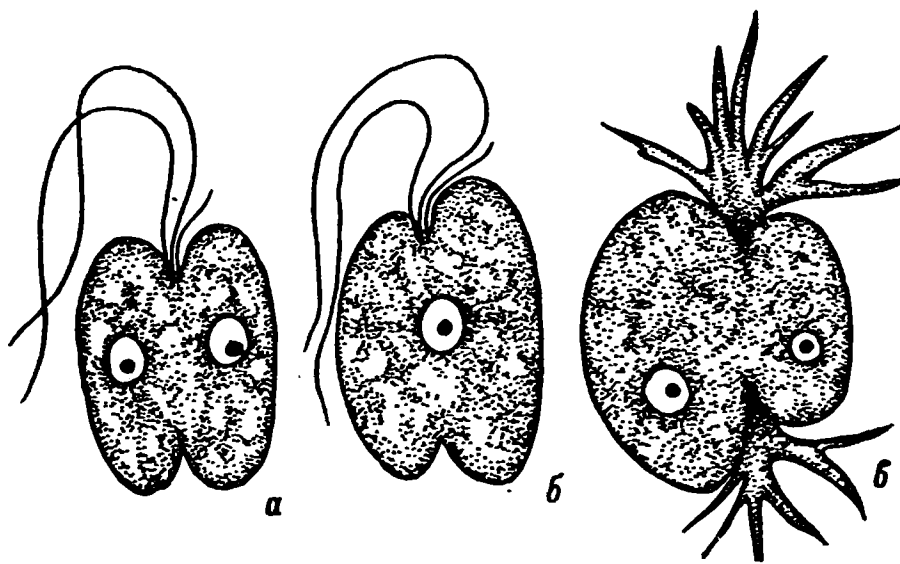


Рис. 2. Различные варианты возможного слияния клеток (рисунки с препаратов).

а – клетки с 2 ядрами и 2 наборами жгутиков; б – клетка с 2 наборами жгутиков, но с 1 ядром; в – клетки с общей сетью псевдоподий.

На третьей стадии отдельные одноклеточные подвижные клетки сливаются друг с другом (рис. 2, а–в). В этом случае особи, нередко отличающиеся друг от друга по размерам, сближаются передними концами и, не прекращая движения, находятся в этом состоянии около 30–40 мин. В дальнейшем движение замедляется и оболочка между организмами становится неразличимой. Процесс слияния занимает около 1.5 часов. Часто отдельные клетки сближаются и плотно соприкасаются поверхностными мембранами и через 30–60 мин расходятся вновь, не сливаясь.

Четвертая стадия – стадия небольшого плазмодия. Особи округлой или треугольной формы. Длинные жгутики располагаются по углам как бы временно образовавшегося треугольника, короткие – обнаруживаются редко (рис. 1, д). Небольшие плазмодии обычно появляются на 4–6-е сутки после посева культуры.

Рис. 1. Морфология различных стадий жизненного цикла жгутиконосца.

а – стадия одноклеточной подвижной особи с 2 неравными жгутиками, с центрально расположенным пузырьковидным ядром и 2 сократительными вакуолями; б – неподвижная питающаяся одноклеточная особь с разветвленными псевдоподиями (стрелки указывают на трансформацию подвижной стадии в питающуюся и обратно); в – завершение продольного деления особи; г – стадия цисты; д – начальная стадия формирования плазмодия; е – небольшой питающийся плазмодий с псевдоподиями; ж – плазмодий со жгутиками.

Вначале встречаются мелкие (до 30 мкм) трехлопастные формы с 3 длинными жгутиками, которые способны к активному движению. Нередко можно наблюдать, как плазмодии прекращают движение, у них исчезают жгутики, а на их месте появляются широкие псевдоподии, дающие множество мелких ответвлений, активно захватывающих пищевые частицы (рис. 1, ж). В подобном состоянии организм существует несколько минут. Затем псевдоподии исчезают, вновь появляются жгутики, и плазмодии продолжают плавание. Аналогичное поведение наблюдается и у более крупных плазмодиев, которые могут иметь от 4 до 7 ядер и жгутиков (рис. 1, е, ж).

**П я т а я   с т а д и я** – стадия агрегации. Отдельные клетки жгутиконосца могут сливаться с уже сформированными мелкими плазмодиями, а также образовывать скопления-агрегаты, состоящие из отдельных особей или вместе с мелкими плазмодиями. Клетки образуют скопления, в которых, в одном случае, они располагаются по кругу, оставляя внутри полость; в другом случае, составляют плотную гроздевидную массу с включением аморфных амебообразных мелких плазмодиев. Процесс объединения клеток может продолжаться от нескольких часов до полутора суток. Затем скопление либо распадается снова на отдельные клетки, что бывает в редких случаях, либо сливается в единый крупный плазмодий.

**Ш е с т а я   с т а д и я** – стадия крупного плазмодия. Плазмодии размером от 80 до 150 мкм представляют собой амебоиды разнообразной формы, содержащие от 7 до 100 и более ядер (рис. 3).

**С е д ь м а я   с т а д и я** – стадия фрагментации. Обычно на 8–9-е сутки после пересева культуры начинается фрагментация плазмодиев на отдельные особи (рис. 4). Результаты наблюдений позволили выделить два способа фрагментации. В первом случае плазмодии вытягиваются в цепочки, с обеих концов которых путем обрыва тонкой цитоплазматической перетяжки поочередно отделяются особи, у которых формируются жгутики. При подобном способе фрагментации 1 плазмодий размером около 60–80 мкм за 30 мин способен распадаться на 20 и более особей. Во втором случае одноклеточные клетки поочередно отделяются в любом участке тела плазмодия. Этот процесс может приостанавливаться, тогда у плазмодия появляются жгутики, и он некоторое время активно движется. Затем фрагментация возобновляется.

Таким образом, фрагментация плазмодиев ведет к образованию одноклеточных подвижных особей, и жизненный цикл жгутиконосца замыкается. Однако нужно отметить, что иногда при фрагментации отщипываются не одноклеточные, а двуклеточные особи. Кроме того, процесс фрагментации может не доходить до окончательного распада плазмодия на отдельные клетки, а остается многоклеточный участок цитоплазмы, который округляется, а иногда покрывается оболочкой и в таком состоянии способен находиться длительное время.

Основным способом образования одиночных особей служит фрагментация (внешнее почкование) плазмодиев. Тем не менее в ряде

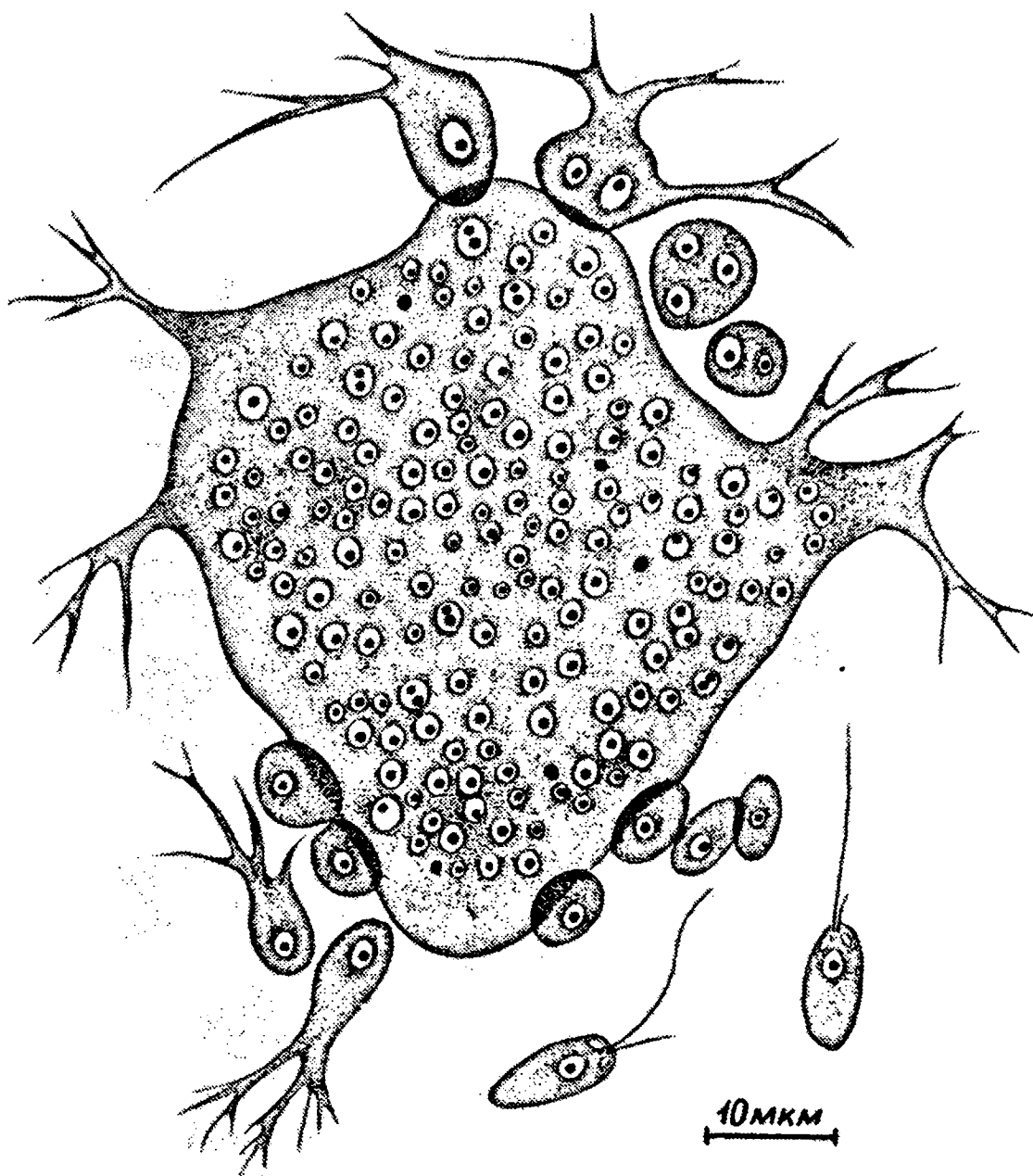


Рис. 3. Крупный многоядерный плазмодий.

случаев вокруг отдельных ядер внутри плазмодия происходит обособление участков цитоплазмы, ограничивающихся вакуолью (рис. 5). Дальнейшая судьба этих образований прослежена не была.

**В о с ь м а я** – стадия цисты. При длительном культивировании эта стадия обычно выпадает и появляется лишь в том случае, если культуру в течение продолжительного срока специально содержать при низкой температуре (3–5 °C). Циста округлой формы размером 5–7 мкм окружена двойной оболочкой и снабжена шестигранной блестящей пробочкой (рис. 1, г).

Наблюдение за цистами, предварительно содержащимися при температуре 0 °C, показало, что при комнатной температуре пробочка

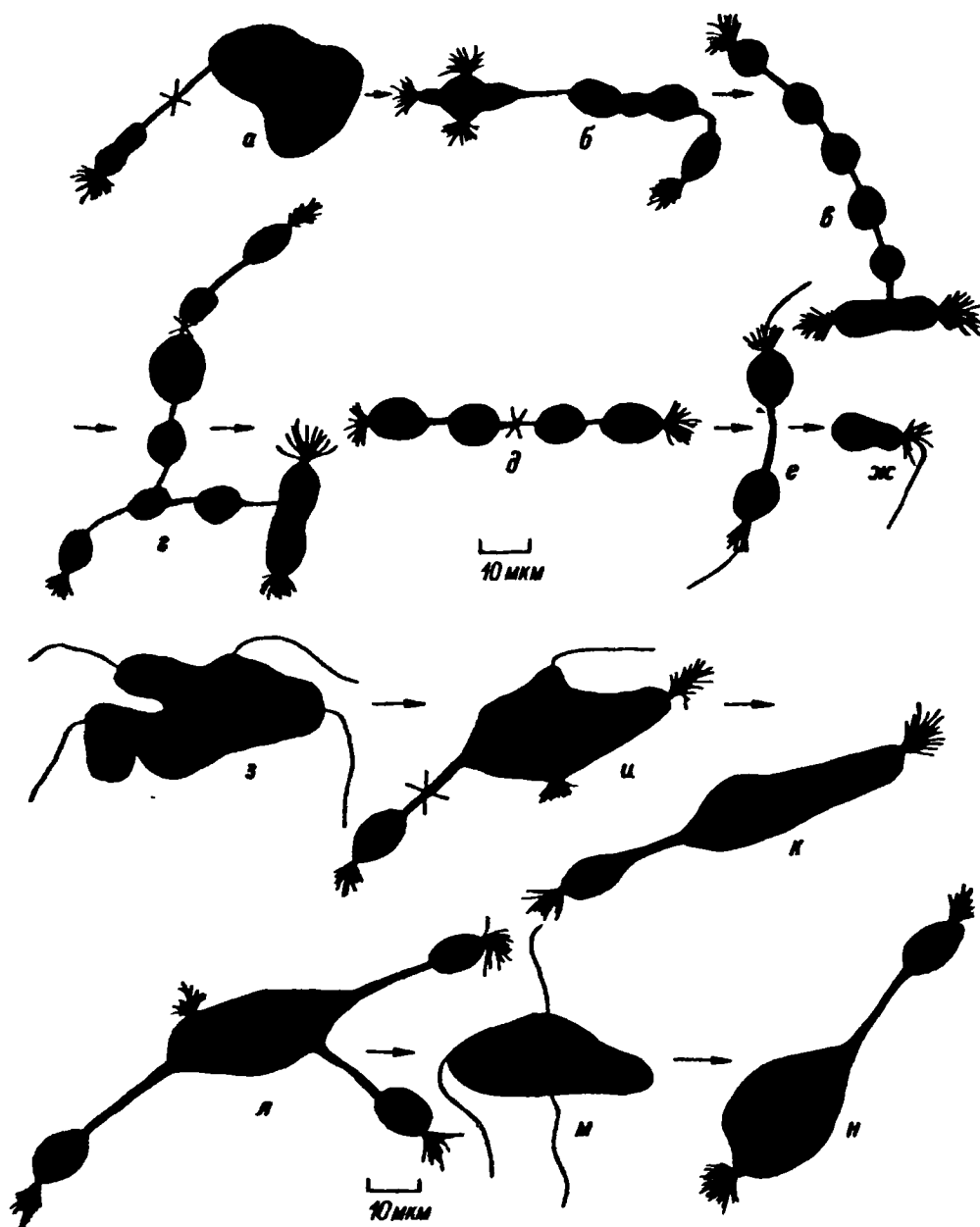
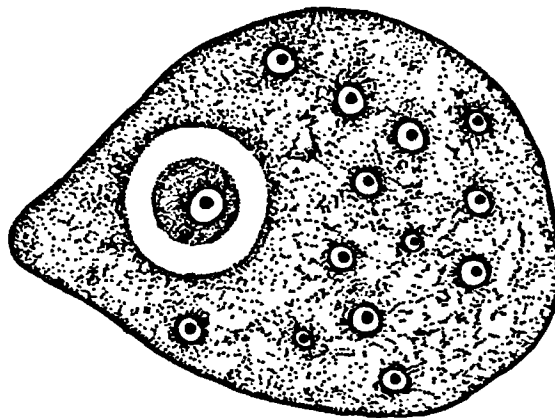


Рис. 4. Фрагментация плазмодиев путем вытягивания в цепочку (а-ж) и почкованием (з-н).

Крестиками отмечены места отделения особей. а – отделение от крупного плазмодия небольшого участка цитоплазмы; б – вытягивание плазмодия с обособлением различных по величине участков цитоплазмы; в – образование линейной цепочки особей с остаточным телом с одного края; г – разветвленная цепочка фрагментирующегося плазмодия; д – распад линейной цепочки; е – завершение фрагментации плазмодия образованием одноядерных особей (ж); з – крупный подвижный плазмодий; и, к – крупные плазмодии с отпочковывающимися одноядерными особями; л – множественное отпочковывание особей от плазмодия и переход последнего в подвижную форму; м – подвижная форма; н – возобновление фрагментации плазмодия путем почкования.

Рис. 5. Обособление ядра, окруженного цитоплазмой и заключенного в обширную вакуоль.



растворяется и через образовавшееся отверстие выходит подвижная жгутиковая особь. Вероятно, в природных условиях такие цисты играют большую роль в приспособлении жгутиконосцев к неблагоприятным условиям, в частности, зимнего периода.

В процессе нашего исследования проводились длительные наблюдения за динамикой численности *T.lauterborni* в культуре. Было выявлено, что количество одноядерных подвижных форм регулярно то увеличивается, то снижается. Уменьшение числа отдельных особей происходит вследствие активной агрегации и образования крупных плазмодиев. Наступающий затем процесс фрагментации ведет к быстрому увеличению количества отдельных клеток. Наиболее интенсивный процесс плазмодиеобразования начинается, когда численность жгутиконосцев достигает 90–120 тыс./мл культуры, хотя небольшие плазмодии появляются и при количестве 40–60 тыс.кл./мл. Время удвоения численности организмов колеблется в достаточно широких пределах – от 7 до 30 ч.

Итак, изучение биологии *T.lauterborni* показало, что жгутиконосец в своем развитии проходит ряд последовательных стадий, которые сменяют друг друга независимо от того, добавлялась ли свежая среда в культуру или нет. Наиболее отчетливо цикл прослеживается у клонов, только что выделенных из природы. Длительное, в течение нескольких лет, культивирование ведет к нарушению последовательности стадий развития.

В ходе изучения ультраструктуры жгутиконосца было обнаружено, что на поверхностной мембране располагаются мелкие чешуйки, которые могут быть обнаружены лишь при использовании сканирующего или трансмиссионного электронного микроскопов.

Для детального исследования структуры чешуйки отделяли от поверхности клетки. Для этого взвесь жгутиконосцев обрабатывалась эфиром. Отделившиеся чешуйки оказывались склеенными между собой тонкой пленкой. Затем их обрабатывали серной кислотой.

Чешуйки овальной формы. Длина от 0.3 до 0.4 мкм, ширина до 0.2 мкм. Внутри содержится электронно-плотная структура овальной формы, длиной до 0.3 мкм, шириной до 0.1 мкм. Электронно-плотная структура обладает изогнутой причудливой формой с 2 округлыми краевыми дужками, на которых имеются еще более плотные утолщения в виде 4–5 узлов. Вдоль боковых сторон этой



структуры располагаются перфорации размером 0.02 мкм числом от 4 до 6.

Химический состав чешуек выяснили с помощью электронно-зондового микроанализатора „Камебакс“. Оказалось, что в чешуйках содержится большое количество кремния и незначительная примесь кальция.

Элементарная мембрана жгутиконосца типичного строения. Наиболее сложно устроена поверхность жгутиконосца, ограничивающая околожгутиковое углубление (рис. 6). Последнее укреплено системой микротрубочек, которые по одну сторону углубления расположены перпендикулярно его оси, а по другую – параллельно. Затем они изгибаются и направляются к задней части клетки, почти достигая середины ее длины.

Со дна углубления выходят 2 жгутика. На всем протяжении они гладкие, без мастигонем и чешуек. Концы их несколько сужены, без бичевидных отростков. Жгутики типичного строения: аксонома, матрикс и пограничная мембрана. Параксиальный стержень не обнаружен. Базальная пластинка находится выше основания дна жгутикового кармана клетки на 0.2 мкм. На уровне базальной пластинки жгутики имеют перетяжку.

Ранее уже отмечалось, что на определенных стадиях развития исследуемого организма жгутики за очень короткое время могут исчезать и появляться вновь. В связи с этим при ультраструктурных исследованиях жгутиконосца стоит отметить неоднократные наблюдения фрагментов аксономы жгутика, лежащих в цитоплазматическом матриксе. По всей видимости, при переходе особей от подвижного состояния к неподвижному амебоидному происходит не резорбция жгутиков, а их втягивание внутрь клетки.

В области кинетосом выявляются 2 ризопласта. Они располагаются перпендикулярно друг другу и состоят из поперечно исчерченных филаментов. Корни ризопласта направляются к ядерной оболочке и образуют так называемый фибриллярный электронно-плотный конус (рис. 6). Отдельные наблюдения свидетельствуют о том, что существует связь между микротрубочками, укрепляющими стенки околожгутикового углубления, и ризопластами.

Ультраструктурное изучение показало, что у *T.lauterborni* отсутствует кинетопласт.

Ядро жгутиконосца пузырьковидное, размером от 1.4 до 2.8 мкм, чаще эллипсоидальной и реже шаровидной формы. Сферическое ядрышко может располагаться несколько эксцентрично. Нередко в ядре находятся 2 ядрышка приблизительно одинакового размера.

В эндоплазме обнаружены митохондрии разнообразной формы: шаровидной, вытянутой, бобовидной. Все митохондрии имеют трубчатые кристы. Между наружной и внутренней мембранами митохондрий нередко можно встретить особое образование, которое вначале имеет форму якоря, а впоследствии приобретает овальный вид. Это образование по своей структуре и размерам чрезвычайно сходно с поверхностными чешуйками.

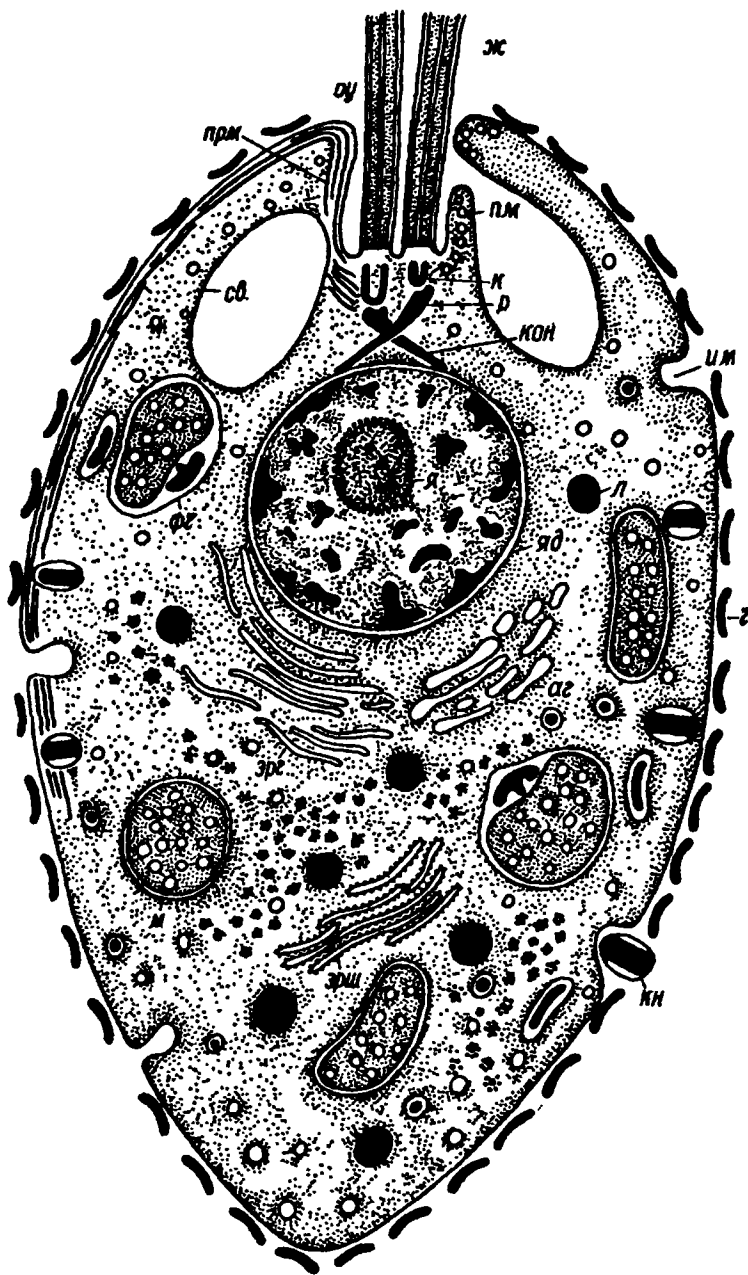


Рис. 6. Общая схема ультратонкой организации одноядерного подвижного жгутиконосца.

аг – аппарат Гольджи; г – гликоген; ж – жгутик; им – инвагинации поверхностной мембраны; к – кинетосома; кн – кинетоциста; кон – околоядерный конус; л – липиды; м – митохондрии; оу – околожгутиковое углубление; пм – поперечные микротрубочки околожгутикового углубления; прм – продольные микротрубочки околожгутикового углубления; р – ризопласт; св – сократительная вакуоль; фч – формирующаяся чешуйка; ч – чешуйки; эрг – эндоплазматический ретикулум (гладкий); эрш – эндоплазматический ретикулум (шероховатый); я – ядрышко; яд – ядро.

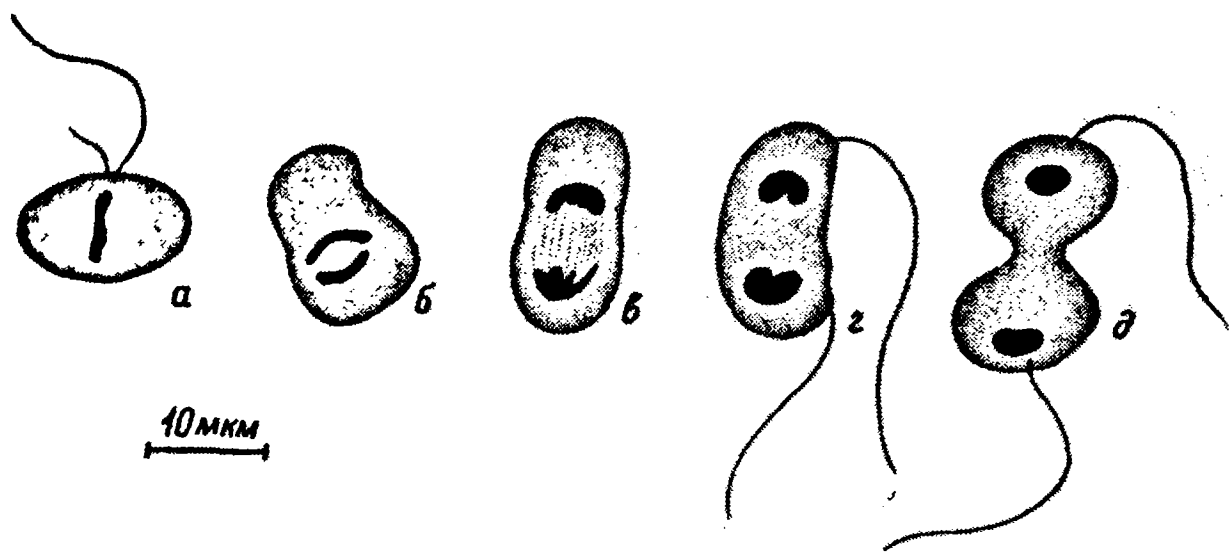


Рис. 7. Стадии митоза у жгутиконосца.

а – метафаза с четкой экваториальной пластинкой; б – ранняя анафаза; в – анафаза с ахроматиновым веретеном; г – поздняя анафаза; д – телофаза.

У *T.lauterborni* хорошо развит аппарат Гольджи, который может находиться в различных участках клетки. Он состоит из группы плоских вафельобразных цистерн и системы сферических пузырьков разного размера.

По периферии клетки обнаружены своеобразные органониды, которые мы интерпретируем как кинетоцисты. Размер их от 0,3 до 0,5 мкм. Они окружены элементарной мембраной и содержат внутри электронно-плотный цилиндр диаметром до 0,1 мкм. Неоднократно наблюдалось, как эта органелла приближалась к плазмалемме, которая в этих участках разрывалась, и кинетоциста „выбрасывалась“. Ряд данных свидетельствует в пользу защитной функции этой структуры.

При цитохимическом изучении *T.lauterborni* выяснено, что ДНК в ядрах жгутиконосца равномерно распределена по всей нуклеоплазме. В ядрышках содержится значительное количество РНК. РНК также выявляется в многочисленных мелких гранулах, приуроченных в основном к задней половине клетки. Глыбки гликогена сосредоточены в околоядерном пространстве, а немногочисленные липидные включения по периферии цитоплазмы [7].

При воздействии незначительными концентрациями колхицина удалось обнаружить делящиеся клетки [8]. Были прослежены фазы деления от метафазы до телофазы (рис. 7). В профазе наблюдаются растворение ядерной оболочки и резорбция ядрышка. В метафазе отчетливо просматривается экваториальная пластинка. На ранних стадиях анафазы наблюдается ахроматиновое веретено, симметричной овальной формы. Все это, по последней классификации И.Б. Райкова [5], позволило отнести митоз *T.lauterborni* к открытому ортомитозу. В процессе деления жгутики видны редко. Однако на

стадии телофазы уже обнаруживаются 2-длинных жгутика, в то время как короткие жгутики, видимо, достраиваются после деления. Зачастую встречаются многократные последовательные деления ядер, в результате чего образуются небольшие плазмодии. Необходимо отметить, что на стадии крупного плазмодия не удалось выявить картины открытого ортомитоза, в то же время в некоторых случаях обнаруживалось деление ядра путем перетяжки без растворения ядерной оболочки.

В ходе наблюдений на всех стадиях жизненного цикла *T. lauterborni* отмечены ядра, различные по размеру: крупные и мелкие. Причем крупные ядра в целом составляют 60% от общего количества. В связи с этим была проведена статистическая обработка размеров ядер. Размеры мелких ядер, обозначенных нами как ядра первого типа, в среднем составляют  $(1.7 \pm 0.24)$  мкм, а крупных – второго типа –  $(2.64 \pm 0.12)$  мкм.

Особый интерес в нашем исследовании представляют данные цитофотометрического измерения ДНК в ядрах на различных стадиях жизненного цикла жгутиконосца [9]. Удалось выявить две группы ядер, первая из которых содержит в 2 раза меньше количества ДНК по сравнению со второй.

	Первая группа	Вторая группа
Количество ДНК, усл. ед.	$0.029 \pm 0.009$	$0.058 \pm 0.006$
Пределы количества ДНК, усл. ед.	0.01–0.04	0.04–0.09
Число меченых ядер на 100 кл. культуры	$1.3 \pm 0.23$	$4.6 \pm 0.42$
Соотношение групп ядер	0.4	0.6

Важно отметить, что группы ядер, различающиеся по содержанию ДНК, соответствуют типам ядер различного размера.

На всех стадиях развития жгутиконосца наблюдается различное соотношение ядер первой и второй групп, но ядер второй группы на всех стадиях всегда больше, чем ядер первой. Кроме того, в плазмодиях встречаются пикнотические ядра с содержанием ДНК не более 0.01 усл. ед.

На наш взгляд, описанные разнообразные сочетания ядер возникают в результате того, что не существует определенной специфичности в слиянии разнокачественных клеток при образовании агрегатов и формировании крупных плазмодиев.

С целью выяснения репродуктивной способности ядер была использована  $^3\text{H}$ -тимидиновая автордиография. Введение  $^3\text{H}$ -тимидина в культуру и последующее исследование препаратов показало, что в ядрах первой группы по сравнению со второй содержится в 3 раза меньше радиоактивных меток.

Эти данные свидетельствуют о том, что мелкие ядра, вероятно, находятся в пресинтетическом периоде интерфазы ( $G_1$ ), а крупные либо в периоде синтеза ДНК ( $S$ ), либо в постсинтетическом ( $G_2$ ).

Для *T. lauterborni* при благоприятных условиях развития характерны последовательные смены стадий, в совокупности составляющие жизненный цикл жгутиконосца (рис. 8).

На первой стадии одноядерные подвижные жгутиконосцы (рис. 8, а) размножаются путем продольного деления (рис. 8, б). Таким образом, имеется самостоятельный монотомический замкнутый цикл, который может продолжаться довольно длительное время. Если культуру содержать в условиях с низкой температурой (10–11 °С) и недостаточным питанием, то монотомический цикл может продолжаться от нескольких месяцев до нескольких лет. В том случае, когда создаются благоприятные условия для размножения жгутиконосца (температура 16–18 °С, достаточное питание), численность отдельных особей сильно возрастает.

В это время помимо стадии монотомического деления можно наблюдать появление новых стадий, которые затем включаются в большой и сложный жизненный цикл. Наблюдается слияние отдельных клеток с последующим формированием мелких плазмодиев (рис. 8, в–г). Причем сливающиеся клетки могут быть как равные по размеру, так и неравные. Ядра у этих клеток могут быть либо первого типа, либо второго. Со сформированными мелкими плазмодиями могут сливаться другие одноядерные особи (рис. 8, д). Таким путем небольшой плазмодий увеличивается в размерах и содержит различные сочетания ядер первого и второго типов.

Жгутиконосцы на стадии небольшого плазмодия составляют 5–6 % от общего количества особей в культуре. При подсчете сливающихся особей было выявлено, что они составляют всего лишь 1–3 % от общего количества клеток, тогда как процентное содержание плазмодиев значительно превышает названную цифру. При исследовании препаратов, а также при длительном наблюдении за культурой установлено, что небольшой плазмодий может формироваться многократным митотическим делением ядер без разделения клеток на отдельные особи (рис. 8, з–к). Вначале происходит митотическое деление ядер без последующего цитокинеза. Затем одно из ядер остается в постсинтетической стадии, а другое вновь делится (рис. 8, к). Так формируется небольшой плазмодий (рис. 8, л), который имеет 1 ядро второго типа и 2 ядра первого. В дальнейшем число ядер может увеличиваться (рис. 8, м).

На 6–7-е сутки после пересева появляются крупные агрегаты, в которые обычно включаются как одиночные особи, так и небольшие плазмодии (рис. 8, ж). Отдельные особи в агрегате сливаются. Таким образом, жгутиконосец достигает состояния многоядерности двумя путями: первый путь через слияние отдельных клеток, второй через многократное митотическое деление ядер без последующего разделения клеток. В результате этих процессов образуется стадия крупного плазмодия, в котором имеется множество ядер, отличающихся друг от друга по размеру и пloidности (рис. 8, н).

Через некоторое время начинается фрагментация крупного плазмодия на отдельные особи (рис. 8, о–п). Де Седлер в своей работе [12] предположил, что крупные плазмодии возникают в результа-

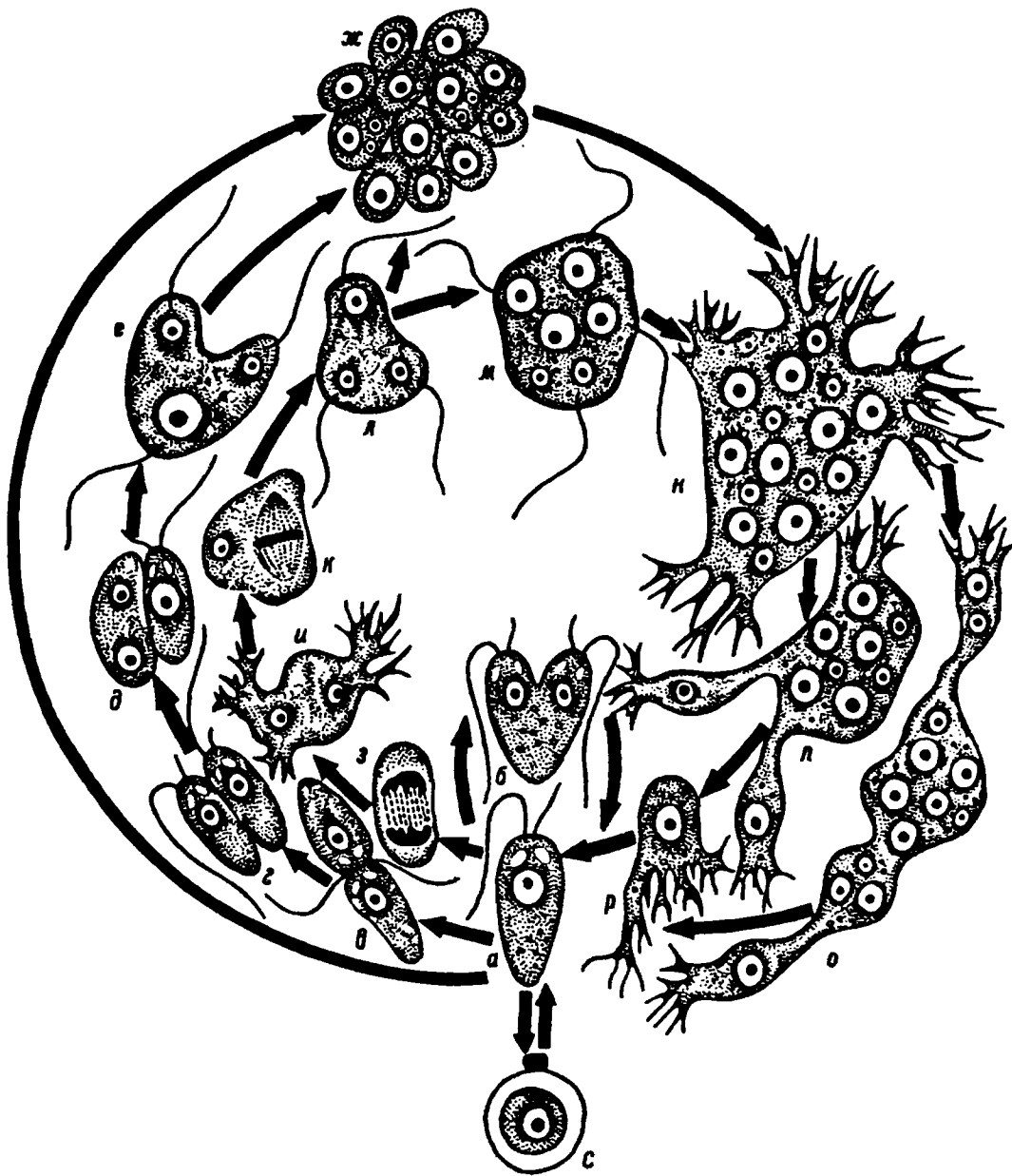


Рис. 8. Схема жизненного цикла *Thaumatomonas lauterborni*.

а – одноядерная подвижная особь; б – стадия продольного деления клетки; в–г – этапы слияния 2 клеток; д – слияние отдельной особи с мелким плазмодием; е – трехядерный плазмодий (сомателла); ж – гроздевидный агрегат из одноядерных особей и небольших плазмодиев; з – деление ядра (митоз); и – питающаяся особь после митотического деления; к – митоз в мелком плазмодии; л–м – подвижные небольшие плазмодии (сомателлы); н – крупный плазмодий; о – линейная фрагментация плазмодия; п – фрагментация плазмодия путем почкования; р – одноядерная питающаяся особь; с – стадия цисты.

те старения среды, тогда как при обновлении среды происходит их активный распад. Наши данные свидетельствуют о том, что формирование плазмодиев с последующей их фрагментацией протекает во всех случаях, если культура жгутиконосца выделена недавно. Фрагментация плазмодия обычно происходит без остатка. Но иногда остается небольшой многоядерный участок цитоплазмы, который может округляться, а в некоторых случаях даже покрываться оболочкой. Образующиеся таким путем крупные цисты могут выдерживать замораживание. Вероятно, их функция заключается в переживании неблагоприятных температурных условий, что характерно и для мелких цист (рис. 8, с).

На наш взгляд, можно выдвинуть три гипотезы, объясняющие происхождение ядер двух типов и их разнообразное сочетание. Первая из них состоит в том, что ядра первого типа находятся в периоде  $G_1$ , а ядра второго типа – в периоде  $G_2$ . Возможно, период  $G_2$  является затянутым. Поэтому размеры ядер, находящихся в этом периоде больше, чем в периоде  $G_1$ .

Вторая гипотеза заключается в том, что в жизненный цикл жгутиконосца вклинивается половой процесс, имеющий факультативный характер. В этом случае ядра первого и второго типов соответствуют гаплоидной и диплоидной стадиям. Поскольку культуры являлись клонированными, то можно предположить гапломодификаторное определение пола. В этом случае копуляция гамет может происходить в пределах одного клона. Но для доказательства этого предположения необходимы дополнительные исследования со смешанными клонами.

Наконец, третье наше предположение связано с тем, что у *T. lauterborni*, возможно, существуют зачатки ядерного дуализма.

В жизненном цикле у тауматомонас и миксомицетов есть много общего, поэтому уместно провести сравнение между ними. Общие черты – наличие жгутиковой или амебоидной стадии, способность к слиянию клеток. Однако, если все зооспоры у миксомицетов сливаются, то у тауматомонас этот процесс охватывает лишь незначительную часть клеточной популяции. Далее миксомицеты способны образовывать агрегаты из мелких диплоидных плазмодиев, которые впоследствии сливаются в крупный симпласт. Подобная картина наблюдается и у *T. lauterborni*, только у него сливаются не только мелкие плазмодии, но и отдельные клетки. В плазмодиях у миксомицетов и тауматомонас обнаруживаются ядра, различные по размеру и пloidности. Однако у миксомицетов при спорообразовании происходит редукционное деление всех ядер, из спорангиев выходят споры, которые все гаплоидны. Между тем на данном этапе исследования мы не можем уверенно сказать о том, что у тауматомонас существует разделение на гаплоидные и диплоидные ядра. Основная функция плазмодия у *Thaumatomonas* так же, как и у *Mucogastria*, заключается в размножении путем образования за очень короткий срок большого числа отдельных организмов. В некоторых случаях плазмодиеобразование способствует переживанию неблагоприятных условий подобно склероцитам миксомицетов.

Немалые сходства в жизненных циклах *Thaumatomonas* и представителей отряда *Plasmodiophorida*. К тому же в отличие от свободноживущих сапрофитных слизевиков *Plasmodiophorida* не образует никаких специальных плодовых тел, так как вместо них для спор служит оболочка клетки растения-хозяина [6].

Некоторые моменты жизненного цикла отряда *Protosteliida* также могут быть сопоставимы с таковыми *Thaumatomonas*. Только у протостелиид обычно 1 или 2 длинных жгутика, а плазмодий имеет сетчатое строение.

Своеобразный интерес представляет сравнение биологии *Thaumatomonas* с биологией представителей отряда *Acrasida*. У последних преобладает амебодная стадия и лишь у некоторых видов отмечалось наличие жгутиков [17]. На определенной стадии развития амебоды акразиевых сползаются вместе, сливаются в общую массу, но не теряют при этом своей индивидуальности. Подобный псевдоплазмодий напоминает некоторые описанные нами стадии развития *Thaumatomonas*, когда образуется гроздевидная масса агрегирующих отдельных клеток и мелких плазмодиев. Такой агрегат может существовать довольно продолжительное время, а затем происходит либо полное слияние, либо распад этого образования на отдельные клетки.

Среди класса *Chrysomonada* имеется в своем роде уникальный вид *Muxochrysis paradoxa*, в жизненном цикле которого присутствует стадия плазмодия [4]. Причем этот плазмодий способен к фрагментации [15] путем отпочковывания отдельных особей подобно тому, как это наблюдается у плазмодия *Thaumatomonas lauterborni*. Здесь мы наблюдаем много общего с жизненным циклом *Thaumatomonas*: трансформация жгутиковой стадии в амебодную и обратно, слияние отдельных особей с образованием крупных плазмодиев и фрагментации последних. Кроме того, этот растительный организм, имея хлоропласты, обладает и животным питанием, особенно на стадии плазмодия и жгутиковых форм, только что вышедших из псевдоцисты.

Среди *Xanthomonada* подобным жизненным циклом обладает *Muxochloris sphagnicola*. Причем на жгутиковой стадии у этого организма имеются 2 неравных жгутика [11].

Сравнительный анализ и изучение жизненных циклов вышеперечисленных организмов, несомненно, представляют большой общебиологический интерес. Относительно миксомицетов Шульман [10] отметил, что здесь имеет место и подавление индивидуальности клеток, а также и дифференциация их. Однако вновь возникший организм крайне слабо интегрирован.

По сравнению со всеми вышеописанными плазмодиями различных организмов плазмодии *T. lauterborni* являются наиболее интегрированными. Действительно, если плазмодии миксомицетов обладают незначительной подвижностью, осуществляющейся только с помощью псевдоподий, а плазмодии других организмов способны к движению в еще меньшей степени, то плазмодии *Thaumatomonas* могут



формировать жгутики и при их помощи активно двигаться. Даже на стадии образования крупного плазмодия в момент фрагментации может появляться несколько длинных жгутиков и плазмодий какое-то время совершает активное передвижение.

По многим биологическим особенностям *Thaumatomonas* сходен с родом *Cercobodo*. В настоящее время исследование жизненного цикла церкободонид только начато, но имеющиеся данные свидетельствуют о близком родстве *Thaumatomonas* и *Cercobodo*.

Таким образом, сравнительный анализ жизненного цикла *T. lauterborni* с рядом других организмов указывает на сходство между растительными жгутиконосцами типа *Myxochrysis paradoxa* или *Myxochloris sphagnicola* и миксомицетами. Если *Thaumatomonas lauterborni* и не является промежуточной формой между представителями растительных жгутиконосцев и миксомицетов, то во всяком случае по нему можно проследить путь, по которому могло бы идти развитие миксомицетов от неустановившегося жизненного цикла к более последовательному, с четким разделением гаплоидных и диплоидных фаз.

В ходе наших исследований было выяснено, что по ряду основных признаков *T. lauterborni* не соответствует своему настоящему положению в подотряде *Bodonina* и отряде *Kinetoplastida*. Характерным признаком представителей отряда *Kinetoplastida* является наличие кинетопласта, который составляет часть единого митохондрия [2] и обычно содержит легко обнаруживаемый Фельген-положительный нуклеоид. В результате наших исследований установлено, что ни на цитохимическом, ни на ультраструктурном уровнях кинетопласт у *Thaumatomonas lauterborni* не обнаружен.

Еще одна типичная особенность кинетопластид – это параксиальная нить в жгутиках [16], которая обычно плотная [21]. В связи с этим следует отметить, что подробное изучение ультраструктуры жгутиков у *Thaumatomonas* не показало у них параксиальной нити.

Отсутствие хлоропластов и способ питания характеризуют жгутиконосца как животную клетку. Но наличие многочисленных кремниевых чешуек на поверхности клетки, а также форма цисты с характерной пробочкой сближают *Thaumatomonas* с растительными организмами и, в частности, с представителями классов *Chrysomonada* и *Xanthomonada*. Таким образом, у *Thaumatomonas lauterborni* сочетаются признаки животных и растительных организмов. Подобная „двойственность” в организации жгутиконосца будет прослеживаться в дальнейшем при рассмотрении ряда структур. Аксонема жгутика в целом имеет типичное строение, но базальная пластинка жгутика находится выше плазмалеммы клетки на 0.2 мкм, что соответствует второму типу жгутиков по классификации Пителки [19]. Такой тип жгутика свойствен также и различным водорослям.

У *T. lauterborni* имеются 2 ризопласта, состоящие из попеременно исчерченных филаментов. Ризопласты располагаются перпендику-

лярно друг другу и по направлению к ядру образуют так называемый фибриллярный конус. Система микротрубочек околожгутикового углубления вместе с ризопластами образует цитоскелет жгутиконосца, который характерен и для представителей растительных жгутиконосцев. Наличие фибриллярного конуса сближает *Thaumatomonas* с представителями *Cercobodonidae*.

Митохондрии исследуемого жгутиконосца имеют трубчатые кристы, тогда как у всех типичных представителей кинетопластид они пластинчатые. Напротив, наличие митохондрий с трубчатыми кристами сближает *Thaumatomonas* с представителями *Chrysomonada*, *Xanthomonada* и *Myxogastria*.

На поверхности клетки *Thaumatomonas*, как и у представителей *Chrysomonada*, расположены чешуйки, содержащие кремний. Тем не менее необходимо заметить, что чешуйки *T. lauterborni* гораздо мельче по размерам и, возможно, представляют собой продукт жизнедеятельности митохондрий. Чешуйки подобного происхождения присутствуют у представителей рода *Gyromitus*, которые, как и *Thaumatomonas*, являются свободноживущими бесцветными жгутиконосцами. Поверхность клетки *Gyromitus* покрыта мелкими чешуйками, являющимися продуктом жизнедеятельности митохондрий и имеющими форму уплощенной катушки. *Gyromitus* вначале был отнесен к вольвоксовым, но в настоящее время их систематическое положение считается неопределенным [20]. Поэтому необходимо отметить и представителей рода *Cyathobodo*, которых считают бесцветными водорослями. У них также имеются многочисленные чешуйки, продуцируемые аппаратом Гольджи [14]. У некоторых *Protosteliidae* были обнаружены овальные чешуйки. Это открытие дало возможность предположить, что *Protosteliidae* произошли от растительных простейших [18].

Нами обнаружена своеобразная структура у *Thaumatomonas lauterborni*, локализованная по периферии клеток и состоящая из электронно-плотного цилиндра, окруженного чехлом. Структуры подобного строения скорее всего подходят под название „Kinetcyst“, обстоятельное описание которых было дано для разных групп простейших в обзоре Хаусмана [13]. Среди представителей *Chrysomonada*, в частности у *Chrysamoeba radians*, на амебoidной стадии, на филлоподиях были обнаружены плотные глобулы „dense globules“, по-видимому, представляющие собой типичные „кинетоцисты“ [14]. У *Gyromitus limax*, также проходящей амебoidную стадию, присутствует одна из вариаций „кинетоцист“ — „mucilage vesicles“ [13].

Таким образом, своеобразие морфологии и жизненного цикла *Thaumatomonas lauterborni* вызвало необходимость выделения данного организма в особую группу зоофлагеллят.

Если брать за основу последнюю классификацию простейших [16], то можно убедиться, что *T. lauterborni* невозможно включить ни в один из таксонов данной системы. Исходя из этой классификации, *Thaumatomonas*, несомненно, является представителем типа *Sarcomastigophora* Honigberg Balamuth, 1963 и подтипа

*Mastigophora* Diesing, 1966, так как трофозонты *Thaumatomonas* размножаются путем продольного деления надвое. Но когда речь заходит о том, в какой из классов поместить исследуемый нами организм (в класс *Phytomastigophorea* Calkins, 1909 или в класс *Zoomastigophorea* Calkins, 1909), то оказывается, что *Thaumatomonas lauterborni* присущи свойства как одного класса, так и другого, и он не вписывается ни в один из них. В самом деле, *Thaumatomonas* обладает такими признаками, как кремниевые чешуйки и цисты с пробочкой. Эти признаки характерны для некоторых отрядов растительных жгутиконосцев. Однако у *T. lauterborni* отсутствуют хлоропласты, жгутик гладкий, без мастигонем, запасные вещества в основе своей не соответствуют таковым растительных клеток. Среди класса животных жгутиконосцев *T. lauterborni* не может быть включен ни в один из отрядов, ввиду того что *Thaumatomonas* обладает сложным своеобразным жизненным циклом, не имеющим аналогов ни в одном из известных отрядов.

В связи с вышесказанным удобнее обратиться к одному из последних представлений о системе одноклеточных животных, созданному рядом ведущих специалистов [3]. По их системе, *T. lauterborni* относится к типу *Mastigophora* Deising, 1886, поскольку этот организм находится на вегетативной жгутиковой стадии и обладает типичным для жгутиконосцев цитоскелетом, и к подтипу *Tubulacristata* Seravin, 1980 (наличие митохондрий с трубчатыми кристами).

Наличие кремниевых мелких чешуек на поверхности тела и форма цист сближают *Thaumatomonas lauterborni* с представителями классов *Chrysomonada* и *Xanthomonada*, в особенности с *Myxochrysis paradoxa* и *M. sphagnicola*. Но отсутствие у *Thaumatomonas lauterborni* мастигонем на жгутиках, хлоропластов и особых запасных веществ свидетельствует о невозможности включения его ни в один из этих классов.

В то же время своеобразный жизненный цикл, включающий в себя стадии агрегации и крупных плазмодиев, сближает *T. lauterborni* с представителями класса *Mycetozoa*, подклассов *Myxogastriida* и *Plasmodiophoria*. Ранее мы уже говорили о том, сколь много общего было обнаружено между жизненными циклами тауматомонас и представителями миксогастрид и плазмодиофорид. Это относится к структуре плазмодиев, ядер, плоидности и способов деления последних как на вегетативных стадиях, так и в плазмодиях. Тем не менее жизненный цикл *Thaumatomonas* является неустановившимся, промежуточным, без четкого деления на гаплоидные и диплоидные фазы. *Thaumatomonas* никогда не образует плодовых тел и типичных зооспор, а является самостоятельным свободноживущим организмом.

По особенностям ультраструктуры и отдельным моментам жизненного цикла *Thaumatomonas* можно сравнить с представителями рода *Cercobodo*.

Итак, результаты нашего исследования и сравнительный анализ полученных данных свидетельствуют о целесообразности выделения *Thaumatomonas lauterborni* в отдельный класс типа *Mastigophora* в подтипе *Tubulacristata*. В дальнейшем в эту систематическую группу войдет ряд отрядов и, в частности, отряд *Cercobodonida*.

Диагноз класса *Thaumatomonada Shirkina Class nov.*

Представители класса *Thaumatomonada* характеризуются наличием 2 гетеродинамичных безмастигонемных жгутиков, имеющих типичную аксону без параксиального стержня. Бесцветные свободноживущие формы. На поверхности клетки либо имеются мелкие кремниевые чешуйки, либо их нет. Кинетопласт отсутствует. Митохондрии имеют трубчатые кристы. Ядро пузырьковидное. Под оболочкой клетки встречаются кинетоцисты. Жизненный цикл характеризуется наличием амебoidalной стадии. При этом формируются многочисленные разветвленные псевдоподии, с помощью которых организм питается бактериями. Кроме того, в жизненный цикл входят стадия агрегации отдельных клеток и стадия плазмодия с последующей его фрагментацией на отдельные особи. Имеется также стадия цисты, которая окружена двойной оболочкой с крупной светопреломляющей пробочкой. В настоящее время в класс включается 1 отряд.

Диагноз отряда *Thaumatomonadida Shirkina ord. nov.*

Жгутиконосцы имеют 2 неравных жгутика, выходящих из околожгутикового углубления. Организмы мелкие, длиной 6–10 мкм, реже более крупные. Характерны 2 небольшие сократительные вакуоли по обеим сторонам околожгутикового углубления. Псевдоподии, как правило, образуются на одном участке тела и затем разветвляются, реже формируются в нескольких местах. Форма тела обычно овальная, заостренная к заднему концу. Ядро пузырьковидное. Жгутиконосец делится путем продольного деления. При митозе ядерная оболочка растворяется, ядрышко резорбируется. На поверхности клетки могут быть мелкие (от 0.2 до 0.5 мкм) кремниевые чешуйки. Цисты мелкие, характеризуются наличием пробочки. Жизненный цикл сложный, имеется ряд последовательных стадий: одноклеточная подвижная особь, стадия небольшого многоклеточного плазмодия, стадия агрегации, стадия крупного плазмодия и стадия фрагментации.

В заключение можно отметить, что *T. lauterborni* объединяет в себе свойства как растительных, так и животных жгутиконосцев. В то же время исследованный организм имеет сложный жизненный цикл с последовательно чередующимися стадиями. На наш взгляд, на примере *Thaumatomonas* можно представить один из путей формирования жизненных циклов простейших. Путем многократного деления ядер образуется плазмодий, но полиэнергидное состояние достигается и другим способом – агрегацией и последующим слиянием отдельных особей. При фрагментации плазмодия отпочковываются два типа ядер и жизненный цикл замыкается. Возможно, при дальнейшей эволюции ядерный цикл становится более четким, что

приводит к таким гетерокариотным простейшим, как инфузории, либо к организмам со сложным жизненным циклом, как миксомицеты.

Автор выражает глубокую благодарность Соломону Самуиловичу Шульману за ценные консультации, полученные в процессе выполнения этой работы.

### Л и т е р а т у р а

1. Ж у к о в Б.Ф. Определитель бесцветных свободноживущих жгутиконосцев подотряда *Bodonina* Hollande // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971. С. 241-285.
2. К а л л и н н и к о в а В.Д. Клеточная органелла кинетопласт. Л., 1977. 125 с.
3. К р ы л о в М.В., Д о б р о в о л ь с к и й А.А., И с с и И.В., М и х а л е в и ч В.И., П о д л и п а е в С.А., Р е ш е т н я к В.В., С е р а в и н Л.Н., С т а р о б о г а т о в Я.И., Ш у л ь м а н С.С., Я н к о в с к и й А.В. Новые представления о системе одноклеточных животных // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., 1980. С. 122-131.
4. М а т в и е н к о А.М. Отдел золотистые водоросли (*Chrysophyta*) // Жизнь растений: Водоросли. Лишайники. М., 1977. Т. 3. С. 100-103.
5. Р а й к о в И.Б. Ядро простейших. Л., 1978. 321 с.
6. С и з о в а Т.П. Отдел слизевики (*Mucromycota*) // Жизнь растений: Грибы. М., 1976. Т. 2. С. 7-13.
7. Ш и р к и н а Н.И. К биологии бесцветного жгутиконосца *Thaumatomonas lauterborni* De Saedeleer, 1931 (*Zoomastigophorea* Calkins, Protozoa) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 49. С. 25-29.
8. Ш и р к и н а Н.И. Изучение деления ядра *Thaumatomonas lauterborni* De Saedeleer, 1931 (*Zoomastigophorea* Calkins, Protozoa) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 54. С. 16-19.
9. Ш и р к и н а Н.И., С е л и в а н о в а Г.В. Особенности жизненного цикла бесцветного жгутиконосца *Thaumatomonas lauterborni* De Saedeleer, 1931 (*Kinetoplastida* Honigberg, 1963; *Thaumatomonadidae* Hollande, 1952) // Зоол. журн. 1982. Т. 61, вып. 6. С. 929-931.
10. Ш у л ь м а н С.С. Проблема происхождения Metazoa // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974. С. 47-82.
11. D e f l a n d r e G. Class de Xanthomonadines (*Xanthomonadina* N.N.) // Traite zool. 1952. Vol. 1, fasc. 1. P. 212-226.

12. De S a e d e l e e r H. Notes de Protistologie  
Thaumatomonas lauterborni nov. sp.//Recueil Inst.  
Zoologique Torley-Roussean. 1931. Vol. 3, fasc. 2.  
P. 89-103.
13. H a u s m a n n K. Extrusive organelles//Intern.  
Rev. Cytol. 1978. Vol. 52. P. 197-276.
14. H i b b e r d D.J. Observation on the ultrastruc-  
ture of three new species of Cyathobodo Petersen  
et Hansen (C. salpinx, C. latricatus and C. simplex)  
and on the external morphology of Pseudodendro-  
monas vikii Bourrely//Protistologica. 1976. Vol. 12,  
fasc. 2. P. 249-261.
15. H o l l a n d e A. Class des Chrysomonadines  
(Chrysomonadina) Stein, 1878//Traite Zool. 1952.  
Vol. 1, fasc. 1. P. 471-570.
16. L e v i n e N.O., C o r l i s s J.O., C o x F.G.,  
D e r o u x G., G r a i n J., H o n i g-  
b e r g B.M., L e a d a l e G., L o e b-  
l i c h A.R., L o m J., L y m D., M e r i n-  
f e l d E.J., P a g e F.C., P o l j a n s k y G.,  
S p r a q u e V., V a v r a J., W a l l a-  
c e F.G., W e i s e r J.A. A new revised  
classification of Protozoa: The comittee on syste-  
matics and evolution of the Society of Protozoolo-  
gists//J. Protozool. 1980. Vol. 27, N 1. P. 37-58.
17. O l l i v e L.S. The Mycetozoans. London; New  
York; San Francisco, 1975. 281 p.
18. O l l i v e L.S., S t o i a n o v i t c h C.  
Schizoplasmodium, a mycetozoan genus intermedia-  
te between Cavostellium and Protostelium; a new  
order of Mycetozoa//J. Protozool. 1966. Vol. 13, N 1.  
P. 164-171.
19. P i t e l k a D.R. Basal bodies and root struc-  
tures//Cilia and Flagella. London; New York, 1974.  
P. 437-469.
20. S w a l e E.M.F., B e l c h e r J.H. Gyro-  
mitus clisomatus Skuja - a free living colourless  
flagellate//Arch. Protistenk. 1974. Bd 116, H. 3.  
S. 211-220.
21. (W e l s c h U., S t o r c h V.) В е л ь ш У.,  
Ш т о р х Ф. Введение в цитологию и гистологию животных.  
М., 1976. 257 с.

## ПРОСТЕЙШИЕ ПЕРИФИТОНА ВОДОЕМОВ РАЗЛИЧНОЙ САПРОБНОСТИ

Обрастание искусственных субстратов – традиционный объект исследований технической гидробиологии. На современном этапе производственной деятельности человека, связанном с проблемой чистой воды, совершенно очевидна необходимость разработки универсальных и оперативных методов биологической оценки качества воды, пригодных для использования в широкой практике. Некоторые работы [4, 9], связанные с обрастанием искусственных субстратов, отражают прогрессивную тенденцию современной экологии к переходу на синэкологический уровень исследований. Сложные и тесные взаимодействия бактериального, водорослевого и протозойного компонентов перифитона обеспечивают высокую чувствительность биоценоза к влиянию внешних факторов.

Сладечек [13] и Кернс [9] отмечают, что простейшие перифитона могут служить ценными индикаторами качества вод и имеют ряд преимуществ перед микро- и мейофауной (высокая скорость колонизации и сукцессий, простота отбора проб и др.). Сладечкова и Сладечек [13] производили оценку качества вод, базируясь на сапробной системе Кольквитца и Марссона в модификации Зелинки Марвана. Однако такой подход к изучению простейших не совсем удобен ввиду их эврибионтности и низкой индикаторной ценности, а также трудоемкости определения видов простейших, в особенности жгутиконосцев и саркодовых. Бесцветные жгутиконосцы, являясь пионерами обрастаний наряду с бактериями и микроскопическими водорослями, по-видимому, представляют превосходный материал для биоиндикации качества вод, но до настоящего времени это наименее изученный компонент перифитона.

Цель настоящей работы – изучить видовой состав и динамику численности жгутиконосцев перифитона, а также характерные особенности развития отдельных групп простейших на искусственном субстрате в водоемах различной сапробности.

Материал собран в 1980–1984 гг. на Рыбинском водохранилище, озерах Карелии и в искусственных водоемах на экспериментальной прудовой базе ИБВВ АН СССР.

Т а б л и ц а 1

Некоторые характеристики станций отбора проб

Фактор среды	Станция						
	1	2	3	4	5	6	7
Сапробность	0	0- $\beta$	$\beta$	$\beta$	$\alpha$ - $\beta$	0- $\beta$	$p$
Глубина погружения пластин, м	7	7	1	8-10	3-4	0.5	0.5
Температура, °C	16.5-15	16.5-15	17-15	18-21	18-21	20-21	20-21
Прозрачность по диску Секки, м	4.5-5	4-4.5	До дна	1.1-1.5	1-1.3	До дна	0.7-1
Растворенный кислород, мг/л	—	—	—	—	8.4	9.24	22.1
БПК <sub>5</sub> , мг/л	—	—	—	—	5.25	1.44	15.7

В настоящей работе рассмотрены семь станций, характеризующие водоемы и их участки, различные по классу вод (табл. 1).

Пертозеро (КАССР, Кондопожский р-н) относится к водоемам олиготрофного типа (2 класс вод) с признаками мезотрофии [7]. Здесь были намечены три станции: ст. 1 (глубина 8 м) – в центральной части широкого плёса; ст. 2 (глубина 9 м) – в районе пос. Кончезеро; ст. 3 (глубина 2 м) – в прибрежье, в районе сельскохозяйственных стоков. Пробы отбирались в августе 1982 г.

Рыбинское водохранилище – водоем  $\beta$ -мезосапробный (3 класс вод): ст. 4 (глубина 9-12 м) – русловый участок расширенной части Волжского плёса в районе бывшего с. Коприно (пробы отбирались в июле-августе 1982, 1983 гг.); ст. 5 (глубина 3-5 м) – закрытое прибрежье водохранилища, русло р. Шуморовка (пробы отбирались в июле 1980, 1981, 1982, 1984 гг.).

Ст. 6, 7 располагались в бетонированных водоемах (4х4х1 м) на экспериментальной прудовой базе ИБВВ АН СССР. На ст. 7 вода искусственно евтрофировалась добавлением минеральных удобрений (5 мг/л N и 0,5 мг/л P) и характеризовалась интенсивным цветением синезелеными. Пробы отбирались в июле 1984 г.

В качестве субстрата использовались стеклянные пластины стандартного размера (76х26 мм). Особенность методики обусловлена необходимостью прижизненных наблюдений за мелкими организмами (обычно до 10 мкм) с применением фазового контраста. Смывы и соскобы обрастаний с субстратов значительно снижают точность учета организмов, наиболее оптимальным является прямой счет. Размеры и конфигурация пластин, расстояние между ними и ориентация в пространстве – все это также оказывает влияние на оценку численности простейших. В наших исследованиях стеклянные пластины закреплялись в кассетах из оргстекла и экспонировались



в водоеме вертикально. Пробы отбирались с интервалами от 2 до 7 сут. Пластины выдерживались в водоеме не более 1 мес.

Во время отбора проб пластины изымались из кассеты под поверхностью воды и помещались в сосуды емкостью 100–250 мл, затем доставлялись в лабораторию. Подсчет организмов производился немедленно, не менее чем в 10–20 полях зрения под микроскопом МБИ-3 с фазовоконтрастным устройством, при увеличении в 300 раз. Численность доминирующих организмов выражалась графически в расчете на 1 см<sup>2</sup>, коэффициент вариации в среднем составлял 10–20%. Использовались „Определители” и работы известных протозоологов [1, 2, 5, 11, 14].

В процессе изучения перифитона различных водоемов мы обнаружили около 100 видов жгутиконосцев и более 30 видов инфузорий и саркодовых (табл. 2). Наиболее постоянными представителями микроперифитона являются воротничковые жгутиконосцы (отряд *Choanoflagellida* Kent) и бодониды (подотряд *Bodonina* Holl.). Самый распространенный вид на ранних этапах обростания – *Codonosiga botrytis* – доминирует в мезосапробных водоемах, встречается также в полисапробных и олигосапробных условиях. Бодониды доминируют в грязных и загрязненных водах, присутствуют в чистых водоемах. Наивысшее видовое разнообразие наблюдается в мезосапробных зонах. Только 5 видов жгутиконосцев, отмеченных нами в олиготрофных озерах, не встречаются в других водоемах. Это – *Stokesiella* sp., *Stylopyxis mucicola*, *Spongomonas uvella*, *Chroomonas* sp., *Bicoeca* sp. Для олиготрофных вод характерны также *Monosiga ovata*, *Diploeca flava*, виды рода *Salpingoeca* (*Choanoflagellida*), большим числом видов представлены отряд *Bicosoecida* и хризифитовые. Саркодовые и инфузории встречаются только на евтрофированных участках (ст. 2, 3). Всего в олиготрофных водоемах зарегистрировано около 40 видов жгутиконосцев, 10 видов инфузорий и 3 вида саркодовых; в мезосапробных – более 90 видов жгутиконосцев, 20 видов инфузорий и 5 видов саркодовых. Подавляющее большинство мезосапробов (за исключением редких видов) встречались и в олиго-, и в полисапробных условиях. Для полисапробных водоемов (ст. 7) характерно почти полное отсутствие представителей рода *Salpingoeca* и отряда *Bicosoecida*. Наиболее обычны здесь бодониды, саркодовые и виды рода *Cercobodo*.

Во всех исследованных водоемах основную роль в перифитонном микроценозе играют две группы бесцветных жгутиконосцев: воротничковые и бодониды. В начальный период формирования сообщества (10–15 сут) преобладают воротничковые жгутиконосцы, главным образом *Codonosiga botrytis* (максимальная численность 50 тыс. экз./см<sup>2</sup>, Рыбинское водохранилище). Прикрепленные организмы – облигатные обростатели, чистота субстрата – один из важных факторов их жизнедеятельности. По мере развития диатомового обрастания доминирующее положение занимают подвижные, альгодетритофильные формы (главным образом бодониды – 1–10 тыс. экз./см<sup>2</sup>).

Т а б л и ц а 2

Видовой состав и индикаторное значение простейших перифитона

Таксон	S	0	$\beta$	$\alpha$	p	i	m	I
<u>Класс Zoomastigophorea</u>								
<u>Отряд Choanoflagellida</u>								
Codonosiga botrytis (Ehr.) Kent	0-p	1	3	5	1	-	-	1
C. furcata Kent	$\beta$ - $\alpha$							-
Diploeca flava (Korsch.) Bourr.	0- $\alpha$	-	10	-	-	-	-	5
Diplosigopsis siderotheca Skuja	$\alpha$ - $\beta$							-
Lagenoeca variabilis Skuja	0- $\beta$							-
L. ruttneri Bourr.	$\beta$ - $\alpha$	3	4	3	-	-	-	2
Monosiga ovata Kent	0- $\alpha$	5	5	-	-	-	-	3
M. varians Skuja	0-p							-
M. fusiformis Kent	$\beta$ - $\alpha$							-
Pachisoeca obliqua Fott	0- $\alpha$	3	4	3	-	-	-	2
Salpingoeca minuta Kent	0- $\alpha$							-
S. fusiformis Kent	0- $\beta$	-	10	-	-	-	-	5
S. vaginocola Stein	0- $\alpha$	-	10	-	-	-	-	5
S. macrostoma Korschikov	0- $\alpha$							-
S. butschli Lemm.	0- $\alpha$	-	10	-	-	-	-	5
S. globulosa Zhukov	$\beta$ - $\alpha$							-
S. gracilis Clark	0- $\alpha$	-	10	-	-	-	-	5
S. aggregata Valkanov	$\beta$ - $\alpha$							-
S. urceolata Kent	0- $\alpha$							-
S. clarki Stein	0- $\beta$							-
<u>Отряд Bicosoecida</u>								
Bicoeca sp.	0							-
B. cylindrica Bourr.	0- $\beta$							-
B. lacustris Skuja	0- $\alpha$	-	5	5	-	-	-	3
B. conica Lemm.	0- $\beta$							-
B. exilis Pen.	0- $\alpha$							-
B. crystallina Skuja	0- $\beta$							-
B. petiolata Bourr.	0- $\alpha$	-	5	5	-	-	-	3
B. tubiformis Skuja	$\alpha$ - $\beta$							-
<u>Подотряд Bodonina</u>								
Bodo sp.	$\beta$ -p							-
B. globosus Stein	$\beta$ -p	-	-	-	1	2	7	2
B. repens Klebs	0-p	-	-	7	3	-	-	4
B. variabilis Lemm.	$\beta$ -p							-
B. angustatus Butschli	$\beta$ - $\alpha$	-	-	6	3	1	-	2
B. lens Klebs	$\beta$ -p	-	-	10	-	-	-	5

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Таксон	S	o	$\beta$	$\alpha$	p	i	m	I
<i>Bodo putrinus</i> Lemm.	$\alpha$ -p	-	-	-	-	1	9	5
<i>B. caudatus</i> Stein	$\beta$ -p	-	-	3	7	-	-	4
<i>B. edax</i> Klebs	$\beta$ -p	-	-	1	3	3	3	1
<i>B. saltans</i> Ehr.	o-p	-	1	7	2	-	-	3
<i>B. spora</i> Skuja	$\beta$ -p	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. minimus</i> Klebs	o-p	-	-	-	1	2	7	2
<i>B. mutabilis</i> Klebs	$\beta$ -p	-	-	4	6	-	-	3
<i>B. celer</i> Klebs	$\beta$ - $\alpha$	-	-	-	1	2	7	2
<i>B. curvifilus</i> Griess.	$\beta$ - $\alpha$	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bodomorpha minima</i> Holl.	o-p	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. reniformis</i> Zhukov	o-p	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parabodo nitrophilus</i> Skuja	$\beta$ - $\alpha$	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhynchomonas nasuta</i> Klebs	o-p	-	1	8	1	-	-	4
<i>Phyllomitus</i> sp.	$\beta$ -p	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pleuromonas jaculans</i> Perty	$\beta$ -p	-	-	5	5	-	-	3
<u>Отряд Rhizomastigida</u>								
<i>Cercobodo</i> sp.	o-p	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. agilis</i> Lemm.	$\beta$ -p	-	-	-	-	1	9	5
<i>C. longicauda</i> Senn	$\beta$ -p	-	-	-	-	1	9	5
<i>C. crassicauda</i> (Alex.) Lemm.	$\alpha$ -p	-	-	-	-	1	9	5
<i>C. bodo</i> Lemm.	$\beta$ - $\alpha$	-	5	5	-	-	-	3
<i>C. cometa</i> Holl.	$\beta$ - $\alpha$	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helkesimastix faecicola</i> Wood.-Lapage	$\beta$ -p	-	-	3	7	-	-	4
<i>Thaumatomonas lauterborni</i> De Saed.	$\beta$ - $\alpha$	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mastigoamoeba</i> sp.	$\beta$ -p	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apuzomonas priboscidea</i> Alex.	$\beta$ -p	-	-	-	-	-	-	-
<u>Класс Phytomastigophorea</u>								
<u>Отряд Chrysomonadida</u>								
<i>Amphimonas globosa</i> Kent	$\beta$ - $\alpha$	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anthophysa vegetans</i> (O.F.M.) Stein	$\beta$ -p	-	+	8	2	-	-	4
<i>Dynobryon</i> sp.	o- $\beta$	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. divergens</i> Imhof.	$\beta$ - $\alpha$	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chromulina</i> sp.	o- $\alpha$	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysodendron ramosum</i> Pasch.	$\beta$ - $\alpha$	-	-	-	-	-	-	-
<i>Histiona aroides</i> Pasch.	o-p	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mallomonas</i> sp.	o- $\beta$	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. intermedia</i> Kiss.	o- $\beta$	-	-	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Таксон	S	o	$\beta$	$\alpha$	p	i	m	I
Monas sp.	o- $\alpha$							-
M. vulgaris Senn.	$\beta$ -p	-	-	-	-	1	9	5
M. vorax Skuja	$\beta$ -p							-
M. uniguttata Skuja	$\beta$ -o							-
M. cylindrica Skuja	$\beta$ - $\alpha$	-	5	5	-	-	-	3
Ochromonas sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Physomonas vestita Stokes	o-p	-	2	7	1	-	-	3
Stokesiella sp.	o							-
Stylopyxis mucicola Boloch.	o- $\beta$							-
Spongomonas uvella Stein	o- $\beta$	5	5	-	-	-	-	3
<u>Отряд Euglenida</u>								
Anisonema sp.	o- $\beta$							-
A. acinus Duj.	$\beta$ - $\alpha$	-	5	5	-	-	-	3
A. pusillum Stokes	o-p							-
Astasia parvula Skuja	$\beta$ - $\alpha$							-
Entosiphon obliquus Klebs	o- $\beta$							-
E. sulcatum Stein	$\beta$ - $\alpha$							-
E. ovatus Stokes	$\beta$ -p							-
Petalomonas pusilla Skuja	$\beta$ - $\alpha$							-
Peranema sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
P. granulifera Penard	o- $\beta$	4	6	-	-	-	-	3
P. trichophorum Stein	$\beta$ -p	-	-	10	-	-	-	5
Phacus sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Trachelomonas sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
<u>Отряд Cryptomonadida</u>								
Chilomonas paramecium Ehr.	$\beta$ - $\alpha$							-
Chroomonas sp.	o							-
Cryptochrysis sp.	$\beta$ -p							-
C. minor Nyg.	$\beta$ - $\alpha$							-
Cryptomonas sp.	o- $\alpha$							-
C. erosa Ehr.	$\beta$ - $\alpha$							-
C. ovata Ehr.	$\beta$ - $\alpha$							-
Cyatomonas truncata (Fres.) From.	$\beta$ -p	-	1	7	2	-	-	3
Rhodomonas sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
R. minuta Skuja	$\beta$ - $\alpha$							-
<u>Подтип Sarkodina</u>								
Actinosphaerium eichor- ni Ehr.	o- $\alpha$	4	6	-	-	-	-	3
Actinophrys sol Ehr.	o- $\alpha$	-	5	5	-	-	-	3

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Таксон	S	o	$\beta$	$\alpha$	p	t	m	I
Amoeba sp.	0 - p							-
A. proteus (Pallas)	$\beta$ - $\alpha$	-	8	2	-	-	-	4
A. radiosa Ehr.	$\beta$ - $\alpha$	-	5	5	-	-	-	3
Mayorella sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Thecamoeba sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Vahlkampfia limax Dujardin	$\beta$ - $\alpha$	-	3	4	3	-	-	2
<u>Подтип Ciliata</u>								
Aspidisca costata Duj.	$\beta$ - p	-	2	8	-	-	-	4
Carchesium polypinum Linne	$\beta$ - p	-	2	7	1	-	-	3
Chilodonella sp.	0 - $\beta$							-
Ch. cucullulus O.F.M.	0 - p	-	1	9	-	-	-	5
Euplotes patella (Mull.) Ehr.	$\beta$ - $\alpha$	-	8	2	-	-	-	4
Epistylis sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Holophrya sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Litonotus sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
L. fasciola Ehr.-Wz.	$\beta$ - $\alpha$	-	1	8	1	-	-	4
Opercularia sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Oxytricha pelionella Mull.- Stein	0 - p							-
Stylonichia mytilus Ehr.	$\beta$ - $\alpha$	-	1	9	-	-	-	5
Stentor roeseli Ehr.	$\beta$ - $\alpha$	1	4	5	-	-	-	2
Vorticella sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
V. campanula Ehr.	0 - $\alpha$	1	6	3	-	-	-	3
V. convallaria (L.) Noland	$\beta$ - p	-	1	9	-	-	-	5
V. microstoma Ehr.	$\beta$ - p	-	-	-	10	-	-	5
Uranema sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Vaginicola sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Zoothamnium sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
<u>Подтип Suctoria</u>								
Acineta sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
A. grandis Kent	0 - $\alpha$	-	4	6	-	-	-	3
Dendrosoma sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Heliophrya collini De Saed.	0 - $\alpha$							-
Metacineta sp.	$\beta$ - $\alpha$							-
Tokophrya sp.	0 - $\alpha$							-

П р и м е ч а н и е. S - интервал сапробности, в котором встречался данный вид, 0,  $\beta$ ,  $\alpha$ , p, t, m - степень сапробности в пределах 1-10 (по: [12]); I - индикаторное значение вида в пределах 1-5 (по: [12]).

Характер изменения численности воротничковых жгутиконосцев и бодонид в начальный период обрастания изображен на рисунке. При экспозиции более 2–4 нед субстрат обычно покрывается плотным слоем диатомовых обрастаний и детрита, что затрудняет учет простейших. Поэтому начальный период обрастания мы органичили моментом достижения максимальной численности *C. botrytis* и прекращали наблюдения после ее снижения. Исключением была ст. 1, где вследствие низкой трофности водоема *C. botrytis* встречались единично.

Ст. 1 характеризовалась медленным развитием сообщества на субстрате. Отличительные черты придонного перифитона, — замена эврибионтного жгутиконосца *C. botrytis*  $\beta$ -мезосапробными видами рода *Salpingoeca*; относительно высокая доля бикозоецид ( $\beta$ ,  $\alpha$ -мезосапробы) — 14.3%. Присутствовали также диатомовые водоросли (главным образом *Stephanodiscus* — до 100 экз./см<sup>2</sup>).

В придонном перифитоне ст. 2 проявились черты мезосапробного водоема: численность *Codonosiga botrytis* превышала численность воротничковых рода *Salpingoeca*. Встречались прикрепленные инфузории рода *Vorticella* (до 400 экз./см<sup>2</sup>), *Heliophrya collini* (120 экз./см<sup>2</sup>), а также диатомовые водоросли (до 400 экз./см<sup>2</sup>), главным образом *Stephanodiscus*.

Перифитон в районе ст. 3 по видовому составу и скорости колонизации субстрата наиболее сходен с обрастаниями Рыбинского водохранилища. Зарегистрирована наивысшая для Пертозеро численность *Codonosiga botrytis* (4600 экз./см<sup>2</sup>), неприкрепленных инфузорий (200 экз./см<sup>2</sup>) и диатомовых водорослей (около 50 тыс. экз./см<sup>2</sup>), а также *Stylorhynchus mucicola*, отмеченного в Карелии повсеместно (500 экз./см<sup>2</sup>).

Микрперифитон Рыбинского водохранилища характерен для мезосапробных зон. Средняя численность жгутиконосцев на пластинах обрастания в районе ст. 4 в июле–августе 1982, 1983 гг. показана на рисунке.

Кроме воротничковых жгутиконосцев и бодонид многочисленными были бикозоециды — до 1000 экз./см<sup>2</sup>, суктории — до 3400 экз./см<sup>2</sup>, сувойки — до 300 экз./см<sup>2</sup>, а также саркодовые — до 1300 экз./см<sup>2</sup>.

В районе ст. 5 в июле 1980, 1981, 1982, 1984 гг. численность хризифитовых жгутиконосцев достигала 1600 экз./см<sup>2</sup>, со-суших инфузорий — 1600 экз./см<sup>2</sup>, сувоек — 400 экз./см<sup>2</sup>, учет неприкрепленных инфузорий не производился (см. рисунок). В июле 1980 г. здесь отмечена наивысшая для Рыбинского водохранилища численность *Codonosiga botrytis* — около 50 тыс. кл./см<sup>2</sup>.

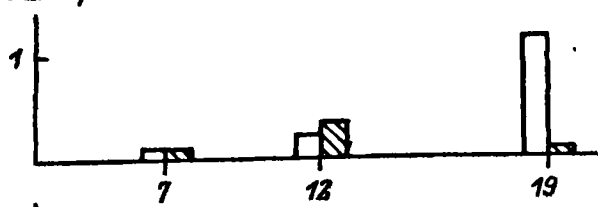
В бетонированном искусственном водоеме (ст. 7) с внесением минеральных удобрений количество эвгленовых жгутиконосцев равнялось 1200 экз./см<sup>2</sup>, неприкрепленных инфузорий — 3 тыс. экз./см<sup>2</sup>, сувоек — 5 тыс. экз./см<sup>2</sup>, коловраток — 2 тыс. экз./см<sup>2</sup>.

В контрольном же водоеме (ст. 6) численность этих организмов была значительно ниже и достигала максимума позднее. Интенсивное развитие альгоперифитона в евтрофированном водоеме (до

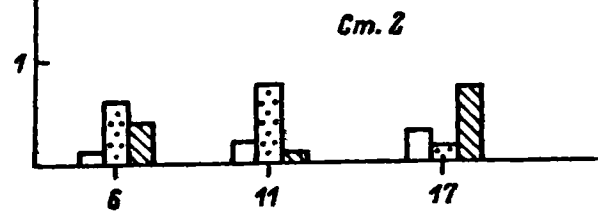
□ 1    ▤ 2    ▨ 3

тыс.кл./см<sup>2</sup>

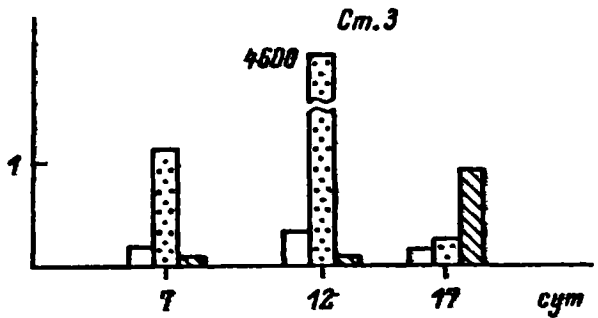
Ст. 1



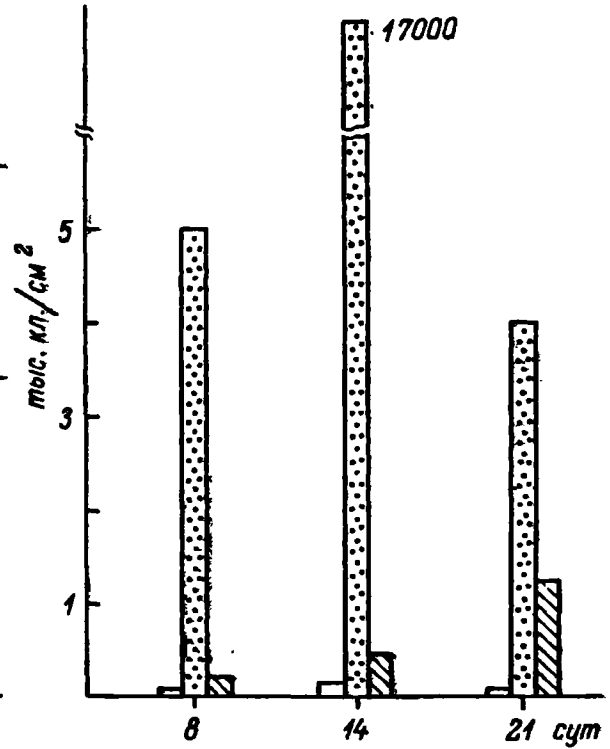
Ст. 2



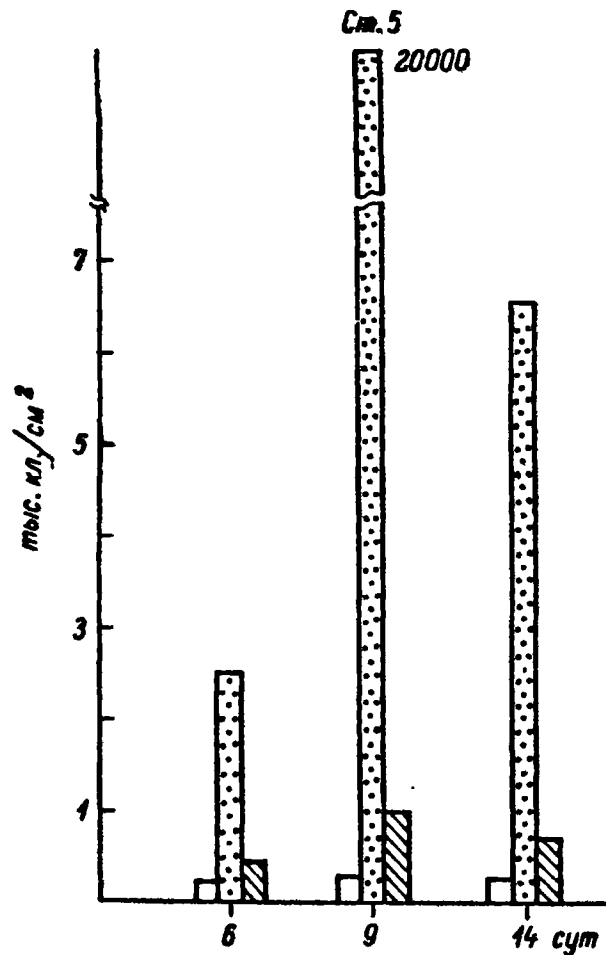
Ст. 3



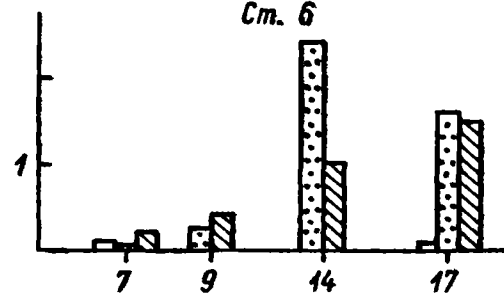
Ст. 4



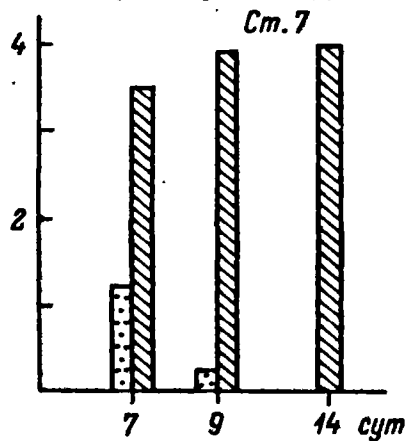
Ст. 5



Ст. 6



Ст. 7



Численность жгутиконосцев родов *Salpingoeca* (1), *Codonosi-ga* (2) и подотряда *Bodonina* (3) на стеклянных пластинах.

По оси ординат – численность; по оси абсцисс – экспозиция.

1700 тыс.экз./см<sup>2</sup>) привело к быстрому снижению численности основной массы простейших, в контрольном водоеме количество водорослей на стеклянных пластинах достигало 700 тыс.экз./см<sup>2</sup>. Число видов простейших также было различным: ст. 6 – 31 вид, ст. 7 – 17 видов.

Методы оценки качества вод по характеру микрообрастания искусственных субстратов применяются сравнительно недавно [9, 10]. Сладечкова и Сладечек [13] выявляли на пластинках обрастаний индикаторные виды простейших и рассчитывали среднюю сапробную валентность биоценоза по Зелинке и Марвану. В этой работе приводится индикаторное значение 26 видов сессильных простейших. Однако наивысшей индикаторной ценностью ( $J = 4-5$  баллов) обладают, как правило, редкие организмы. Например, *Cladomonas fruticulosa* Stein ( $J = 4$ ) и *Codonocladium umbellatum* (Tatem) Stein ( $J = 5$ ) в наших исследованиях не встречались.

Большинство простейших – космополиты. Они способны переносить значительные колебания физических, химических и биологических факторов, но успешно развиваются в довольно узком, специфическом для каждого вида диапазоне [3]. Эту особенность необходимо учитывать при использовании простейших в качестве биоиндикаторов; по-видимому, традиционные методы, основанные на системе индикаторных видов Кольквитца–Марссона, здесь малопригодны. Так, широко распространенный воротничковый жгутиконосец *Codonosiga botrytis* имеет индикаторную ценность  $J = 1$ , так как встречается в четырех сапробных зонах. К тому же численность его на субстрате быстро изменяется, и сапробная валентность будет зависеть от времени экспозиции пластин обрастания. Наши исследования показали, что время достижения максимальной численности этого организма на пластинах обрастания зависит от сапробности водоема и может служить показателем загрязнения.

Рассмотрим другую группу широко распространенных простейших – жгутиконосцев подотряда *Bodonina*. Обычно они считаются показателями сильно загрязненных водоемов, однако, по нашим данным, могут доминировать и в олигосапробных зонах. Очевидны преимущества использования для биоиндикации загрязнений не отдельных видов, а групп простейших, имеющих сходные экологические ниши. Это шаг в направлении создания синэкологических методов оценки качества вод.

Отсутствие индикаторных видов может быть вызвано различными причинами: неподходящими окружающими условиями, невозможностью заселения в данный водоем, конкуренцией с более приспособленными видами. Тем не менее отсутствие целой группы организмов со сходными экологическими требованиями дает большую уверенность в том, что группа была исключена в результате загрязнения.

Численность простейших на пластинах обрастания зависит в первую очередь от количества бактерий и растворенных органических веществ в водоеме [8]. Наши исследования показали, что с увеличением численности альгоперифитона наблюдается ингибирование воротничковых жгутиконосцев и стимуляция бодонид [6]. Это говорит



о том, что период достижения максимальной численности *Codonosiga botrytis* и численность бодонид на пластинах обрастания за этот период являются синэкологическими показателями трофности и загрязнения водоемов.

\*  
\* \* \*

Видовой состав простейших перифитона слабо отражает степень сапробности водоема, более четким показателем может служить соотношение отдельных групп организмов.

Наиболее высокая численность воротничкового жгутиконосца *C. botrytis* наблюдается в мезосапробных зонах обычно в течение второй недели экспозиции субстратов. Период достижения максимальной численности *C. botrytis* в чистых водах более длителен, чем в загрязненных.

Воротничковые жгутиконосцы рода *Salpingoeca* наиболее многочисленны в перифитоне олигосапробных и  $\beta$ -мезосапробных водоемов, в полисапробных водах отсутствуют.

Численность жгутиконосцев подотряда *Bodonina* в загрязненных водах имеет более высокие значения, чем в чистых.

Наибольшее число видов простейших отмечается в мезосапробных водах, с уменьшением или увеличением сапробности видовое разнообразие сокращается.

#### Л и т е р а т у р а

1. Б а н и н а Н.Н. Тип инфузории//Фауна аэротенков. Л., 1984. С. 136-186.
2. Б а н и н а Н.Н., С у х а н о в а К.М. Класс Лобозеи//Фауна аэротенков. Л., 1984. С. 104-120.
3. Б у р к о в с к и й И.В. Экология свободноживущих инфузорий. М., 1984. 208 с.
4. Д у п л а к о в С.Н. Материалы к изучению перифитона//Тр. Лимнол. станции в Косине. 1933. Т. 16. С. 5-136.
5. Ж у к о в Б.Ф., М ы л ь н и к о в А.П. Класс Животные жгутиконосцы//Фауна аэротенков. Л., 1984. С. 82-104.
6. З о л о т а р е в В.А. О взаимоотношениях организмов микроперифитона//Экология морских и пресноводных простейших. Саласпилс, 1984. С. 37-38.
7. Р у с а н о в а М.Н., П р о к о п е н к о В.Д., Л о б к о в а Н.А., И е ш к о Т.А., Т и м а к о в а М.В., Ч е к р ы ж е в а Т.А. Влияние факторов среды на развитие жизни в пелагиали оз. Пертозера//XIX науч. конф. по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии. Минск, 1977. С. 138-139.
8. У м о р и н П.П. Участие простейших в круговороте биогенов и самоочищении водоемов//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 59. С. 35-37.

9. C a i r n s J.Jr. Zooperiphyton (especially Protozoa) as indicators of water quality//Trans. Amer. Microsc. Soc. 1978. Vol. 97. P. 44-49.
10. H e n e b r y M., C a i r n s J.Jr. Monitoring of stream pollution using protozoan communities on artificial substrates // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1980. Vol. 99. P. 151-160.
11. L e m m e r m a n n E. Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Jena, 1914. 192 S.
12. (S l a d e ě k V.) С л а д е ч е к В.А. Атлас сапробных организмов//Унифицированные методы исследования качества вод. М., 1977. Ч. 3. С. 144-161.
13. S l a d e ě k o v a A., S l a d e ě k V. The indicator value of some sessile protozoans// Arch. Protistenk. 1966. Bd 109, H. 4. S 223-225.
14. S t a r m a c h K. Chrysophyta L. Flora Slodkowodna Polski: Warszawa; Krakow, 1980. T. 5. 775 s.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПРОТОЗОЙНОГО ПЕРИФИТОНА  
В ПРИБРЕЖЬЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В настоящее время в Советском Союзе и за рубежом наиболее изучена фауна макрообрастаний. Однако данных о перифитонных инфузориях крайне мало. Подобные исследования проводились лишь в озерах Латвии, Глубоком и Севан [2, 3, 10]. Поэтому изучение протозойного перифитона водохранилищ представляет большой интерес.

Фауна перифитонных инфузорий Рыбинского водохранилища до наших исследований оставалась почти неизвестной [7, 8]. Имеются лишь некоторые данные в монографии Н.В. Мамаевой [5], касающиеся эпифитных и эпизойных форм.

В настоящей статье приводятся данные исследований состава, сезонной динамики, особенностей развития перифитонных инфузорий на искусственных субстратах в закрытом и открытом прибрежьях водохранилища в зависимости от длительности экспозиции субстрата, температуры и уровня воды. В работе дана оценка степени сапробности исследуемых участков Рыбинского водохранилища по составу и численности инфузорий.

Работы проводились в 1979–1981 гг. на двух станциях вблизи пос. Борок, расположенных на 2.5-метровой глубине. Станции различаются между собой степенью развития макрофитов, температурным режимом, интенсивностью ветрового волнения. Обрастание изучалось на предметных стеклах, закрепленных вертикально в специальных штативах и в пенопласте. Штативы со стеклами заменялись ежемесячно, а пенопластовые установки находились в воде весь сезон. Установки укреплялись на 0.5-метровой глубине от поверхности воды. Материал собирался ежедневно в первые 3–4 сут после постановки опыта, а затем через 3–7 сут. Определение простейших производилось в основном на живом материале. Ядерный аппарат изучался на временных тотальных препаратах, окрашенных ацетокармином.

В 1979 г. максимальный уровень наполнения водохранилища, достигший нормального подпорного горизонта (НПГ), наблюдался уже в мае, затем началось равномерное его падение, которое продолжалось до декабря. Среднегодовая температура воды составляла 19°C, максимальное ее значение отмечалось в июне – 22°C.

Т а б л и ц а 1

Видовой состав перифитонных инфузорий в прибрежье  
Рыбинского водохранилища

Организм	Закрытое прибрежье	Открытое прибрежье
<u>Тип Ciliophora Doflein</u>		
<u>Класс Kinetofragminophora</u>		
<u>De Puyt et al.</u>		
<u>Подкласс Gymnostomata Büt.</u>		
<u>Отряд Karyorelictida Corliss</u>		
<i>Loxodes rostrum</i> O.F.Müll.	+	-
<u>Отряд Prostomatida Schew.</u>		
<i>Coleps hirtus</i> Nitzsch.	+	+
<i>Holophria simplex</i> Schew.	+	-
<i>Prorodon ovum</i> (Ehrb.) Kahl	+	+
<i>P. teres</i> Ehrb.	+	-
<u>Отряд Haptorida Corl.</u>		
<i>Askenasia volvox</i> Clap. et L.	+	-
<i>Didinium nasutum</i> O.F.Müll.	+	-
<i>Dileptus anser</i> O.F.Müll.	+	-
<i>Lacrymaria olor</i> O.F.Müll.	+	+
<i>L. pupula</i> O.F.Müll.	+	+
<i>Spathidium</i> sp.	+	-
<i>Trachelius ovum</i> Ehrb.	+	-
<u>Отряд Pleurostomatida Schew.</u>		
<i>Amphileptus clapedi</i> Stein	+	-
<i>A. gutta</i> * (Sahr.)	+	-
<i>Lionotus cygnus</i> O.F.Müll.	+	-
<i>L. fasciola</i> Ehrb.	+	+
<i>L. lamella</i> (Ehrb.) Schew.	+	-
<i>L. pleurosigma</i> Stokes	+	+
<i>Lionotus</i> sp.	+	-
<i>Loxophillum helus</i> Stokes	+	-
<i>L. meleagris</i> Duj.	+	-
<u>Подкласс Vestibulifera De Puyt et al.</u>		
<u>Отряд Trichostomatida Büt.</u>		
<i>Plagiopyla nasuta</i> Stein	+	-
<u>Отряд Colpodida De Puyt et al.</u>		
<i>Tillina magna</i> Gruber	+	-
<u>Подкласс Hypostomata Schew.</u>		
<u>Отряд Synhymeniida De Puyt et al.</u>		
<i>Chilodontopsis caudata</i> *	+	-
<i>Ch. depressa</i> *	+	-
<u>Отряд Nassulida Jankowski</u>		
<i>Microthorax sulcatus</i> Engelmann	+	-

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Организм	Закрытое прибрежье	Открытое прибрежье
<i>Nassula parva</i> Kahl*	+	+
<i>N. picta</i> Kahl	+	-
<u>Отряд Cyrtophorida F.-Frem.</u>		
<i>Chilodonella cucullulus</i> O.F.M.	+	+
<i>Ch. uncinata</i> Ehrb.	+	+
<i>Dysteria navicula</i> * Kahl	+	-
<i>Gastronauta membranacea</i> Engelmann	+	-
<u>Подкласс Suctoria Cl., Lach.</u>		
<u>Отряд Suctoria Cl., Lach.</u>		
<i>Acineta grandis</i> Kent	+	+
<i>A. papillifera</i> * Keppen	+	+
<i>A. tuberosa</i> Ehrb.	+	+
<i>Acineta</i> sp.	+	-
<i>Dendrosoma radians</i> Ehrb.	+	+
<i>Heliophrya collini</i> Tiller	+	+
<i>Metacineta mystacina</i> Ehrb.	+	+
<i>Podophrya fixa</i> Ehrb.	+	-
<i>Solenophrya crassa</i> * Clap. et L.	+	-
<i>Sphaerophrya</i> sp.	+	-
<i>Staurophrya elegans</i> Lach.	+	-
<i>Tokophrya möllis</i> * (Kent) Büt.	+	-
<i>T. quadripartita</i> Büt.	+	-
<u>Класс Oligohymenophora de</u> <u>Puyt et al.</u>		
<u>Подкласс Hymenostomata Delage</u>		
<u>Отряд Hymenostomatida Delage</u>		
<i>Cinetochillum margaritaceum</i> * Ehrb.	+	+
<i>Frontonia acuminata</i> Ehrb.	+	+
<i>F. leucas</i> Ehrb.	+	-
<i>Glaucoma pypiformis</i> * Schew.	+	-
<i>Lembadion lucens</i> Maskell	+	-
<i>L. magnum</i> Stokes	+	-
<i>Paramecium bursaria</i> (Ehrb.) Focke	+	-
<i>Stokesia vernalis</i> (Wang) Wenzich	+	-
<u>Отряд Scuticociliatida Small.</u>		
<i>Cyclidium glaucoma</i> * O.F.M.	+	-
<i>Ophryoglena tigrina</i> Penard	+	-
<i>Pleuronema coronatum</i> Kent	+	-
<i>P. crassum</i> Duj.	+	-
<u>Подкласс Peritricha Stein</u>		
<u>Отряд Peritrichida Stein</u>		

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Организм	Закрытое прибрежье	Открытое прибрежье
<i>Carchesium polypinum</i> L.	+	+
<i>Cothurnia patula</i> * From.	+	-
<i>Epistylis anastatica</i> L.	+	-
<i>E. galea</i> * Ehrb.	+	-
<i>E. plicatilis</i> Ehrb.	+	-
<i>E. rotans</i> Svec.	+	-
<i>Opercularia nutans</i> Enrb.	+	-
<i>Ophrydium versatile</i> Müll.	+	-
<i>Platycola decumbens</i> Ehrb.	+	-
<i>P. truncata</i> *	+	+
<i>Platycola</i> sp.	+	-
<i>Rabdostyla</i> sp.	+	-
<i>Vaginicola crystallina</i> Entz.	+	+
<i>V. gigantea</i> * d'Udekem	+	-
<i>V. ingenita</i> * O.F.M.	+	-
<i>Vorticella anabaena</i> Still.	+	-
<i>V. campanula</i> Ehrb.	+	+
<i>V. convallaria</i> Linne	+	+
<i>V. microstoma</i> Ehrb.	+	+
<i>V. nebulifera</i> O.F.M.	+	+
<i>V. sphaerica</i> d'Udekem	+	+
<i>Vorticella</i> sp.	+	+
<i>Zoothamnium arbuscula</i> Ehrb.	+	-
<i>Z. simplex</i> * Kent	+	-
<u>Класс Polyhymenophora Jank.</u>		
<u>Подкласс Spirotricha Bütsch.</u>		
<u>Отряд Heterotrichida Stein.</u>		
<i>Bursaria truncatella</i> O.F.M.	+	-
<i>Stentor coeruleus</i> Ehrb.	+	-
<i>S. polymorphus</i> (Müll.) Ehrb.	+	-
<i>S. roeseli</i> Ehrb.	+	+
<u>Отряд Oligotrichida Bütsch.</u>		
<i>Codonella cratera</i> Leidy	+	+
<i>Tintinnidium fluviatile</i> Stein	+	-
<u>Отряд Hypotrichida Stein</u>		
<i>Aspidisca costata</i> Duj.	+	+
<i>A. lynceus</i> Ehrb.	+	+
<i>Holosticha mystacea</i> * Stein	+	-
<i>Euplotes charon</i> Müll.	+	+
<i>E. patella</i> Ehrb.	+	-
<i>Kerona polyporum</i> * Ehrb.	+	-
<i>Oxytricha pelionella</i> Müll.-Stein	+	+
<i>Paruroleptus musculus</i> Kahl	+	-

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Организм	Закрытое прибрежье	Открытое прибрежье
<i>Paruroleptus piscis</i> Kowalew	+	+
<i>Stychotricha aculeata</i> Wrzes.	+	-
<i>Stylonichia mytilus</i> Ehrb.	+	-
<i>Urostyla grandis</i> Ehrb.	+	-
<i>Uroleptus rattulus</i> Stein	+	-

П р и м е ч а н и е. „+” – организмы встречались, „-” – организмы отсутствовали.

\* Новые виды для р. Волги.

Уровень воды в 1980 г. с мая по август был значительно ниже, чем в 1979 г. Наблюдался скачкообразный прогрев воды. Так, в середине июля отмечалось быстрое падение температуры на  $5^{\circ}\text{C}$ , к концу месяца она увеличилась на  $7^{\circ}\text{C}$  (с  $15$  до  $22^{\circ}\text{C}$ ). Максимальное ее значение ( $23.6^{\circ}\text{C}$ ) наблюдалось в июне. Среднелетняя температура равнялась  $19^{\circ}\text{C}$ .

Уровень воды в водохранилище в 1981 г., как и в 1979 г., был достаточно высоким. Наибольшее поступление воды, достигшее НПП, наблюдалось в июне. Среднелетняя температура была на  $2^{\circ}\text{C}$  выше, чем в предыдущие 2 года. Для этого года характерен постепенный прогрев воды с  $16.5^{\circ}\text{C}$  в начале июня до  $25^{\circ}\text{C}$  к концу июля.

За период исследования в прибрежье Рыбинского водохранилища обнаружено 100 видов перифитонных инфузорий, относящихся к 15 отрядам и 3 классам, 21 вид для водохранилища отмечен нами впервые (табл. 1). Класс *Kinetofragminofora* включает 45, *Oligohymenofora* – 36, *Polyhymenofora* – 19 видов инфузорий. Наиболее разнообразен видовой состав в отряде *Peritrichida* – 25 видов (класс *Oligohymenofora*). Типичные представители биоценозов обрастаний – прикрепленные формы, в особенности виды родов *Vorticella*, *Zoothamnium*, *Epistylis*, *Opercularia* и виды отряда *Suctorida*. В состав протозойного перифитона входят также подвижные формы, представленные бентосными инфузориями (*Lacrymaria olor*, *Oxytricha pelionella*, *Stylonichia mytilus*, *Chilodonella cucullulus* и др.) и некоторыми планктонными (*Coleps hirtus*, *Codonella cratera*, *Stokesia vernalis*, *Tintinnidium fluviatile*).

Заселение субстратов инфузориями начинается сразу после погружения их в воду. Летом уже через 6 ч на стеклах появляются вначале единичные особи подвижных инфузорий *Oxytricha pelionella*, *Cinetochillum margaritaceum*, *Chilodonella uncinata*, а к концу первых суток – сидячие формы *Vorticella campanula* и *V. convallaria*. В дальнейшем разнообразие и численность тех и

других продолжают увеличиваться и достигают максимума на 6–10-е сутки. Осенью, при понижении температуры, заселение субстрата замедляется. Наибольшее число видов отмечается лишь на 22–28-е сутки.

Общий характер развития протозойного перифитона трех лет оказался сходным. В закрытом прибрежье условия для развития инфузорий более благоприятны по сравнению с открытыми участками: наличие прибрежных макрофитов, защищенность от ветрового волнения, более быстрый прогрев водных масс. Все это приводит к тому, что видовой состав инфузорий в закрытом прибрежье гораздо богаче, а численность выше, чем в открытом.

Наибольший интерес представляют заменявшиеся ежемесячно предметные стекла, на которых весной 70% от обнаруженных видов составляют подвижные формы. Развиваются весенние инфузории *Frontonia acuminata*, *Dileptus anser*, *Stokesia vernalis*. В конце мая–начале июня простейшие развиваются слабо, их численность колеблется в пределах 9–120 тыс. экз./м<sup>2</sup>. К концу экспозиции число подвижных инфузорий достигает 3 млн. экз./м<sup>2</sup>, а прикрепленных – 0,5 млн. экз./м<sup>2</sup> за счет массового развития *Aspidisca costata* и *Vorticella campanula* (рис. 1). К концу июня вода прогревается до 23 °С. Из состава перифитона исчезают весенние инфузории и появляются представители родов *Vorticella*, *Zoothamnium*, *Ophridium*, *Epistylis* и другие прикрепленные летние формы. Массовыми являются *Vorticella campanula*, *V. convallaria*, *Heliophrya collini*, *Metacineta mystacina* – представители отрядов *Peritrichida* и *Suctorida* (табл. 2).

В июле по сравнению с предыдущим сроком наблюдений темпы развития инфузорий в обрастаниях растут и уже на 7-е сутки численность последних составляет 0,8 млн. экз./м<sup>2</sup>. В дальнейшем количество их продолжает увеличиваться, и хотя отмечаются некоторые его колебания, все же остается на довольно высоком уровне (0,9–1,9 млн. экз./м<sup>2</sup>), а в маловодный 1980 г. уже на 10-е сутки инфузории достигали максимального развития – 6,4 млн. экз./м<sup>2</sup>. Доминируют *Epistylis plicatilis*, *Vorticella campanula*, *V. convallaria*, которые появляются на стеклах уже на 2-е сутки, а в дальнейшем образуют скопления. На субстратах поселяются также *Zoothamnium simplex*, *Vaginicola crystallina*, *Platycola truncata*, *Heliophrya collini*, *Metacineta mystacina*. Среди подвижных форм преобладают *Aspidisca costata*, *Chilodonella uncinata*, *Oxytricha pelionella*. Единично встречаются *Lembadion lucens*, *Lacrymaria olor*, *Stylonichia mytilus*, *Trachelius ovum*.

В августе состав фауны инфузорий мало изменяется по сравнению с июлем. В этот период отмечается самая высокая за сезон численность (12–17 млн. экз./м<sup>2</sup>). Максимальные ее значения совпадают с максимальной численностью бактерий [4], которые служат основной пищей перитрих, обладающих наивысшей фильтрационной способностью среди цилиат [1].



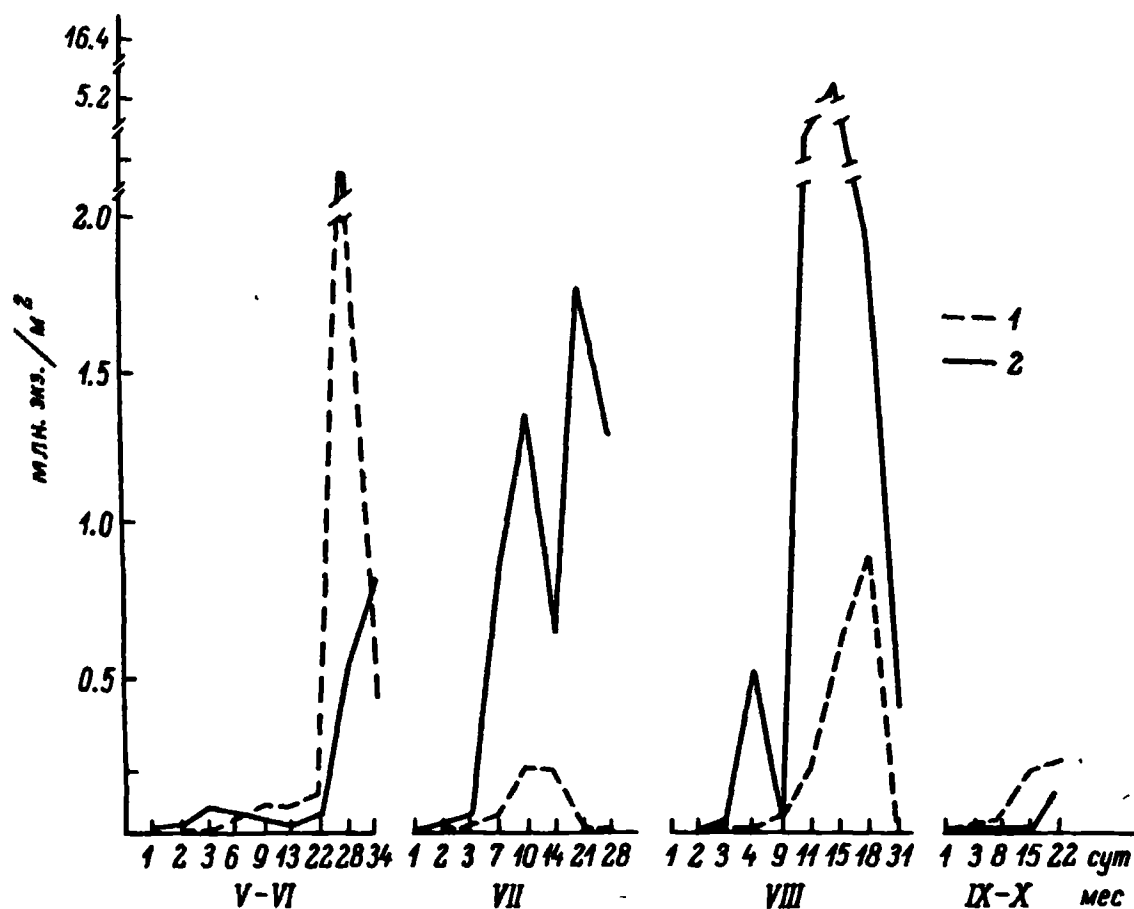


Рис. 1. Численность инфузорий на стеклах, заменявшихся ежемесячно, в закрытом прибрежье в 1979 г.

1 – подвижные, 2 – прикрепленные формы.

Осенью стекла обрастают медленно. В связи с охлаждением воды до  $6^{\circ}\text{C}$  видовое разнообразие и общая численность инфузорий уменьшаются. Наибольшее их развитие наблюдается на 22–28-е сутки экспозиции (0.5–0.8 млн. экз./м<sup>2</sup>). По видовому составу преобладают подвижные формы. Они представлены бентосными и некоторыми планктонными инфузориями, которые имеют два пика численности: весной и осенью [5, 6]. Вероятно, этим объясняется их преобладание и на субстратах. Довольно часто на стеклах поселяются *Aspidisca costata*, *Chilodonella cucullulus*, *Oxytricha pelionella*, *Stylonichia mytilus*. Среди прикрепленных особей доминируют *Vorticella campanula*, *V. convallaria*. Эпизодически встречаются *Dendrosoma radians*, *Acineta tuberosa*, *Vaginicola crystallina*.

На субстратах, постоянно экспонировавшихся в воде, формирование сообществ обрастателей происходит иначе, чем на субстратах, сменявшихся каждый месяц. Если на последних они формируются только за счет перифитонных форм, содержащихся в толще воды на данном промежутке времени, то при непрерывной экспозиции изменения в сообществах определяются состоянием поверхности субстратов и предыдущим уровнем развития данного сообщества [9]. Установки со стеклами экспонировались в воде в течение 122 сут. Формирование протозойного сообщества активно происходит в июне в

Т а б л и ц а 2

Средняя численность (тыс.экз./м<sup>2</sup>) массовых видов инфузорий в закрытом побережье водохранилища в 1980 г.

Вид	Июнь	Июль	Август	Сентябрь- октябрь
Прикрепленные				
<i>Vorticella campanula</i>	1517	728	390	966
<i>Heliophrya collini</i>	589	300	1161	19
<i>Vorticella convallaria</i>	212	838	207	193
<i>V. microstoma</i>	0	203	685	32
<i>Epistylis plicatilis</i>	0	614	310	0
<i>Metacineta mystacina</i>	188	2	19	5
<i>Vaginicola crystallina</i>	1	25	74	7
<i>Platycola truncata</i>	0	124	36	0
Подвижные				
<i>Chilodonella cucullulus</i>	1.5	20	163	174
<i>Aspidisca costata</i>	7.6	35	50	63
<i>Oxytricha pelionella</i>	1.4	46	5	84
<i>Cinetochillum margaritaceum</i>	4.0	18	7	27

первые 3-4 нед от начала постановки опыта, так же как и на ежемесячно сменявшихся стеклах. В этот период отмечаются небольшое видовое разнообразие инфузорий (15-19 видов) и максимальная их численность - 1-8.3 млн.экз./м<sup>2</sup> (рис. 2). На субстратах встречаются *Vorticella convallaria*, *Carchesium polypinum*, *Metacineta mystacina*, среди подвижных форм *Frontonia acuminata*, *Chilodonella cucullulus*, *Cinetochillum margaritaceum*. Доминируют *Vorticella campanula* и *Heliophrya collini*. В дальнейшем стекла все больше обрастают водорослями и другими гидробионтами, видовой состав инфузорий обедняется и представлен 2-3 доминирующими видами, которые могут образовывать на стеклах многочисленные скопления.

Открытые участки водохранилища подвержены сильному ветровому перемешиванию водных масс, смывающему обрастателей с поверхности субстратов. Из-за больших глубин прогрев и охлаждение воды происходят медленнее, чем в закрытом побережье. Все это существенно сказалось на развитии перифитонных инфузорий. Видовой состав их значительно беднее (32 вида) по сравнению с закрытым побережьем (100 видов), а численность меньше. Максимальные ее значения (0.5-3.5 млн.экз./м<sup>2</sup>) на непрерывно экспонировавшихся субстратах отмечаются в июле и августе (рис. 2).

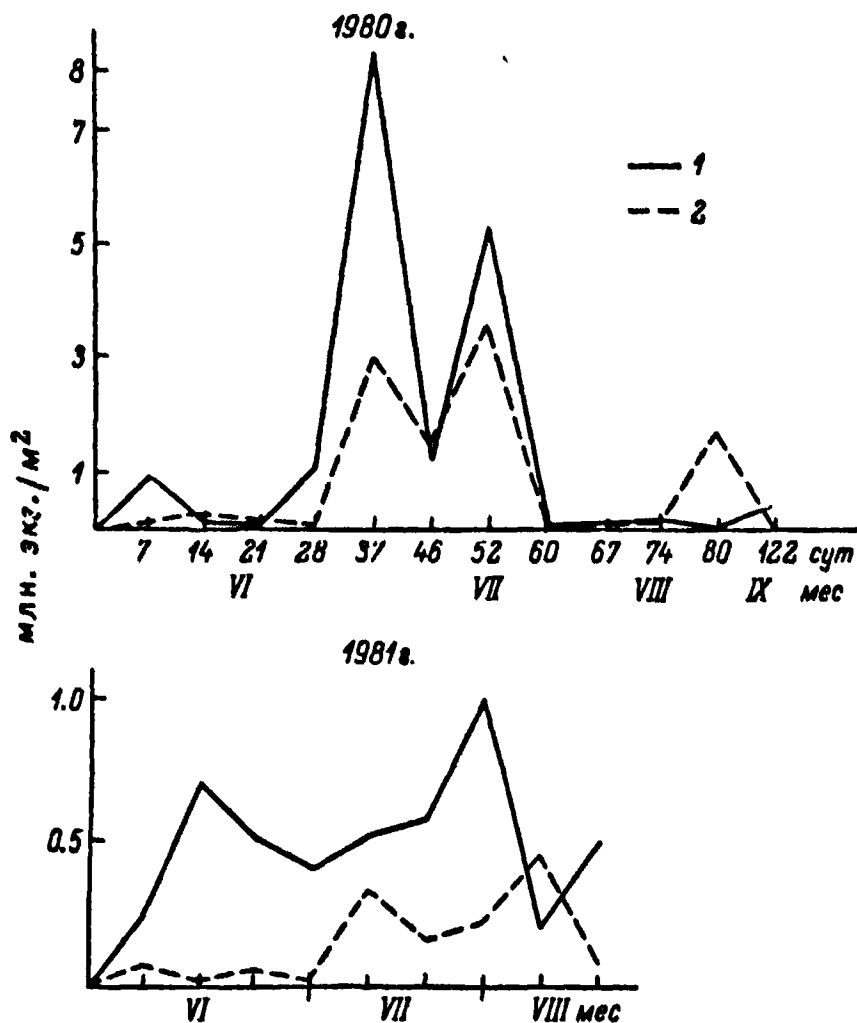


Рис. 2. Численность инфузорий на непрерывно экспонировавшихся стеклах в закрытом (1) и открытом (2) побережьях в разные годы.

Доминируют виды – *Chilodonella cucullulus*, *Oxytricha pelionella*, *Vorticella campanula*, *Heliophrya collini*.

Сравнивая развитие протозойного перифитона по годам, следует отметить, что наиболее богата фауна инфузорий в многоводные 1979 и 1981 гг. В течение трех лет доминируют в основном одни и те же виды. Численность простейших как на стеклах, заменявшихся ежемесячно, так и на непрерывно экспонировавшихся субстратах в маловодном 1980 г. в 2–3 раза превышали таковую в другие исследуемые годы. Таким образом, численность инфузорий коррелирует с уровнем воды.

Используя полученные данные, мы попытаемся дать оценку сапробности исследуемых участков, так как инфузории служат хорошими индикаторами воды в водоеме. Исследования показывают, что они первыми реагируют на всякое изменение в водной среде. Биологическому анализу определения качества воды по составу и численности организмов, населяющих водоемы, в настоящее время уделяется большое внимание.

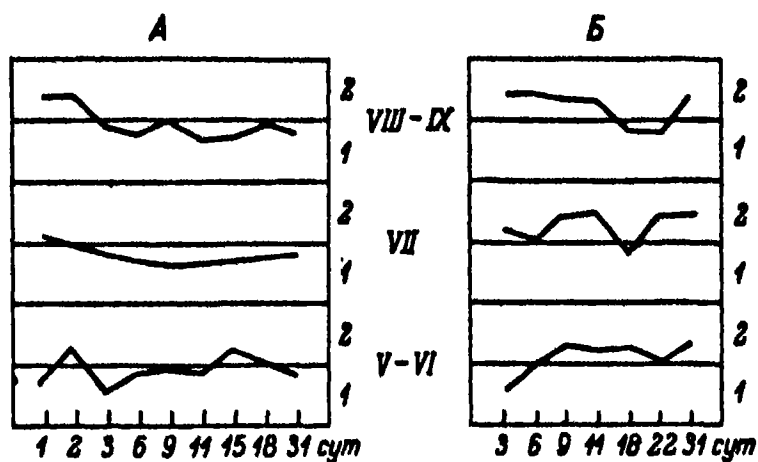


Рис. 3. Сапробность закрытого (А) и открытого (Б) побережья Рыбинского водохранилища.

1 -  $\beta$ -мезосапробная зона; 2 -  $\alpha$ -мезосапробная зона. V-IX - месяцы.

Для определения сапробности по составу простейших мы использовали таблицы, представленные в работе Сладечека [12], где значительно расширен набор видов. Расчет производился по Пантле и Буку [11], формула расчета  $S = \frac{\sum sn}{\sum n}$ , где  $S$  - индекс сапробности суммарный,  $s$  - индекс сапробности для отдельного вида,  $n$  - численность отдельного вида. На рис. 3 на примере 1979 г. представлены индексы сапробности в различные месяцы в закрытом и открытом побережьях Рыбинского водохранилища. В закрытом побережье биологическая сапробность укладывается в пределы  $\beta$ -мезосапробной зоны. В мае-июне кривая сапробности смещается в  $\alpha$ -мезосапробную зону за счет развития *Aspidisca costata*, *Vorticella convallaria*, индексы сапробности которых высоки (2.8 и 2.9), но основная часть ее располагается в  $\beta$ -мезосапробной зоне. В июле-августе и сентябре кривые сапробности практически укладываются в пределы значений  $\beta$ -мезосапробной зоны. В этот период большой численности достигала *V.campanula*, индекс сапробности которой 2.25.

В открытом побережье наблюдалось повышение биологической сапробности. Высокие значения индексов сапробности (от 2.5 до 2.9) характеризуют уже  $\alpha$ -мезосапробную зону. На рис. 3, Б видно, что кривые сапробности большей частью смещаются в  $\alpha$ -мезосапробную зону. Это объясняется сильным развитием *Chilodonella cucullulus*, *Cinetochillum margaritaceum*, индекс сапробности которых 2.9. Использование инфузорий в качестве индикаторов сапробного состояния водоема очень удобно и целесообразно. Зная массовые формы для того или иного сезона, а их, как правило, всего несколько видов, можно очень быстро дать характеристику сапробности водоема.

Таким образом, видовой состав перифитонных инфузорий в побережье Рыбинского водохранилища представлен 100 видами, при-

чем 21 вид для водохранилища отмечен впервые. В закрытом прибрежье фауна значительно богаче, а численность простейших гораздо больше, чем в открытом.

Выделены сезонные группировки инфузорий: в течение всего периода с мая по октябрь встречаются *Vorticella campanula*, *V. convallaria*, *Oxytricha pelionella*, *Chilodonella cucullulus*, *Cinetochillum margaritaceum*. Только весной и осенью развиваются *Frontonia acuminata*, *Chilodontopsis caudata*, *Dileptus anser*, *Stokesia vernalis*. Летом преобладают *Vaginicola crystallina*, *Epistylis plicatilis*, *Ophridium versatile*, *Zoothamnium arbuscula*, *Z. simplex*.

На субстратах, длительное время экспонировавшихся в водоемах, инфузории подавляются большим количеством водорослей и других гидробионтов. Видовой состав инфузорий беднее, а их численность меньше, чем на ежемесячно сменявшихся субстратах.

Наибольшая численность инфузорий отмечается в июле и августе за счет перитрих. Максимум численности обусловлен развитием 2–3 доминирующих видов.

В маловодный 1980 г. численность перифитонных простейших на предметных стеклах в 2–3 раза больше, чем в многоводные 1979 и 1981 гг.

Санитарно-биологическое состояние закрытого побережья Рыбинского водохранилища оценено как  $\beta$ -мезосапробное, а открытого – как  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробное.

#### Л и т е р а т у р а

1. Б а н и н а Н.Н. Ciliata в очистных сооружениях бытовых и смешанных сточных вод//Простейшие активного ила. Л., 1983. С. 76–86.
2. Д у п л а к о в С.Н. Материалы к изучению перифитона//Тр. Лимнол. станции в Косине. 1933. Т. 16. С. 5–160.
3. Ж а р и к о в В.В., А н о х и н а Л.Е. Перифитон озера Севан//Биол. журн. Армении. 1984. Т. 37, № 8. С. 641–647.
4. К у з н е ц о в С.И., Р о м а н е н к о В.И., Р о м а н е н к о В.А., К а р п о в а Н.С. Микробиологические процессы и гидробиологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1979 г.//Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984. С. 124–139.
5. М а м а е в а Н.В. Инфузории бассейна Волги. Л., 1979. 149 с.
6. М ы л ь н и к о в а З.М. Бентосные инфузории и саркодовые Рыбинского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 35. С. 36–40.
7. М ы л ь н и к о в а З.М. К изучению перифитонных инфузорий побережья Рыбинского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 52. С. 23–26.

8. М ы л ь н и к о в а З.М. Динамика численности инфузорий в обрастаниях Рыбинского водохранилища в 1979 г.//Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982. С. 15-22.
9. С к а л ь с к а я И.А. Видовое разнообразие и сукцессия зооперифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища//Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982. С. 23-48.
10. L i e p a R. Infusoria of periphyton in various types of lakes of the Latvian SSR//Progr. Protozool. VI Intern. Congr. Protozool. Warszawa, 1981. 217 p.
11. P a n t l e R., B u c k H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse//Gas- und Wasserfach. 1955. Bd 96, N 18. S. 1-604.
12. S l a d e ě k V. System of water quality from the biological point of view//Ergeb. Limnol. Stuttgart. 1973. Bd 7. S. 1-218.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ, БАКТЕРИЙ И ПРОСТЕЙШИХ  
В ПРОЦЕССАХ САМООЧИЩЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ  
КАЧЕСТВА ВОДЫ

Взаимоотношения водорослей, бактерий и простейших, очевидно, определяют течение продукционно-деструкционных процессов в водоемах. Несомненно, эти взаимоотношения очень многообразны. Цель настоящей работы – изучить механизм и количественную сторону взаимоотношений между упомянутыми организмами, а также выяснить, как эти взаимоотношения сказываются на деструкции растворенного органического вещества (РОВ), представляющей основную составную часть процессов самоочищения и формирования качества воды. Основным методом исследования послужил эксперимент на проточных культурах, как наиболее близких к природным условиям [13]. Одновременно разрабатывалась математическая модель процессов, происходящих в хеостате. Эта модель на следующем этапе исследования приобретала самостоятельное значение. Ее анализ и экспериментирование с нею на ЭВМ использованы для выявления общих закономерностей во взаимоотношениях между водорослями, бактериями и простейшими. Для расчета модели на ЭВМ необходимо знать величины различных параметров и коэффициентов, входящих в нее. Для этого на накопительных культурах указанных организмов были проведены краткосрочные эксперименты, в которых определяли значения скоростей их роста и питания, коэффициенты использования пищи на рост и другие необходимые величины.

Все эксперименты проводили с альгологически чистой культурой водоросли *Scenedesmus quadricauda* Breb. Трофический уровень бактерий был представлен их смешанной популяцией, полученной добавлением к культуре водорослей или к ее фильтрату небольшого количества воды из природного водоема, профильтрованной через мембранный фильтр для удаления водорослей и простейших. Из простейших брали инфузорию *Cydidium glaucoma* O.F.Müller, поддерживаемую на среде Чу-10 с молоком.

Для проточных и накопительных культур использовалась среда Чу-10, в которой в зависимости от задач эксперимента снижали содержание нитратного азота до величин, указанных ниже. В ряд вариантов добавлялась глюкоза. Культивирование проводилось в тер-

мостате при температуре 21 °С и при круглосуточной освещенности 7000 лк. Численность организмов и концентрация их сухого вещества определялись так же, как в предыдущей работе [8]. Численность организмов для удобства расчетов и составления баланса, как правило, переводилась в концентрацию сухого вещества. Особенности экспериментальной методики для различных разделов работы и схемы постановки опытов описаны ниже в соответствующих разделах.

Построение модели. Модель разрабатывалась на основе общепринятых биологических посылок в отношении зависимостей скоростей роста живых компонентов от концентраций лимитирующих субстратов и в принципе подобна описаным в литературе [1-4] и примененным нами ранее [6, 8]. Она имеет следующий вид:

$$\frac{dF}{dt} = \mu_F F - DF, \quad \mu_F = \hat{\mu}_F \frac{N}{K_{NF} + N};$$

$$\frac{dH}{dt} = \mu_H H - DH - \frac{\mu_P}{Y_P} P, \quad \mu_H = \hat{\mu}_H \min \left\{ \frac{N}{K_{NH} + N}, \frac{S}{K_{SH} + S} \right\};$$

$$\frac{dP}{dt} = \mu_P P - DP, \quad \mu_P = \hat{\mu}_P \frac{H - H_P}{K_{HP} + H - H_P};$$

$$\frac{dS}{dt} = (S_1 - S)D + r\mu_F F - \frac{\mu_H}{Y_H} H;$$

$$\frac{dN}{dt} = (N_1 - N)D + n \left( \frac{\mu_P}{Y_P} - \mu_P \right) P - n\mu_F F - n\mu_H H,$$

где  $F$  – концентрация сухого вещества водорослей,  $H$  – то же бактерий,  $P$  – то же простейших,  $N$  – концентрация растворенного азота в хемостате,  $N_1$  – то же в поступающей среде,  $S$  – концентрация РОВ в хемостате,  $S_1$  – то же в поступающей среде,  $D$  – скорость разбавления,  $\mu$  – удельные скорости роста организмов (индекс здесь и далее указывает на организм и субстрат соответственно принятым обозначениям),  $H_P$  – пороговая концентрация сухого вещества бактерий, ниже которой не происходит их потребление простейшими,  $n$  – доля азота в сухом веществе организмов,  $r$  – доля синтезированного водорослями органического вещества, выделяемого в среду,  $Y$  – коэффициент использования потребленной пищи на рост,  $t$  – время. Эти же обозначения принимаются далее.

Модель численно интегрировалась на ЭВМ „Минск-22“ как система конечноразностных уравнений.

Краткосрочные эксперименты с накопительными культурами. Одна серия таких экспериментов была проведена для определения зависимости удельной скорости роста водорослей ( $\mu_F$ ) от концентра-



ции нитратного азота ( N ). Использовалась среда, в которой концентрация азота была снижена для того, чтобы он был лимитирующим фактором роста водорослей. Опыты ставились в колбах с объемами культуры 100 мл. Готовились среды с заданными концентрациями азота. Затем все варианты инокулировались одинаковыми объемами исходной культуры водорослей, численность клеток в которой была заранее определена. Через некоторое время ( t ) определялась конечная численность водорослей ( F<sub>t</sub> ). Далее индексы „ 0 ” и „ t ” также обозначают значения компонентов в начале и конце опыта, т.е. через время t . Таким образом, начальная численность водорослей ( F<sub>0</sub> ) была во всех вариантах и повторностях одинаковой ( в таблицах средние величины и ошибки средних для F<sub>0</sub> не даны ).

При небольшой длительности экспериментов и соответственно малых изменениях концентрации азота удельную скорость роста водорослей для одного опыта можно считать постоянной. Рост накопительной культуры описывается уравнением

$$\frac{dF}{dt} = \mu_F F,$$

откуда

$$\mu_F = \frac{\lg F_t - \lg F_0}{t \lg e}.$$

Проводя опыты с различными концентрациями азота, можно получить соответствующие этим концентрациям величины скоростей роста водорослей и выяснить зависимость  $\mu_F$  от N на широком диапазоне изменений последнего. В литературе [16] предлагается зависимость  $\mu_F$  от N в форме уравнения Михаэлиса:

$$\mu_F = \hat{\mu}_F N / (K_N + N).$$

Нижеприведенные результаты краткосрочных экспериментов показали, что это уравнение подходило для нашего случая и позволило получить его параметры  $\hat{\mu}$  и K<sub>N</sub>. Эти параметры рассчитывались методом линейной регрессии исходя из того, что зависимость обратных величин линейная:

$$\frac{1}{\mu} = \frac{K_N}{\hat{\mu}} \left( \frac{1}{N} \right) + \frac{1}{\hat{\mu}}.$$

Данные экспериментов

N, мг N / л	F <sub>0</sub> , экз./мл	F <sub>t</sub> , экз./мл (M ± m)*	t, ч	μ <sub>F</sub> , ч <sup>-1</sup>
0.1	128	170.8 ± 6.9	28	0.0103
2.5	128	219.8 ± 10.3	28	0.0208
5.0	128	223.9 ± 10.7	24	0.0233

\* M — среднее трех повторностей, m — ошибка среднего.

позволили вычислить максимальные удельные скорости роста водорослей ( $\hat{\mu}_F$ ) и константы Михаэлиса ( $K_{NF}$ ).

$1/N$ , л/мг N	$1/\mu_F$ , ч	Уравнение регрессии	$\hat{\mu}_F$ , ч <sup>-1</sup>	$K_{NF}$ , мг N/л
10.0	97.1			
0.4	48.2	$\frac{1}{\mu_F} = 5.32 \frac{1}{N} + 43.93$	0.023	0.121
0.2	42.9			

Во второй серии краткосрочных экспериментов, применяя подобную же схему постановки опытов и тот же способ расчета, были определены максимальные удельные скорости роста бактерий ( $\hat{\mu}_H$ ) и константы Михаэлиса при росте на субстрате, лимитированном по азоту ( $K_{NH}$ ) и по РОВ ( $K_{SH}$ ). Для определения  $\mu_H$  и  $K_{NH}$  применялась среда с тремя различными концентрациями нитратного азота (0.05, 0.1 и 0.5 мг N/л), в которую, во все варианты, добавлялась глюкоза до концентрации в среде 25 мг/л. В опытах, поставленных для определения  $\mu_H$  и  $K_{SH}$ , концентрация азота во всех вариантах была одинаковой – 10 мг N/л, глюкозы – различной – 0.5, 1 и 5 мг/л. Из двух полученных величин  $\mu_H$  вычислялась средняя арифметическая, которая использовалась при расчете модели. На основе экспериментальных данных

$N$ , мг N/л	$N_0$ , млн. кл./мл	$N_t$ , млн. кл./мл ( $M \pm m$ )*	$t$ , ч	$\mu_H$ , ч <sup>-1</sup>
0.05	0.41	8.70±1.2	20	0.154
0.10	0.41	21.36±2.7	18	0.221
0.50	0.41	111.7±9.0	16	0.352

были вычислены максимальные удельные скорости роста бактерий ( $\hat{\mu}_H$ ) и константы Михаэлиса ( $K_{NH}$ ) при лимитировании роста азотом

$1/N$ , л/мг N	$1/\mu_H$ , ч	Уравнение регрессии	$\hat{\mu}_H$ , ч <sup>-1</sup>	$K_{NH}$ , мг/л
20	5.84			
10	4.52	$\frac{1}{\mu_H} = 0.16 \frac{1}{N} + 2.69$	0.371	0.078
2	2.80			

Результаты экспериментов при лимитировании роста концентрацией РОВ ( $S$ )

$S$ , мл/л	$N_0$ , млн.кл./мл	$N_t$ , млн.кл./мл ( $M \pm m$ ) <sup>*</sup>	$t$ , ч	$\mu_{H,1}$
0.5	0.36	5.80 $\pm$ 0.6	20	0.139
1.0	0.36	22.90 $\pm$ 1.9	18	0.230
5.0	0.36	91.3 $\pm$ 8.3	16	0.346

использовались для определения максимальных удельных скоростей роста бактерий ( $\hat{\mu}_H$ ) и констант Михаэлиса ( $K_{SH}$ ):

$1/S$ л/мг $S$	$1/\mu_H$ , ч	Уравнение регрессии	$\hat{\mu}_{H,1}$ ч <sup>-1</sup>	$K_{SH}$ , мг/л
2.0	1.20	$\frac{1}{\mu_H} = 2.41 \frac{1}{S} + 2.24$	0.446	1.079
1.0	4.34			
0.2	2.89			

Третья серия краткосрочных экспериментов была поставлена для определения максимальных удельных скоростей роста инфузорий ( $\hat{\mu}_P$ ) и констант полунасыщения ( $K_{HP}$ ) в уравнении Михаэлиса, которое, как указывается в литературе [10, 11], подходит для описания роста простейших на бактериальной пище. Кроме того, определялись скорости питания инфузорий и коэффициенты  $Y_P$ .

Для расчета скорости потребления бактерий применялся метод, учитывающий изменение численности бактерий и простейших в пределах одного опыта [7] и основанный на интегрировании системы дифференциальных уравнений

$$\left. \begin{aligned} \frac{dh}{dt} &= \mu_H h - \epsilon h P \\ \frac{dP}{dt} &= \mu_0 P \end{aligned} \right\}, \quad (1)$$

где  $h$  — численность (концентрация сухого вещества) бактерий в опыте (в присутствии простейших),  $\epsilon$  — коэффициент выедания.

Поскольку общая скорость выедания бактерий равна  $\epsilon h P$ , то определение удельной скорости питания простейших, равной  $\epsilon h$ , сводится при известной величине  $h$  к нахождению коэффициента  $\epsilon$ .

После интегрирования системы имеем

$$P_t = P_0 e^{\mu_P t},$$

$$\mu_H t + (1 - e^{\mu_P t}) \frac{\epsilon P_0}{\mu_P}$$

$$h_t = h_0 e^{\quad},$$

$$\lg h_t = \lg h_0 + \mu_H t \lg e + \left[ (1 - e^{\mu_P t}) P_0 \frac{\epsilon}{\mu_P} \right] \lg e, \quad (2)$$

откуда можно найти  $\epsilon$ , если известны  $\mu_H$  и  $\mu_P$ .

Для вычисления  $\mu_H$  брались контрольные культуры одних бактерий, которые получали отфильтровыванием простейших от их культуры с бактериями через фильтр (№ 6). В контроле концентрация сухого вещества бактерий описывается уравнением

$$\frac{dH}{dt} = \mu_H H,$$

откуда

$$\mu_H = \frac{\lg H_t - \lg H_0}{t \lg e}.$$

Подставив в (2) вместо  $P_0(1 - e^{\mu_P t})$  равное ему выражение  $P_0 - P_t$  и значение  $\mu_H$  из (3), после преобразований получим

$$\epsilon = \frac{(\lg h_t + \lg H_0 - \lg h_0 - \lg H_t) \mu_P}{(P_0 - P_t) \lg e}.$$

Если  $H_0 = h_0$  (что обычно и бывает в эксперименте и справедливо в нашем случае), тогда (после умножения числителя и знаменателя на -1)

$$\epsilon = \frac{(\lg H_t - \lg h_t) \mu_P}{(P_t - P_0) \lg e}.$$

Величина  $\mu_P$  находится интегрированием второго уравнения системы (1):

$$\mu_P = \frac{\lg P_t - \lg P_0}{t \lg e}.$$

Таким образом, коэффициент  $\epsilon$  легко определяется по измерениям количественных значений организмов в контроле и опыте в начале и в конце эксперимента. По этим данным (табл. 1) рассчитывались удельные скорости роста и питания простейших (табл. 2).

Величины удельных скоростей питания и роста простейших считались соответствующими средним значениям бактерий в опыте  $\bar{h} = (h_0 + h_t)/2$ , поэтому коэффициент  $Y_P$  рассчитывался как отношение  $\mu_P / \epsilon \bar{h}$ .

Т а б л и ц а 1

Исходные данные экспериментов по определению параметров роста и питания простейших

Номер опыта	Вариант эксперимента	$H_0, h_0,$ мг/л	$H_t, h_t, \text{мг/л}$	$P_0,$ мг/л	$P_t, \text{мг/л}$	$t, \text{ч}$
			$M \pm m$		$M \pm m$	
1	Контроль	1.7	$18.7 \pm 0.6$	0	$0 \pm 0$	24
	Опыт	1.7	$2.9 \pm 0.1$	0.91	$2.35 \pm 0.1$	24
2	Контроль	6.9	$22.1 \pm 1.0$	0	$0 \pm 0$	16
	Опыт	6.9	$6.5 \pm 0.3$	1.20	$3.92 \pm 0.2$	16
3	Контроль	19.6	$53.7 \pm 3.1$	0	$0 \pm 0$	16
	Опыт	19.6	$13.2 \pm 0.9$	0.73	$6.72 \pm 0.4$	16

Т а б л и ц а 2

Определение удельных скоростей роста и питания простейших

Номер опыта	$\bar{h},$ мг/л	$\epsilon,$ л/(мг·ч)	$\epsilon \bar{h},$ ч <sup>-1</sup>	$\mu_P,$ ч <sup>-1</sup>	$Y_P^*$
1	2.3	0.050	0.116	0.039	0.34
2	6.7	0.033	0.224	0.074	0.33
3	16.4	0.032	0.533	0.139	0.26

\* Для расчета модели бралась средняя величина  $Y_P$ , равная 0.31.

Далее, анализируя регрессию  $1/\mu_P$  по  $1/\bar{h}$ , находим параметры уравнения Михаэлиса:

$1/\bar{h},$ л/мг	$1/\mu_P,$ ч	Уравнение регрессии	$\hat{\mu}_P,$ ч <sup>-1</sup>	$K_{HP},$ мг/л
0.435	25.3	$\frac{1}{\mu_P} = 46.67 \frac{1}{\bar{h}} + 5.30$	0.188	8.8
0.149	13.5			
0.609	7.2			

Так, в краткосрочных экспериментах с накопительными культурами были определены основные параметры, необходимые для расчета математической модели; некоторые из них были взяты из литературных источников (табл. 3).

Эксперименты на проточных культурах проводились на проточной установке типа хемостат при скорости разбавления ( $D$ ), равной  $0.003 \text{ ч}^{-1}$ , по схеме (табл. 4). Методика описана ранее [8, 8]. Чтобы выявить роль простейших в изучаемой системе, часть экспериментов проводилась без них и служила контролем.

Т а б л и ц а 3

Численные значения параметров математической модели

Параметр	Значение	Размерность	Литературный источник
$\hat{\mu}_F$	0.023	$ч^{-1}$	Наши данные
$K_{NF}$	0.121	мг N/л	" "
$\hat{\mu}_H$	0.408	$ч^{-1}$	" "
$K_{NH}$	0.078	мг N/л	" "
$K_{SH}$	1.079	мг/л	" "
$\hat{\mu}_P$	0.188	$ч^{-1}$	" "
$K_{HP}$	8.8	мг/л	" "
$Y_P$	0.31	Безразмерная	" "
$Y_H$	0.5	"	[11]
$n$	0.098	"	[8]
$r$	0.3	"	[5]
$N_P$	0.2	мг/л	[10]

Т а б л и ц а 4

Схема опытов на проточных культурах

Серия	Условия	Номер	Вариант	Организмы
I	$N_1 = 1.5$ мг N/л без глюкозы ( $S_1 = 0$ )	1	Контроль	Водоросли + + бактерии
		2	Опыт	Водоросли + + бактерии + + простейшие
II	$N_1 = 1.5$ мг N/л с глюкозой ( $S_1 = 10$ мг/л)	3	Контроль	Водоросли + + бактерии
		4	Опыт	Водоросли + + бактерии + + простейшие
III	$N_1 = 0.5$ мг N/л с глюкозой ( $S_1 = 10$ мг/л)	5	Контроль	Водоросли + + бактерии
		6	Опыт	Водоросли + + бактерии + + простейшие

Определение значений живых компонентов проводилось через 48 ч. По экспериментальным данным строились кривые на рис. 1. Они сравнивались с кривыми, построенными по расчетам математической модели. Сравнение их показывает, что модель в основном правильно описывает происходящие в культурах процессы и, следовательно, анализ модели и экспериментирование с нею на ЭВМ могут быть применены для выявления закономерностей взаимоотношений в изучаемой системе.

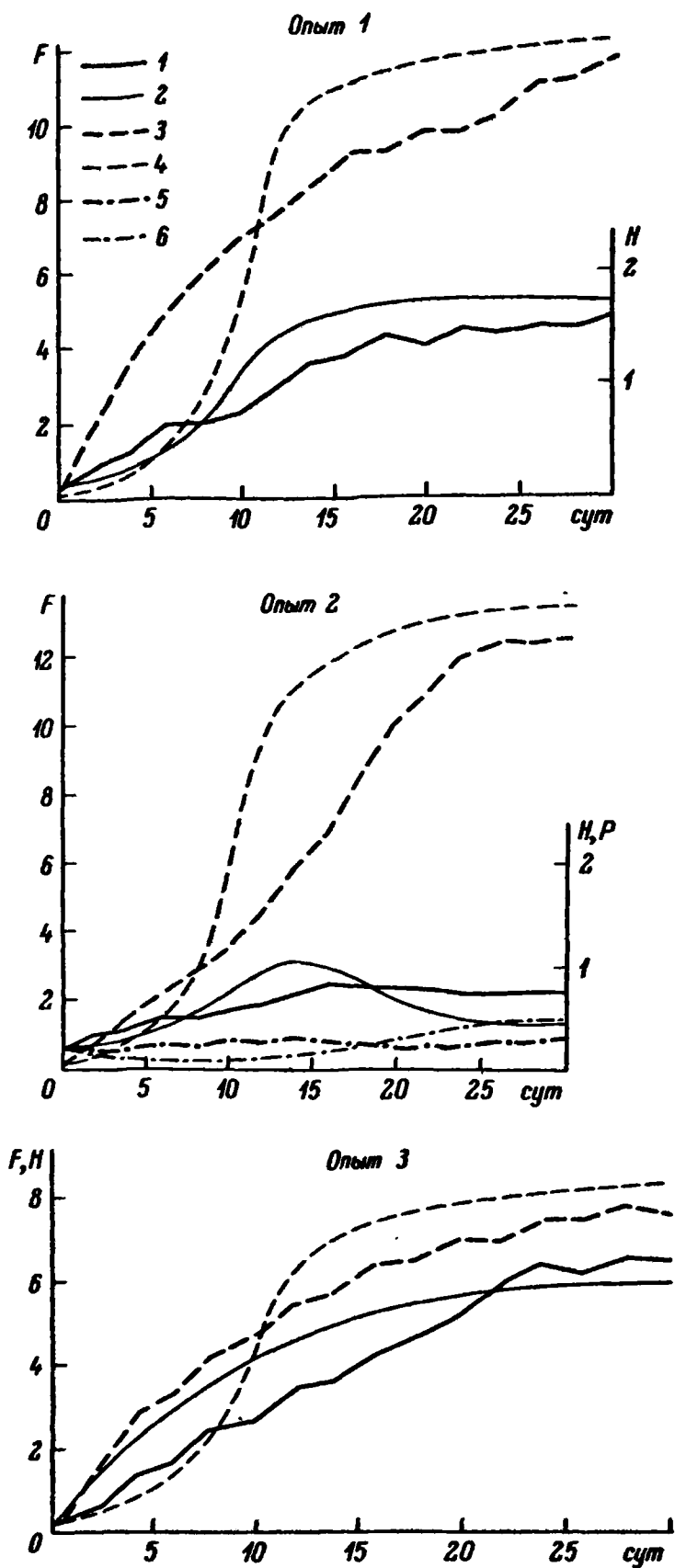


Рис. 1. Изменение во времени значений компонентов в разных опытах.

1 – бактерии, экспериментальная кривая; 2 – то же, расчетная кривая; 3 – водоросли, экспериментальная кривая; 4 – то же, расчетная кривая; 5 – простейшие, экспериментальная кривая; 6 – то же, расчетная кривая. По оси ординат – биомасса водорослей ( F ), биомасса простейших ( P ) и бактерий ( H ), мг сухой массы/л.

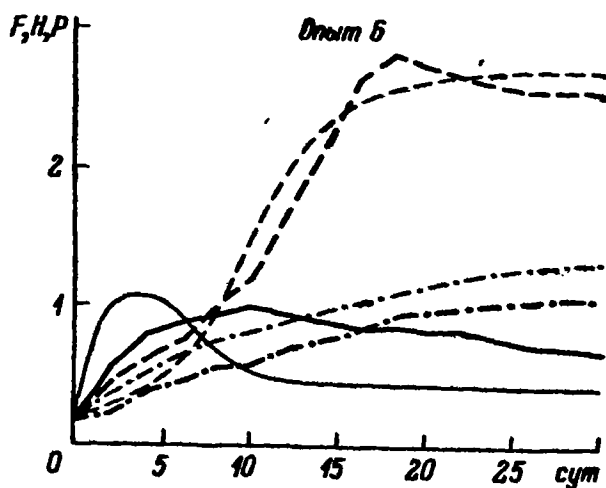
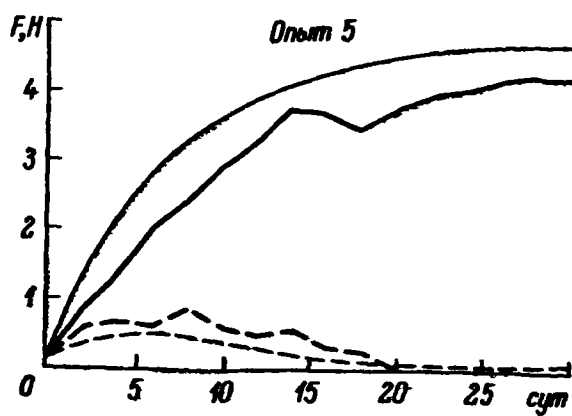
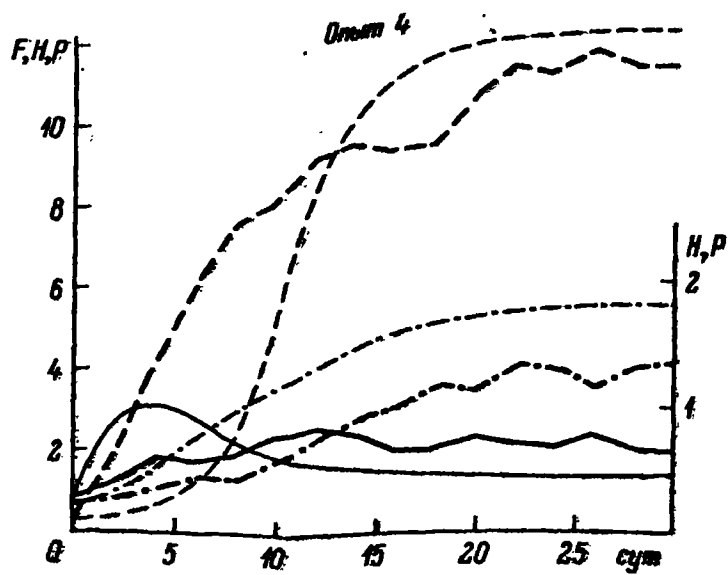


Рис. 1 (продолжение).

Как показывают эксперименты первой серии опытов (рис. 1), водоросли и бактерии хорошо развиваются вместе при достаточном поступлении азота извне и без поступления РОВ. При этом водоросли являются для бактерий поставщиком пищевого субстрата, т.е. РОВ. Возникает устойчивая система продуцентов и редуцентов, конкуренция за биогены здесь не имеет решающего значения, так как их достаточно. Добавление простейших в систему вызывает значительное снижение численности бактерий и некоторое повышение количества водорослей.



В экспериментах второй серии опытов при добавлении в среду органического вещества и при том же уровне азота, что и в опытах 1 и 2, наблюдается уже иная картина взаимоотношений организмов. Здесь в контроле бактерии достигают большего, а водоросли меньшего развития, чем в опыте. Очевидно, более интенсивное развитие бактерий в результате добавления РОВ вызывает (при конкуренции за растворенный азот) подавление водорослей. В присутствии простейших при этих условиях наблюдается большая, чем в опыте 2, стимуляция водорослей и более сильное подавление бактерий.

Наиболее четко выраженное влияние простейших на взаимоотношение водорослей и бактерий проявляется при поступлении РОВ извне и при низкой концентрации азота в поступающей среде (опыты 5 и 6). В контроле конкуренция за биогены при их недостатке приводит к вытеснению водорослей бактериями (рис. 1). В присутствии же простейших наблюдается устойчивое сосуществование бактерий и водорослей, причем водоросли достигают довольно высокой биомассы, а бактерии существенно подавляются. В литературе [14] на основании наблюдений в природе высказывалось предположение, что „хищник“ может стабилизировать систему из двух конкурирующих „жертв“, подавляя более сильного конкурента. Позднее [12, 15] теоретически была показана возможность существования конкурирующих популяций в присутствии „хищника“. Затем эта возможность, реализуемая по принципу подавления более сильного конкурента, неоднократно подтверждалась в теоретических работах Н.С. Абросова и Б.Г. Коврова [1-4]. Но в наших опытах снижение количества бактерий не обязательно могло означать их подавления, т.е. снижения их роли в процессах самоочищения.

Для выяснения этого по экспериментальным и расчетным данным были вычислены величины продукции водорослей и бактериальной деструкции РОВ в контрольных и опытных вариантах. Продукция и деструкция органического вещества вычислялись по математическим моделям как  $\mu_F F (1+r)$  и  $\mu_H H / Y_H$  соответственно. При этом брались фактические величины биомассы водорослей и бактерий на стационарном состоянии в эксперименте. Как показывают результаты расчетов (табл. 5), простейшие во всех вариантах опытов стимулировали продукцию органического вещества водорослями. Но при этом они одновременно ускоряли и деструкцию РОВ бактериями, т.е. способствовали самоочищению. Истинное подавление бактерий (снижение их биомассы и деструкции ими РОВ) наблюдалось лишь в экспериментах второй серии при обеспеченности минеральным и органическим питанием, т.е. в условиях, редко реализуемых в природных водоемах.

Поскольку модель обнаружила хорошее соответствие с экспериментом, для дальнейшего исследования взаимоотношений водорослей, бактерий и простейших было применено экспериментирование с моделью на ЭВМ. Для этого рассчитывались значения живых компонентов на стационарном режиме (через 720 ч после начала работы проточной системы) при различных концентрациях нитратного азота (от 0,5 до 2,0 мг N/л) и различном содержании РОВ (от

Т а б л и ц а 5

Продукция и деструкция органического вещества,  
мг сухой массы/(л·сут), в стационарных опытах

Серия	Вариант	Продукция	Деструкция
I	Контроль	1.70	0.38
	Опыт	1.87	1.18
II	Контроль	1.13	1.53
	Опыт	1.73	1.32
III	Контроль	0	0.96
	Опыт	0.38	2.74

0 до 20 мг/л) в поступающей среде. По результатам расчетов анализировались степень стимуляции водорослей и подавления бактерий простейшими, а также величина круговорота азота, осуществляемого простейшими в зависимости от основных условий окружающей среды, т.е. концентрации биогенов и РОВ.

Степень стимуляции водорослей как функции двух переменных  $N_1$  и  $S_1$  представлена на рис. 2. Стимуляция водорослей простейшими определялась как  $(F_{оп} - F_K) / F_K$ , где  $F_{оп}$  — биомасса водорослей на стационарном режиме в опыте,  $F_K$  — то же в контроле. Эта величина представляет собой относительное превышение биомассы водорослей в опыте по сравнению с контролем. Она более показательная, чем абсолютное превышение, так как в различных сериях экспериментов биомасса водорослей в контроле и опыте колебалась от 20 до 0,5 мг сухой массы/л и малые абсолютные превышения при малых биомассах все же свидетельствуют о сильной стимуляции и наоборот. Как видно на графике (рис. 2), без поступления органического вещества извне ( $S = 0$ ) стимуляция водорослей простейшими возрастает при увеличении концентрации растворенного азота. И наоборот, при поступлении органического вещества извне стимуляция водорослей заметно проявляется при уменьшении концентрации азота. Самая сильная стимуляция наблюдается в областях высоких концентраций РОВ и малых концентраций  $N$ , причем наибольшая крутизна поверхности  $(F_{оп} - F_K) / F_K = f(S, N)$  приходится на минимальное значение  $N$ , равное 0,5 мг  $N$ /л. Это означает, что при малом содержании  $N$  малейшее возрастание концентраций РОВ сильно увеличивает роль простейших в стимуляции ими водорослей.

Для объяснения такой картины взаимоотношений были построены графики подавления бактерий простейшими и круговорота (регенерации) азота в присутствии простейших в зависимости от концентрации РОВ и азота. Относительное (по аналогии с относительной стимуляцией водорослей) подавление бактерий  $(H_K - H_{оп}) / H_{оп}$  представлено на рис. 3, где  $H_K$  — биомасса бактерий в контроле,  $H_{оп}$  — то же в опыте, как функция переменных  $S$  и  $N$ . При всех значе-

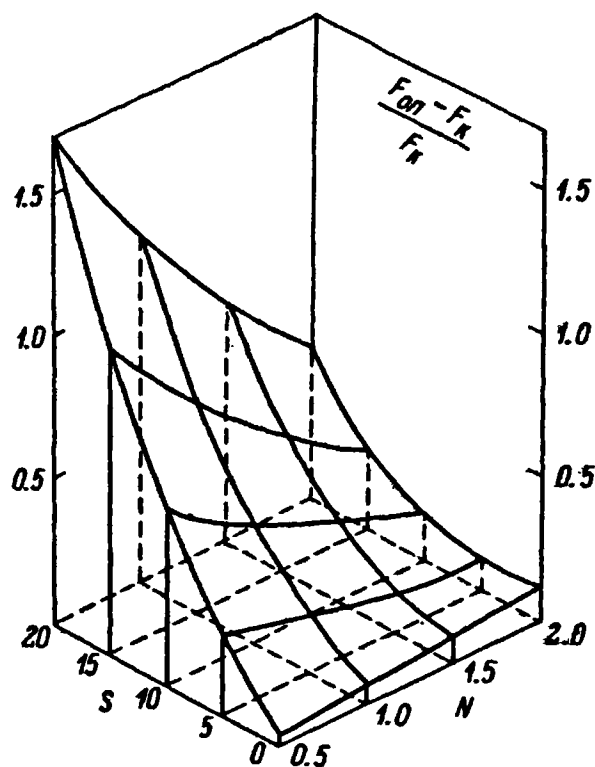


Рис. 2. Стимуляция водорослей простейшими в зависимости от условий среды.

По вертикальной оси — относительное превышение биомассы водорослей в опыте (безразмерная), по горизонтальным осям — концентрации РОВ ( $S$ ) и  $N$ , мг/л.

ниях  $S$ , от 0 до 20 мг/л, подавление бактерий усиливается с возрастанием концентрации растворенного азота. Это соответствует нашему более раннему наблюдению [9], согласно которому при благоприятных для бактерий условиях простейшие могут лишь подавлять развитие бактерий путем их выедания. Максимальное снижение биомассы бактерий наблюдается при самых высоких значениях  $S$  и  $N$ , тогда как наибольшая стимуляция водорослей происходит при высоких значениях  $S$  и низких  $N$  (рис. 2). Следовательно, увеличение биомассы водорослей в присутствии простейших происходит не только за счет (и в основном не за счет) подавления бактерий как конкурента водорослей за биогены.

Сравнение графиков на рис. 2 и 4 раскрывает и другую, очевидно, основную причину более интенсивного развития водорослей в присутствии простейших. На рис. 4 представлена величина регенерации азота простейшими, приходящаяся на единицу биомассы водорослей. Для удобства изображения поверхности начало координат находится на рис. 4 не в ближайшей к зрителю точке, как на рис. 2 и 3, а справа. Характер поверхностей на рис. 2 и 4 показывает, что существует четкая корреляция между стимуляцией водорослей и величиной круговорота азота, осуществляемой простейшими. Наибольшая стимуляция развития водорослей наблюдается при наибольшей величине круговорота азота в условиях низких концентраций последнего и вы-

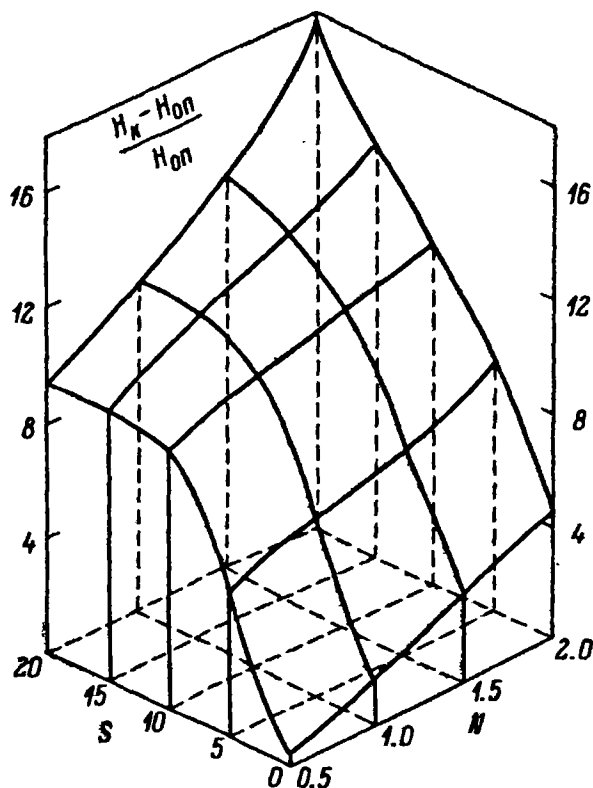


Рис. 3. Подавление бактерий простейшими в зависимости от условий среды.

По вертикальной оси — относительное превышение биомассы водорослей в контроле (безразмерная). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

соких концентраций РОВ, т.е. тогда, когда азот быстро потребляется бактериями на разрушение поступающего РОВ и его регенерация простейшими очень важна для водорослей и бактерий. Поэтому при этих условиях подавление бактерий относительно слабое (меньше, чем при  $N = 2$  и  $S = 20$ ).

Таким образом, эксперименты на проточных культурах и изучение их моделей с помощью ЭВМ выявили некоторые закономерности взаимоотношений в системе водоросли-бактерии-простейшие и роль отдельных звеньев этой системы в процессах самоочищения. Бактерии и водоросли устойчиво сосуществуют при всех условиях среды, кроме случаев с высокими концентрациями РОВ и низкими концентрациями биогенов. Тогда интенсивный рост бактерий за счет РОВ ведет к быстрому истощению биогенов и, как следствие, к вытеснению водорослей, которым биогены необходимы для роста. Добавление простейших стабилизирует эту систему. В общем случае простейшие, не питающиеся водорослями, всегда стимулируют развитие водорослей в их сообществе с бактериями. Эта стимуляция происходит за счет двух причин. Первая заключается в подавлении простейшими бактерий, конкурента водорослей за биогены, и проявляется при особенно благоприятных для бактерий условиях (высокие концентрации РОВ и биогенов). Вторая, и скорее всего основная

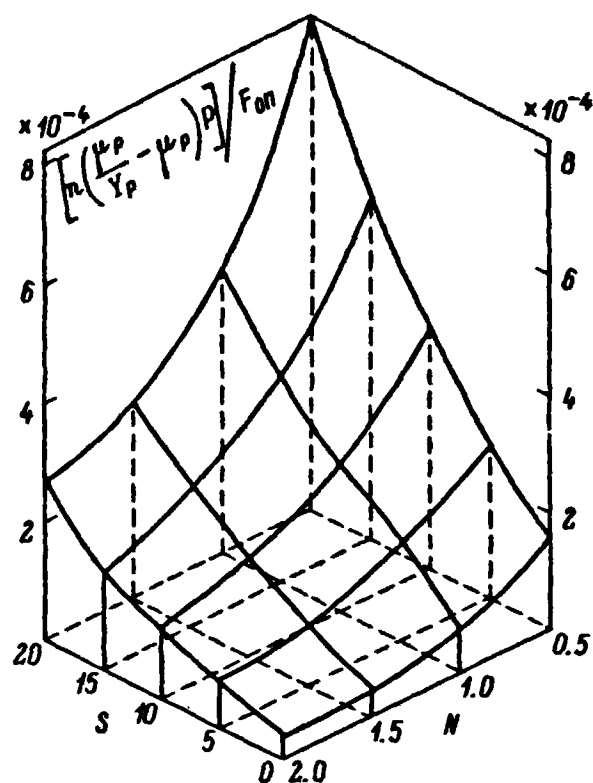


Рис. 4. Регенерация азота простейшими в зависимости от условий.

По вертикальной оси – отношение скорости выделения азота простейшими к биомассе водорослей в опыте,  $\mu/(\text{мг} \cdot \text{ч})$ . Обозначение горизонтальных осей то же, что и на рис. 2.

причина – ускорение круговорота биогенов простейшими. Она проявляется при всех условиях, но особенно существенна при низких концентрациях биогенов и при поступлении РОВ из внешнего источника.

Ситуации, рассмотренные в различных сериях опытов, могут практически по-разному реализоваться в природных водоемах и водоочистных объектах. Условия экспериментов первой серии опытов близки к условиям водоемов, подвергающихся евтрофированию за счет поступления в них биогенов. В этих условиях система водоросли–бактерии–простейшие активно участвует в процессе самоочищения за счет того, что простейшие ускоряют деструкцию РОВ бактериями, почти не влияя на первичную продукцию водорослей.

Вторая серия опытов по условиям близка к очистным сооружениям, принимающим стоки, содержащие не только биогены, но и органическое вещество. В этой ситуации в отношении деструкции РОВ лучше работает система водоросли–бактерии, так как простейшие при этом лишь уменьшают численность бактерий, не повышая их активности, поскольку условия для бактерий благоприятны и простейшие не могут их далее улучшить.

В природе существует ряд водоемов, в которые поступает аллохтонное органическое вещество и в которых процессы первичного продуцирования и деструкции органического вещества лимитируются концентрацией биогенов. Обычно такими водоемами являются водо–

хранилища. В них взаимоотношения между водорослями, бактериями и простейшими, очевидно, складываются так же, как и в экспериментах третьей серии опытов, т.е. присутствие простейших ускоряет и первичную продукцию водорослей фитопланктона, и деструкцию бактериями РОВ. При этом обеспечивается превышение деструкции органического вещества над его продукцией, что определяет эффективное самоочищение водоема.

## Л и т е р а т у р а

1. А б р о с о в Н.С. Теоретические исследования механизма регуляции видовой структуры сообщества автотрофных организмов // Экология. 1975. Т. 6. С. 5-14.
2. А б р о с о в Н.С. К теории трофической конкуренции // Анализ динамики роста биологических объектов. М., 1978. С. 38-48.
3. А б р о с о в Н.С., К о в р о в Б.Г. Условия трофической совместимости конкурирующих видов // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980. С. 8-11.
4. А б р о с о в Н.С., К о в р о в Б.Г. О трофической совместимости и устойчивости сосуществования конкурирующих видов // Исследования динамики роста организмов. Новосибирск, 1981. С. 9-16.
5. Б у л ь о н В.В. Внеклеточная продукция фитопланктона // Успехи соврем. биологии. 1977. Т. 84, № 2(5). С. 294-304.
6. У м о р и н П.П. Взаимоотношения бактерий и жгутиконосцев при разрушении органического вещества // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 6. С. 831-835.
7. У м о р и н П.П. Экспериментальное изучение скорости питания простейших бактериями // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев, 1980. С. 168-178.
8. У м о р и н П.П. Изучение взаимоотношений водорослей и бактерий в проточной культуре // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 6. С. 907-919.
9. У м о р и н П.П., К л а й н Н.П. Влияние простейших на разрушение органического вещества бактериями // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 4. С. 573-580.
10. C a n a l e R.P., L u s t i g T.D., K e h r b e r g e r P.M., S a l o J.E. Experimental and mathematical modelling studies of protozoan predation on bacteria // Biotechnol., Bioeng. 1973. Vol. 15, N 4. P. 707-728.
11. C u r d s C.R. A computer simulation study of predator-prey relationships in a single-stage continuous culture system // Water Res. 1971. Vol. 5, N 10. P. 793-812.

12. C u r d s C.R. Computer simulation of some complex microbial food chains // Water Res. 1974. Vol. 8, N 10. P. 769-780.
13. J a n n a s h H.W. Steady state and the chemostat in ecology // Limnol., Oceanogr. 1974. Vol. 19, N 4. P. 716-720.
14. P a i n e R.T. Food web complexity and species diversity // Amer. Natur. 1966. Vol. 100. P. 65-75.
15. P a r r i s h J.D., S a i l a S.B. Interspecific competition, predation and specific diversity // J. Theor. Biol. 1970. Vol. 27. P. 207-220.
16. S t e e m a n - N i e l s e n E. Growth of plankton algae as a function of N-concentration measured by means of batch technique // Mar. Biol. 1978. Vol. 46, N 3. P. 185-189.

## ФАУНА ТУРБЕЛЛЯРИЙ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Сведения о фауне турбеллярий внутренних водоемов европейской части СССР далеко не полны. Даже для многих крупных водоемов, гидрофауна которых хорошо изучена, отсутствуют данные о видовом составе и численности ресничных червей. Между тем турбеллярии, развиваясь в значительных количествах, играют важную роль в пресноводных экосистемах. В настоящем сообщении приводятся результаты исследования фауны ресничных червей Иваньковского водохранилища.

Сбор материала проводился в течение вегетационного периода 1983 г. на 11 стандартных станциях Волжского, Иваньковского и Шошинского плёсов (рис. 1). Все станции располагались в мелководной зоне с глубинами до 1 м. Выбор их на заросшем мелководье определялся прежде всего тем, что именно зарослевые ценозы благоприятны для обитания ресничных червей. Кроме того, обширные мелководья составляют почти половину (48%) акватории данного водохранилища, а заросли водной растительности – 24%, что позволяет считать их типичными биотопами водоема [1]. На каждой станции отбирались качественные и количественные пробы. Через газ № 43 фильтровали 50 л воды, взятой после предварительного перемешивания водной толщи в зарослях. Живые турбеллярии отлавливались и просчитывались сразу же после отбора пробы. Всего собрано и обработано 40 количественных проб. Фаунистическое сходство оценивалось по формуле Серенсона: 
$$C = \frac{d \cdot 100}{(\alpha + b) - d}$$
, где  $d$  – число общих видов,  $\alpha$ ,  $b$  – число видов в одном и другом сообществе.

В фауне турбеллярий водохранилища зарегистрировано 47 видов. Весной, при прогреве воды в прибрежье до 15 °С, фауна турбеллярий довольно разнообразна – 33 вида. Наиболее богаты хорошо прогреваемые участки пойменных лугов и заросшие защищенные мелководья Иваньковского плёса (ст. 1-6, рис. 2, В). Для этих мест обычны и многочисленны *Bothromesostoma essenii*, *Gyratrix hermaphroditus*, *Macrostomum distinguendum*, *Mesostoma lingua* (см. таблицу). Так, средняя численность *M. lingua* и *Bothromesostoma essenii* в этот период составила по 0,4 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а поскольку мезостомы крупнее остальных видов, то основная доля общей биомассы приходится на них. На от-





Фауна ресничных червей Ивановского водохранилища

Вид	Май	Август	Октябрь
<i>Stenostomum unicolor</i>	+	—	—
<i>S. leucops</i>	+	+	+
<i>Microstomum lineare</i>	+	+	+
<i>Macrostomum distinguendum</i>	+	+	—
<i>M. rostratum</i>	—	+	+
<i>M. tuba*</i>	—	+	—
<i>Prorhynchus stagnalis</i>	+	—	+
<i>Otomesostoma auditivum</i>	—	+	—
<i>Microdalyellia armigera</i>	+	+	—
<i>M. brevispina</i>	+	—	—
<i>M. brevimana</i>	+	+	—
<i>M. picta</i>	+	—	—
<i>M. rossi</i>	+	+	—
<i>M. microphthalma</i>	—	+	—
<i>M. fusca</i>	—	+	—
<i>M. fairchildi</i>	—	+	—
<i>M. nanella</i>	—	+	—
<i>Dalyellia penicilla</i>	+	—	—
<i>Castrella truncata</i>	+	+	+
<i>Gieysztorina cuspidata</i>	+	—	+
<i>G. rubra</i>	+	—	—
<i>G. infundibuliformis</i>	+	—	—
<i>G. expedita</i>	—	+	—
<i>Castrada viridis</i>	+	+	—
<i>C. hofmanii</i>	+	+	—
<i>C. affinis*</i>	+	—	—
<i>C. borealis</i>	+	+	—
<i>C. lanceola</i>	—	+	—
<i>Tetracelis marmorosa</i>	—	+	+
<i>Strongylostoma simplex</i>	—	+	—
<i>S. radiatum</i>	—	+	—
<i>Olisthanella truncula</i>	+	+	—
<i>Mesostoma lingua</i>	+	+	+
<i>M. platygastrium*</i>	+	—	—
<i>M. rhynchotum*</i>	+	—	—
<i>M. ehrenbergii</i>	+	—	—
<i>Bothromesostoma essenii</i>	+	+	+
<i>B. personatum</i>	+	—	—
<i>Phaenocora typhlops</i>	+	—	+
<i>P. rufodorsata</i>	—	+	+
<i>P. unipunctata</i>	+	—	—
<i>Opisthomus arsenii</i>	—	+	—
<i>Gyratrix hermaphroditus</i>	+	+	+
<i>Polycelis</i> sp.	+	—	—

Т а б л и ц а (продолжение)

Вид	Май	Август	Октябрь
<i>Planaria torva</i>	+	+	-
<i>Dendrocoelum lacteum</i>	+	-	-
<i>Dendrocoelum sp.</i>	+	-	-

\* Виды, впервые встреченные в бассейне Волги.

резко уменьшилась (до  $0,4 \text{ г/м}^3$ ) в результате частичного выпадения из фауны крупных мезостом. Количественно превалировали *Microstomum lineare* и *Macrostomum tuba*. Большой процент биомассы приходился на крупные особи *Bothromesostoma essenii*. По численности доминировал *Microstomum lineare*, но из-за мел-

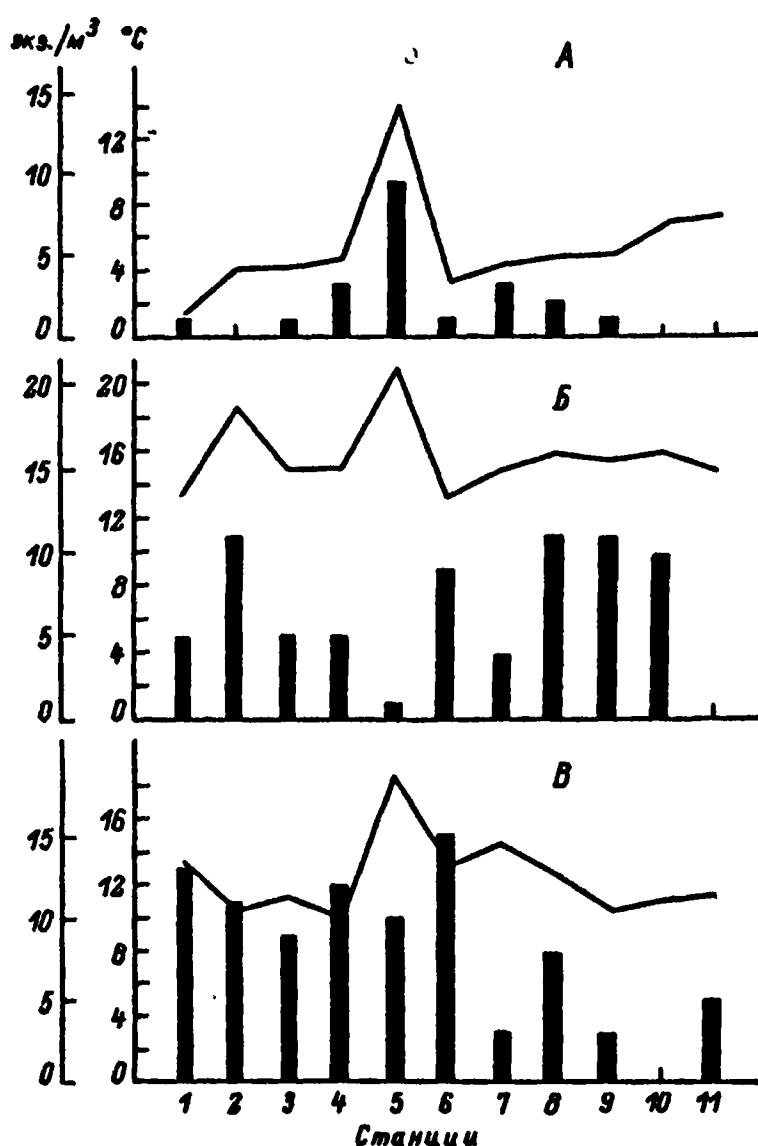


Рис. 2. Температурный режим и видовое разнообразие турбеллярий.

А - осень; Б - лето; В - весна. Столбцы - число видов; ломаная линия - температура.

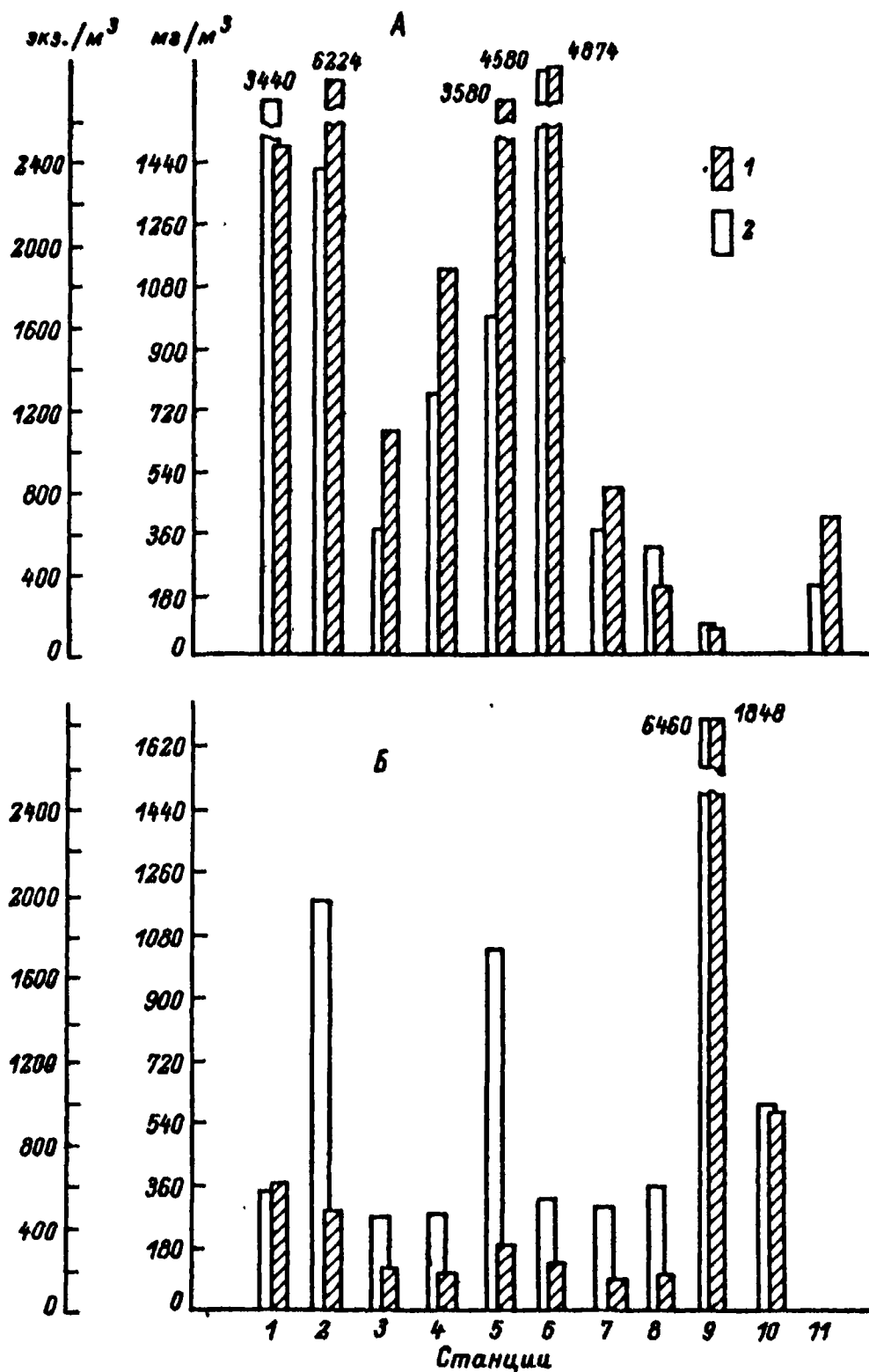


Рис. 3. Численность (2) и биомасса (1) турбеллярий в разные сезоны года.

А - весна; Б - лето; В - осень.

ких размеров его доля в общей биомассе червей была незначительной. Максимальная численность червей отмечена на ст. 9, где в большом количестве присутствовал *M. lineare* (рис. 3, Б). В Мошковичском заливе, в зоне сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС,

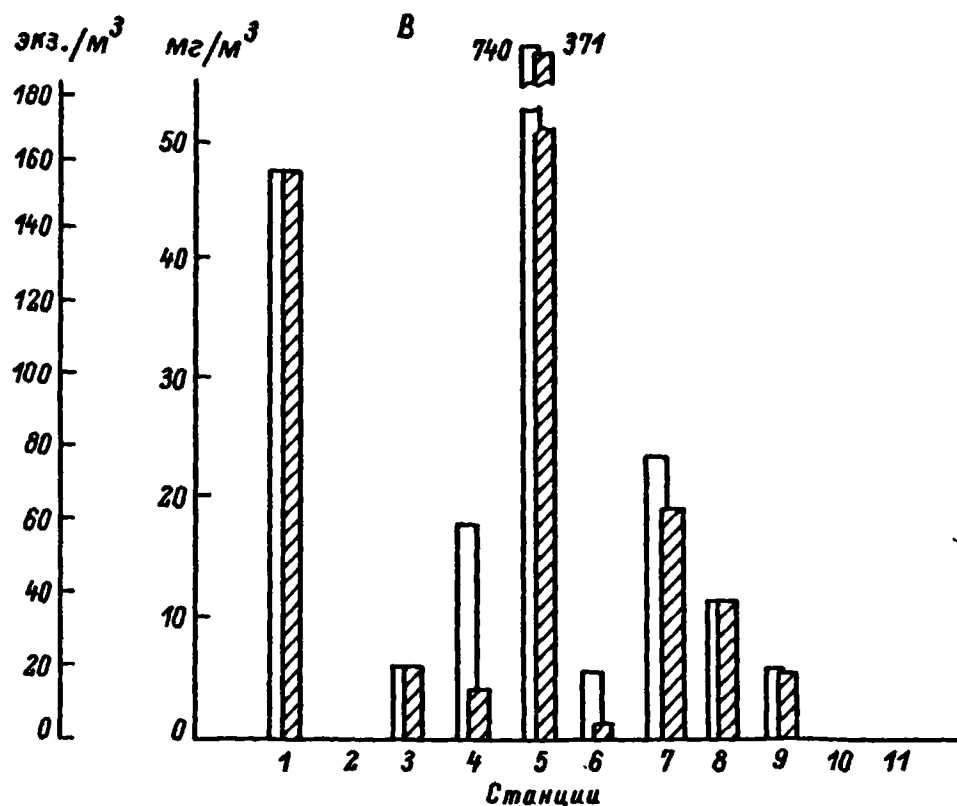


Рис. 3 (продолжение).

фауна турбеллярий представляла собой монокультуру теплолюбивой формы *Macrostomum tuba* (рис. 2, Б) с довольно высокой численностью особей (рис. 3, Б). Летние ценозы турбеллярий на станциях разнообразны, в большинство из них входили разные виды рода *Microdalyellia*, в связи с чем коэффициент фаунистического сходства невелик (максимум 43%).

Осенью при понижении температуры воды в водоеме наблюдалось резкое обеднение фауны турбеллярий (рис. 2, А). На некоторых станциях (ст. 2, 10, 11) ресничные черви обнаружены не были, на остальных в состав фауны входили 1–4 вида: *Microstomum lineare*, *Tetracelis marmorosa*, *Stenostomum leucops* и *Prorhynchus stagnalis*. Последний вид можно считать холодолюбивым, поскольку он зарегистрирован в водохранилище лишь в весенний и осенний периоды при низких температурах воды. Лишь в Мошковичском заливе, где температура воды оставалась относительно высокой ( $14^{\circ}\text{C}$ ), сохранились летние формы: *Mesostoma lingua*, *Bothromesostoma essenii*, виды рода *Phaenocora* с довольно высокими общими численностью и биомассой (соответственно  $0.7$  тыс. экз./м<sup>3</sup> и  $0.4$  г/м<sup>3</sup>). На других станциях водоема количество турбеллярий значительно уменьшилось (рис. 3, В). Из-за бедности видового состава показатель фаунистического сходства червей между отдельными станциями равнялся нулю либо фауна была идентична ( $s = 100\%$ ) той, которая наблюдалась на ст. 1 и ст. 3, где зарегистрирован только один вид – *Tetracelis marmorosa*.

Итак, в Ивановском водохранилище максимальная численность ресничных червей отмечена в весенне-летний период. Осенью наблюдается резкое обеднение фауны турбеллярий, появляются холодолюбивые виды. В Мошковичском заливе, где высокая температура летом угнетает развитие турбеллярий, осенью искусственный подогрев воды продлевает существование теплолюбивых червей.

#### Л и т е р а т у р а

1. И в а н ь к о в с к о е    водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.

ВИДЫ РОДА *MONHYSTERA* BASTIAN, 1865  
ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ  
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

В 1981 г. венгерским нематодологом Андраши произведена ревизия рода *Monhystera*, группы свободноживущих водных и почвенных форм нематод [2]. В собственно род *Monhystera* им включены пресноводные и солоноватоводные виды нематод, характеризующиеся относительно крупными отверстиями амфидов, расположенными вблизи переднего края головы, наличием у большинства видов в полости тела биокристаллов и паренхимных глазков. Род объединяет 7 видов. Из них, по данным Андраши, в водоемах Советского Союза зарегистрированы 5: *M.stagnalis* Bastian, *M.paludicola* de Man, *M.uncispiculata* Gagarin, *M.wangi* Wu et Hoeppli и *M.africana* Andrassy. Присутствие последнего вида на территории Советского Союза сомнительно. Во-первых, вид описан сравнительно недавно (в 1964 г.) из водоемов Кении и был вторично зарегистрирован только на юге Индии. Во-вторых, не известен литературный источник, из которого взяты данные о нахождении вида на территории СССР. В своей сводке Андраши не приводит ни названия водоема, где вид был найден в Советском Союзе, ни фамилии исследователя, его обнаружившего.

Виды рода *Monhystera* морфологически схожи. Самцов еще можно различить по строению их полового аппарата. Самки же практически неразличимы. В связи с этим на имеющемся большом материале предпринята попытка выявить достаточно четкие дифференциальные признаки видов данного рода, обитающих в водоемах европейской части СССР, и определить размах их внутривидовой изменчивости.

Материал состоял из 56 проб нематод, собранных на 18 водоемах разного типа (озера, водохранилища, речки, пруды, временные мелкие водоемы), причем на водохранилищах (Рыбинское, Иваньковское) пробы отобраны на нескольких станциях, расположенных в разных местах водоема.

Внутривидовая изменчивость изучалась на основе анализа 13 пластических морфологических признаков у самок и 10 у самцов. В их число входило 5 индексов формулы де Мана:  $L$  — общая длина

тела, мм;  $\alpha$  — отношение длины тела к наибольшей его ширине;  $b$  — отношение длины тела к длине пищевода;  $c$  — отношение длины тела к длине хвоста;  $V$  — отношение длины тела самки от переднего конца тела до полового отверстия к общей длине тела, выраженное в процентах. Кроме того, использовалось несколько наиболее употребляемых при описании нематод относительных и абсолютных признаков:  $\frac{L}{n-V}$  — отношение общей длины тела к отрезку тела от конца пищевода до полового отверстия у самок;  $\frac{L}{V-A}$  — отношение общей длины тела к отрезку тела от полового отверстия до анального отверстия у самок;  $K$  — отношение ширины губ к длине тела от переднего конца тела до отверстия амфидов;  $M$  — отношение отрезка тела от его переднего конца до отверстия амфидов к диаметру отверстия амфидов;  $V-A$  — длина тела у самок от полового отверстия до анального отверстия, мкм;  $X$  — длина хвоста, мкм;  $\frac{V-A}{X}$  — отношение длины тела самок от полового до анального отверстия к длине хвоста;  $N$  — отношение длины хвоста самцов к диаметру тела в анальной части;  $S$  — длина спикул самцов, мкм;  $T$  — отношение длины хвоста самцов к длине спикул. Просматривались и измерялись только половозрелые особи.

Изучение материала показало, что нематоды относятся к 4 видам рода *Monhystera*: *M. stagnalis* (в пробах из 2 водоемов, 22♀♀, 8♂♂); *M. paludicola* — в 11 пробах, 14♀♀; *M. uncispiculata* — в 6 пробах, 53♀♀, 34♂♂; *M. lemani* — в 8 пробах, 75♀♀, 37♂♂. Особи *M. wangi* Wu et Hoeppli (syn. *M. macramphis* Filipjev) в данных пробах отсутствовали. На территории Советского Союза этот вид зарегистрирован в Финском заливе и в устье р. Невы, в Учинском водохранилище и в оз. Долгом (Ленинградская обл.) [1]. Вид характеризуется короткой спикулой у самцов (длина 50–55 мкм) и относительно небольшим расстоянием от переднего конца тела до полового отверстия у самок ( $V = 54-62$ ).

*Monhystera lemani* Juget, 1969 впервые отмечена в водоемах Советского Союза. До этого известна только из пресного озера в Швейцарии [3]. Вид наиболее близок к *M. uncispiculata*. У обоих губная область слегка расширена и уплощена, отверстия амфидов локализуются сравнительно далеко от переднего края тела. В то же время *M. lemani* легко отличается от *M. uncispiculata* по 4 признакам: отсутствию глазков и биокристаллов, булавовидным вздутым терминусом хвоста и более короткой (примерно в 1.5 раза) спикулой у самцов. Некоторые признаки являются общими и для другой пары видов: *M. stagnalis* и *M. paludicola*. Особи обоих видов характеризуются сужением области губ, отверстия амфидов располагаются очень близко (почти впритык) к переднему краю тела, и полость тела насыщена биокристаллами, в связи с чем фиксированные формалином или спиртом черви имеют коричневый цвет. Но имеются признаки, которые позволяют четко диф-



ференцировать оба вида. Для самок *M. stagnalis* характерно живорождение, для самок *M. paludicola* — откладка яиц во внешнюю среду. В связи с этим женское половое отверстие у особей первого вида расположено значительно ближе к хвосту ( $V = 68-72$ ), чем у второго ( $V = 58-63$ ). Самцы отличаются строением полового аппарата. Длина спикул у самцов *M. stagnalis* (живородящий вид) в 1,5 раза больше, чем у яйцекладущего *M. paludicola* (соответственно 110–130 и 78–84 мкм).

*Monhystera paludicola* de Man, 1881 (рис. 1, табл. 1).

Кутикула очень тонкая, поверхность ее несет многочисленные и беспорядочно разбросанные щетинки длиной около 2 мкм. Голова не обособлена от контуров тела. Ширина тела 9–13 мкм. Область губ суженная, полусферическая, не уплощенная. Головных щетинок 10 (6 + 4), более крупные из них длиной 4 мкм. Отверстия амфидов круглые, диаметром 4.0–5.5 мкм, расположены на расстоянии 5–9 мкм от переднего края тела. Стома воронковидная, стенки ее слабо кутикулизованы. Глазки всегда хорошо видны (на живом материале), локализуются на расстоянии 25–35 мкм от переднего края тела. В полости тела в большом количестве имеются мелкие, овальные биокристаллы.

Пищевод цилиндрический, проксимально утолщен, но не образует бульбуса. Нервное кольцо опоясывает его в средней части. Три кардиальные железы удлинено-овальные. Задняя кишка равна или слегка меньше диаметра анальной части тела.

Вагина косо направлена вперед, почти всегда короче соответствующего диаметра тела. Яичник без загиба, длинный, иногда достигает до пищевода. В матке у половозрелых особей 1 или 2 яйца размером 48–51 x 35–40 мкм. Хвост длинный, стройный, постепенно суживается к концу. Терminus хвоста слегка вздут. Самцы в настоящем материале не обнаружены.

Устойчивым морфологическим признаком у самок данного вида можно считать положение полового отверстия (коэффициент вариации (С) равен 1.7–3.7) (табл. 1), а наиболее переменными — два признака, характеризующие положение отверстия амфидов на переднем конце тела:  $C_K = 5.5-37.9$  и  $C_M = 8.7-27.9$ . В то же время особи каждой популяции имеют признаки, значительно отклоняющиеся от средних видовых значений. Они в какой-то мере специфичны для особей конкретной популяции. Так, нематоды из канала Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок более крупные, а расстояние от полового отверстия до ануса имеет наибольшую длину. Особи из пруда в дер. Григорово (Ярославская обл.) характеризуются коротким пищеводом и длинным хвостом. Нематоды из района ст. Корчева в Иваньковском водохранилище более стройные и т.д. (табл. 1). Особенно резко по нескольким морфологическим признакам выделяются нематоды из одного мелкого пойменного водоема (Ярославская обл.). Они характеризуются длинным пище-

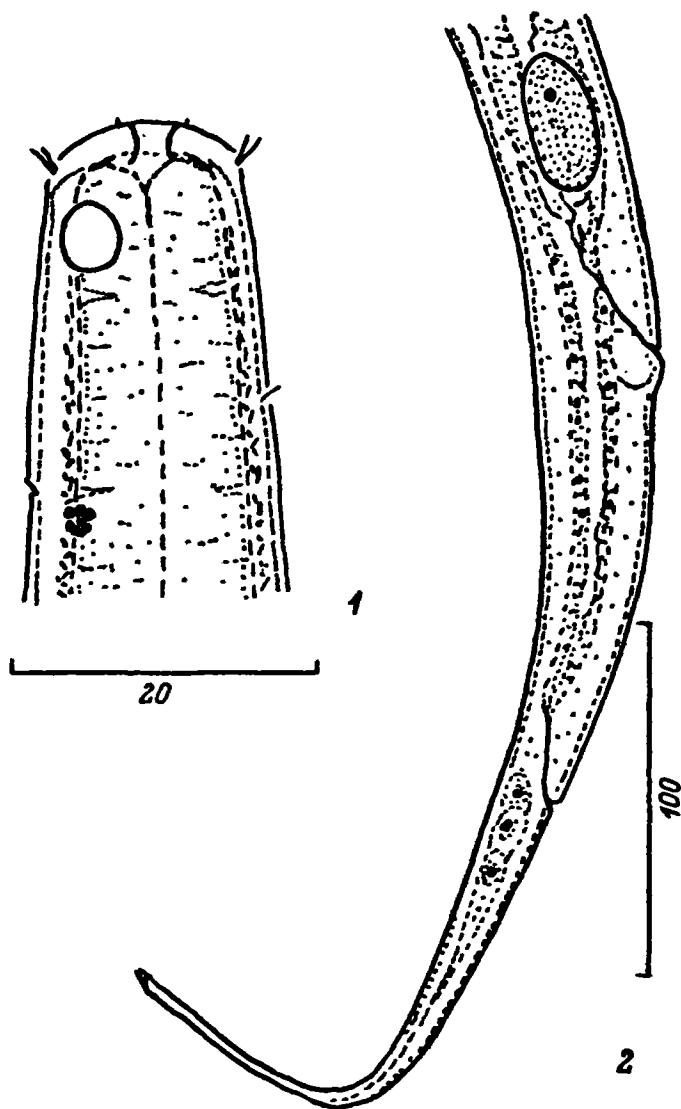


Рис. 1. *Monhystera paludicola* de Man, 1881.

1 – передний конец самки; 2 – задний конец самки.

водом, наиболее коротким расстоянием от переднего конца до полового отверстия у самок и самым коротким расстоянием от вульвы до ануса (табл. 1).

Изучение внутривидовой морфологической изменчивости нематод данного вида показало, что из рассматриваемых 13 морфологических признаков нет ни одного, который был бы общим и специфичным для особей нематод отдельно взятого обширного водоема (например, Рыбинского и Ивановского водохранилищ) и морфологически объединял бы нематод данного водоема.

#### *Monhystera stagnalis* Bastian, 1865 (рис. 2, табл. 2, 3).

Кутикула тонкая, поверхность ее несет многочисленные соматические щетинки, длина которых около 2.5 мкм. В полости тела имеются многочисленные биокристаллы. Голова не обособлена от контуров тела. Губная область сужена и не уплощена. Головные ше-

Т а б л и ц а 1

Морфологическая характеристика		Monhyustera paludicola (qq) из разных популяций				
Водоем (чис- ло особей, экз.)	L	α	b	c	V	$\frac{L}{\Pi - V}$
I (n = 30)	$\frac{1.12 \pm 0.01}{5.4}$	$\frac{24.8 \pm 0.50}{11.1}$	$\frac{6.04 \pm 0.06}{5.0}$	$\frac{5.45 \pm 0.07}{6.6}$	$\frac{60.5 \pm 0.41}{3.7}$	$\frac{2.30 \pm 0.02}{4.1}$
II (n = 8)	$\frac{1.04 \pm 0.02}{5.9}$	$\frac{28.6 \pm 1.2}{11.8}$	$\frac{5.80 \pm 0.12}{5.3}$	$\frac{5.29 \pm 0.10}{5.2}$	$\frac{60.3 \pm 0.37}{1.7}$	$\frac{2.32 \pm 0.01}{1.6}$
III (n = 4)	$\frac{0.95 \pm 0.07}{13.9}$	$\frac{28.1 \pm 1.4}{9.9}$	$\frac{5.58 \pm 0.13}{4.5}$	$\frac{5.93 \pm 0.26}{8.8}$	$\frac{61.0 \pm 1.25}{4.1}$	$\frac{2.33 \pm 0.06}{5.4}$
IV (n = 15)	$\frac{1.04 \pm 0.06}{5.6}$	$\frac{27.2 \pm 0.74}{10.6}$	$\frac{5.89 \pm 0.08}{5.3}$	$\frac{5.41 \pm 0.09}{6.1}$	$\frac{61.6 \pm 0.37}{2.3}$	$\frac{2.25 \pm 0.02}{3.8}$
V (n = 9)	$\frac{1.02 \pm 0.02}{6.6}$	$\frac{32.0 \pm 0.99}{9.3}$	$\frac{6.01 \pm 0.10}{5.2}$	$\frac{5.17 \pm 0.12}{6.7}$	$\frac{59.0 \pm 0.57}{2.9}$	$\frac{2.37 \pm 0.04}{4.5}$
VI (n = 10)	$\frac{1.04 \pm 0.02}{6.9}$	$\frac{26.3 \pm 0.80}{9.6}$	$\frac{5.89 \pm 0.09}{4.8}$	$\frac{5.49 \pm 0.10}{5.8}$	$\frac{59.1 \pm 0.53}{2.8}$	$\frac{2.31 \pm 0.03}{4.6}$
VII (n = 30)	$\frac{1.00 \pm 0.01}{5.9}$	$\frac{26.1 \pm 0.59}{12.3}$	$\frac{5.76 \pm 0.05}{4.7}$	$\frac{5.15 \pm 0.04}{4.3}$	$\frac{59.6 \pm 0.29}{2.6}$	$\frac{2.36 \pm 0.02}{3.7}$
VIII (n = 6)	$\frac{1.12 \pm 0.03}{7.3}$	$\frac{26.3 \pm 0.54}{5.0}$	$\frac{6.45 \pm 0.16}{6.1}$	$\frac{5.10 \pm 0.15}{7.2}$	$\frac{61.8 \pm 1.35}{5.3}$	$\frac{2.17 \pm 0.06}{7.0}$
IX (n = 13)	$\frac{1.03 \pm 0.02}{7.8}$	$\frac{24.9 \pm 0.73}{10.5}$	$\frac{5.72 \pm 0.12}{7.5}$	$\frac{4.92 \pm 0.09}{6.4}$	$\frac{58.6 \pm 0.58}{3.6}$	$\frac{2.38 \pm 0.05}{7.9}$
X (n = 11)	$\frac{0.98 \pm 0.02}{5.7}$	$\frac{24.7 \pm 0.57}{7.7}$	$\frac{6.04 \pm 0.08}{4.3}$	$\frac{5.02 \pm 0.09}{6.0}$	$\frac{59.3 \pm 0.45}{2.5}$	$\frac{2.35 \pm 0.03}{4.2}$
XI (n = 10)	$\frac{0.90 \pm 0.02}{6.1}$	$\frac{29.0 \pm 0.74}{8.1}$	$\frac{5.23 \pm 0.08}{5.1}$	$\frac{4.73 \pm 0.06}{3.9}$	$\frac{56.2 \pm 0.63}{3.5}$	$\frac{2.71 \pm 0.05}{6.3}$

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Водоем (число осо- бей, экз.)	$\frac{L}{V-A}$	K	M	V-A	X	$\frac{V-A}{X}$	N
I (n = 30)	$\frac{4.63 \pm 0.05}{4.9}$	$\frac{2.14 \pm 0.05}{12.0}$	$\frac{1.31 \pm 0.03}{11.9}$	$\frac{242 \pm 3.7}{8.4}$	$\frac{205 \pm 2.5}{6.8}$	$\frac{1.18 \pm 0.02}{8.7}$	$\frac{7.84 \pm 0.11}{7.8}$
II (n = 8)	$\frac{4.84 \pm 0.13}{7.2}$	$\frac{1.94 \pm 0.22}{26.8}$	$\frac{1.64 \pm 0.07}{11.3}$	$\frac{216 \pm 7.7}{9.4}$	$\frac{196 \pm 4.34}{5.9}$	$\frac{1.10 \pm 0.04}{9.7}$	$\frac{9.08 \pm 0.38}{10.6}$
III (n = 4)	$\frac{4.56 \pm 0.09}{4.1}$	$\frac{2.42 \pm 0.22}{18.0}$	$\frac{1.31 \pm 0.14}{21.2}$	$\frac{209 \pm 13.7}{13.1}$	$\frac{162 \pm 10.6}{13.1}$	$\frac{1.30 \pm 0.04}{5.9}$	$\frac{6.82 \pm 0.56}{16.3}$
IV (n = 15)	$\frac{5.09 \pm 0.11}{8.6}$	$\frac{1.68 \pm 0.08}{18.6}$	$\frac{1.63 \pm 0.08}{19.1}$	$\frac{206 \pm 6.1}{11.5}$	$\frac{194 \pm 4.3}{8.6}$	$\frac{1.08 \pm 0.03}{11.9}$	$\frac{8.59 \pm 0.22}{10.0}$
V (n = 9)	$\frac{4.64 \pm 0.08}{4.9}$	$\frac{1.98 \pm 0.04}{5.5}$	$\frac{1.33 \pm 0.04}{8.7}$	$\frac{220 \pm 5.4}{7.4}$	$\frac{198 \pm 4.3}{6.5}$	$\frac{1.12 \pm 0.03}{7.5}$	$\frac{9.44 \pm 0.34}{10.9}$
VI (n = 10)	$\frac{4.43 \pm 0.08}{5.6}$	$\frac{1.80 \pm 0.11}{19.3}$	$\frac{1.69 \pm 0.15}{27.5}$	$\frac{234 \pm 5.6}{7.5}$	$\frac{190 \pm 5.2}{8.5}$	$\frac{1.24 \pm 0.03}{7.1}$	$\frac{7.75 \pm 0.20}{8.3}$
VII (n = 30)	$\frac{4.80 \pm 0.06}{6.4}$	$\frac{2.10 \pm 0.06}{14.5}$	$\frac{1.27 \pm 0.03}{13.6}$	$\frac{207 \pm 3.0}{8.1}$	$\frac{191 \pm 2.2}{6.3}$	$\frac{1.08 \pm 0.02}{7.6}$	$\frac{8.60 \pm 0.12}{7.8}$
VIII (n = 6)	$\frac{4.97 \pm 0.25}{12.5}$	$\frac{2.00 \pm 0.31}{37.9}$	$\frac{1.50 \pm 0.17}{27.9}$	$\frac{227 \pm 10.5}{11.4}$	$\frac{222 \pm 11.1}{12.2}$	$\frac{1.02 \pm 0.06}{15.0}$	$\frac{9.15 \pm 0.35}{9.4}$
IX (n = 13)	$\frac{4.81 \pm 0.11}{8.2}$	$\frac{1.92 \pm 0.08}{15.7}$	$\frac{1.42 \pm 0.07}{16.9}$	$\frac{215 \pm 5.4}{9.2}$	$\frac{210 \pm 4.1}{7.0}$	$\frac{1.03 \pm 0.03}{11.3}$	$\frac{8.27 \pm 0.16}{6.8}$
X (n = 11)	$\frac{4.89 \pm 0.09}{6.1}$	$\frac{2.36 \pm 0.08}{11.7}$	$\frac{1.22 \pm 0.07}{18.0}$	$\frac{201 \pm 5.7}{18.9}$	$\frac{198 \pm 5.3}{9.0}$	$\frac{1.02 \pm 0.03}{9.4}$	$\frac{8.58 \pm 0.27}{10.5}$
XI (n = 10)	$\frac{4.51 \pm 0.11}{7.4}$	$\frac{2.07 \pm 0.11}{17.5}$	$\frac{1.44 \pm 0.09}{19.1}$	$\frac{201 \pm 5.6}{8.9}$	$\frac{190 \pm 4.5}{7.4}$	$\frac{1.06 \pm 0.03}{10.0}$	$\frac{9.40 \pm 0.34}{11.6}$

П р и м е ч а н и е. I – Рыбинское водохранилище, канал; II – Рыбинское водохранилище, Малиновский ручей; III – Рыбинское водохранилище, устье р. Себды; IV – Ивановское водохранилище, Городня; V – Ивановское водохранилище, Корчева; VI – оз. Святое; VII – р. Ильд; VIII – пруд в дер. Григорово, Ярославская обл.; IX – пруд, Вологодская обл.; X – пойменный водоем, Вологодская обл.; XI – пойменный водоем, Ярославская обл. Здесь и в табл. 2-6: над чертой – средняя арифметическая и ее ошибка, под чертой – коэффициент вариации, %.

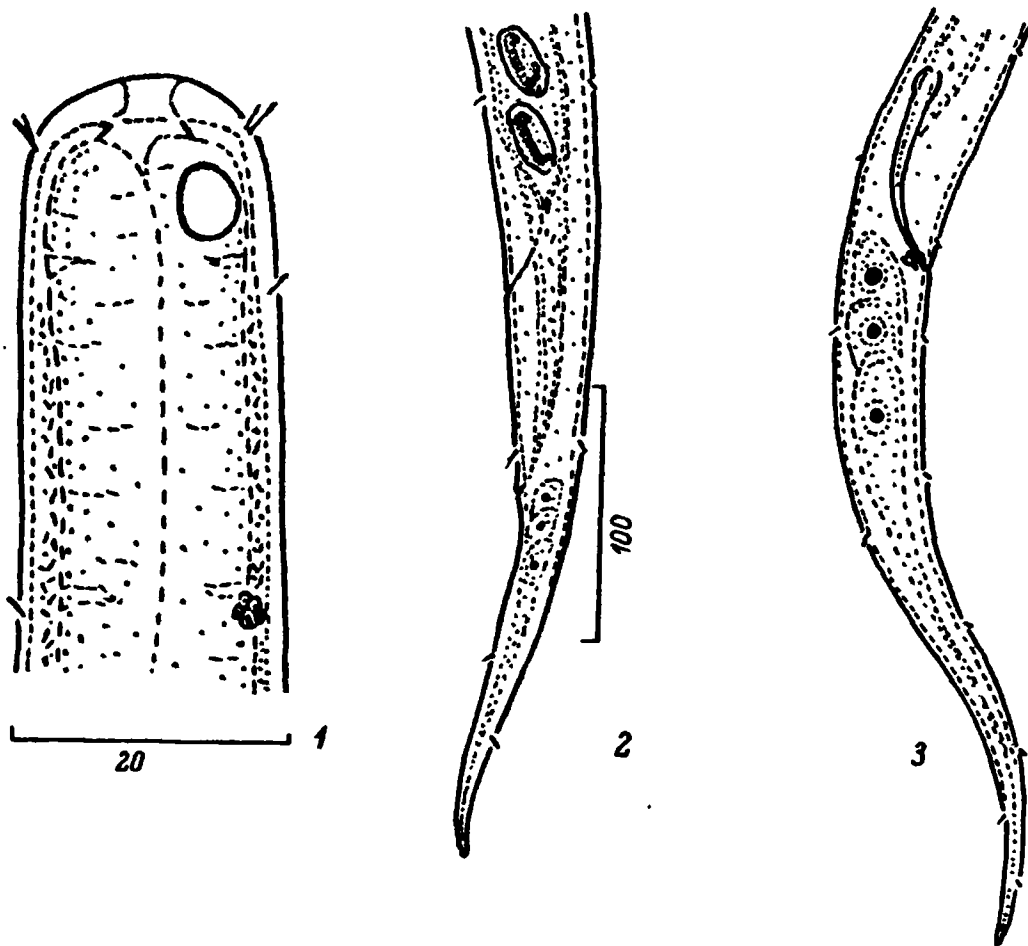


Рис. 2. *Monhystera stagnalis* Bastian, 1865.

1 – передний конец самки; 2 – задний конец самки; 3 – задний конец самца.

тинки, расположены в два круга: передний круг из 6 щетинок, каждая длиной 4.5–5.2 мкм, 4 щетинки заднего круга более короткие и тонкие. Диаметр отверстия амфидов у самок 5.5–6 мкм, у самцов – 6–7.2 мкм; расположены они на расстоянии 7–9 мкм от переднего края тела. Стома воронковидная, стенки ее слабо кутикулизированы. Глазки находятся на расстоянии 35–43 мкм от переднего края тела.

Пищевод цилиндрический, задний отдел его слегка расширен. Нервное кольцо опоясывает пищевод приблизительно в его средней части. Кардиальных желез три, они имеют удлинненно-овальную форму. Длина ректума примерно равна диаметру тела в области ануса.

Вагина косо направлена вперед, ее длина равна или слегка короче диаметра тела. Яичник длинный, иногда достигает кардиальных желез, без загиба. В матке у половозрелых самок находятся личинки. Хвост стройный, длинный, терминус его слегка утолщен.

Самцы по размерам равны самкам. Семенник один. Супплементарные органы отсутствуют, лишь кутикула перед анусом морщиниста. Спикулы длиной 68–91 мкм, т.е. приблизительно в 2.5 раза меньше длины хвоста. На конце у каждой спикулы имеются 2 мел-

Т а б л и ц а 2

Морфологическая характеристика *Monhystera stagnalis* (♀♀) из разных популяций

Озеро (число особей, экз.)	L	α	b	c	γ	$\frac{L}{\Pi - V}$
Плещеево (n = 10)	$\frac{1.19 \pm 0.03}{8.1}$	$\frac{20.5 \pm 0.54}{8.3}$	$\frac{5.90 \pm 0.14}{6.1}$	$\frac{5.30 \pm 0.09}{5.2}$	$\frac{69.0 \pm 0.60}{2.8}$	$\frac{1.93 \pm 0.03}{4.9}$
Святое (n = 12)	$\frac{1.20 \pm 0.02}{5.2}$	$\frac{23.0 \pm 0.48}{7.2}$	$\frac{6.00 \pm 0.07}{4.0}$	$\frac{5.73 \pm 0.13}{8.1}$	$\frac{70.5 \pm 0.49}{2.4}$	$\frac{1.85 \pm 0.02}{4.3}$

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Озеро (число особей, экз.)	$\frac{L}{V - A}$	K	M	V - A	X	$\frac{V - A}{X}$	N
Плещеево (n = 10)	$\frac{8.47 \pm 0.29}{11.0}$	$\frac{2.58 \pm 0.17}{21.1}$	$\frac{1.45 \pm 0.09}{19.9}$	$\frac{141 \pm 4.2}{9.5}$	$\frac{226 \pm 5.6}{7.9}$	$\frac{0.63 \pm 0.02}{10.0}$	$\frac{6.60 \pm 0.18}{8.7}$
Святое (n = 12)	$\frac{8.58 \pm 0.23}{9.4}$	$\frac{2.48 \pm 0.13}{17.2}$	$\frac{1.52 \pm 0.08}{17.8}$	$\frac{140 \pm 4.3}{10.7}$	$\frac{211 \pm 3.4}{5.5}$	$\frac{0.67 \pm 0.02}{10.4}$	$\frac{6.86 \pm 0.16}{8.2}$

Т а б л и ц а 3

Морфологическая характеристика *Monhystera stagnalis* (♂♂) из разных популяций

Озеро (число особей, экз.)	L	α	b	c	K
Плещеево (n = 5)	$\frac{1.12 \pm 0.04}{7.1}$	$\frac{20.8 \pm 0.76}{8.2}$	$\frac{5.62 \pm 0.16}{6.2}$	$\frac{5.18 \pm 0.11}{4.6}$	$\frac{2.88 \pm 0.18}{13.8}$
Святое (n = 3)	$\frac{1.16 \pm 0.05}{7.5}$	$\frac{24.6 \pm 2.13}{15.0}$	$\frac{5.80 \pm 0.12}{3.4}$	$\frac{6.23 \pm 0.21}{5.8}$	$\frac{2.80 \pm 0.00}{0.0}$

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Озеро (число особей, экз.)	M	X	N	S	T
Плещеево (n = 5)	$\frac{1.09 \pm 0.06}{11.4}$	$\frac{211 \pm 3.2}{3.4}$	$\frac{6.27 \pm 0.24}{8.4}$	$\frac{84.4 \pm 3.4}{9.1}$	$\frac{2.53 \pm 0.13}{11.6}$
Святое (n = 3)	$\frac{1.20 \pm 0.05}{6.7}$	$\frac{201 \pm 16.0}{13.8}$	$\frac{6.12 \pm 0.16}{4.4}$	$\frac{76.0 \pm 3.1}{7.0}$	$\frac{2.48 \pm 0.06}{4.1}$

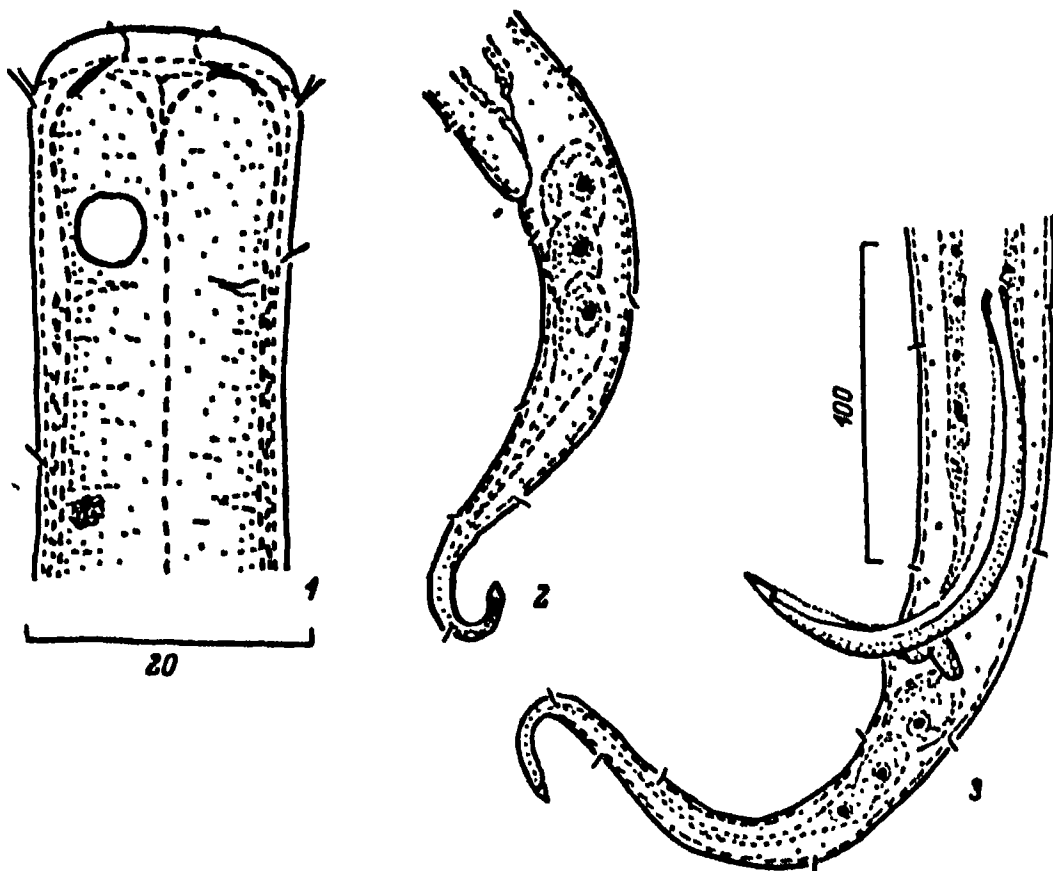


Рис. 3. *Monhystera uncispiculata* Gagarin, 1979.

1 - передний конец самки; 2 - задний конец самки; 3 - задний конец самца.

ких крючочка, прикрытых тонкой кутикулярной пленкой. Рулек маленький, несет каудальный апофизис.

Нематоды данного вида найдены только в бентосе двух глубоких и больших озер: Плещеево (Ярославская обл.) и Святое (Вологодская обл.). Наименее вариабельный признак у самок - положение вульвы ( $C = 2.4-2.8$ ), у самцов - относительная длина пищевода (индекс „b“,  $C = 3.4-32$ ) и относительная длина хвоста (индекс „с“,  $C = 4.6-5.8$ ) (табл. 2). Очень неустойчивым признаком у особей обоих полов является локализация отверстия амфидов:  $C_K = 13.8-21.1$  и  $C_M = 6.7-19.9$  (табл. 2). Коэффициент вариации остальных морфологических признаков колеблется в пределах 4-13.8. Популяции нематод из указанных водоемов различаются. Особи из оз. Плещеево тоньше и имеют более длинный хвост, чем особи из оз. Святого.

*Monhystera uncispiculata* Gagarin, 1979 (рис. 3, табл. 4, 5).

Кутикула тонкая и гладкая, поверхность ее несет беспорядочно расположенные соматические шетинки длиной 2-2.5 мкм. Голова не



Т а б л и ц а 4

Морфологическая характеристика *Monhystera unispiculata* (♀♀) из разных популяций

Водоем (число особей, экз.)	$L$	$a$	$b$	$c$	$V$	$\frac{L}{\Pi - V}$
I ( $n = 3$ )	$\frac{1.09 \pm 0.06}{8.8}$	$\frac{24.1 \pm 2.2}{15.5}$	$\frac{5.67 \pm 0.14}{4.1}$	$\frac{5.70 \pm 0.10}{3.1}$	$\frac{63.0 \pm 2.1}{5.7}$	$\frac{2.30 \pm 0.07}{5.3}$
II ( $n = 8$ )	$\frac{1.01 \pm 0.02}{5.4}$	$\frac{21.9 \pm 1.4}{18.3}$	$\frac{5.05 \pm 0.10}{5.8}$	$\frac{5.68 \pm 0.14}{7.0}$	$\frac{64.9 \pm 0.7}{3.2}$	$\frac{2.23 \pm 0.04}{4.9}$
III ( $n = 14$ )	$\frac{1.03 \pm 0.02}{6.6}$	$\frac{23.5 \pm 0.8}{13.2}$	$\frac{5.11 \pm 0.10}{7.7}$	$\frac{5.97 \pm 0.08}{5.1}$	$\frac{64.2 \pm 0.5}{2.8}$	$\frac{2.25 \pm 0.04}{6.3}$
IV ( $n = 8$ )	$\frac{1.09 \pm 0.02}{6.4}$	$\frac{23.2 \pm 0.8}{10.2}$	$\frac{5.15 \pm 0.06}{3.4}$	$\frac{5.85 \pm 0.19}{9.4}$	$\frac{63.6 \pm 0.6}{2.4}$	$\frac{2.27 \pm 0.03}{4.1}$
V ( $n = 16$ )	$\frac{1.01 \pm 0.02}{8.2}$	$\frac{29.4 \pm 0.9}{11.9}$	$\frac{5.30 \pm 0.08}{5.7}$	$\frac{5.69 \pm 0.10}{7.1}$	$\frac{65.1 \pm 0.4}{2.3}$	$\frac{2.17 \pm 0.02}{4.4}$
V1 ( $n = 4$ )	$\frac{1.02 \pm 0.03}{5.3}$	$\frac{26.0 \pm 1.9}{14.7}$	$\frac{5.52 \pm 0.06}{2.1}$	$\frac{6.03 \pm 0.13}{4.4}$	$\frac{63.7 \pm 1.0}{3.0}$	$\frac{2.15 \pm 0.02}{1.8}$

Т а б л и ц а 4 (продолжение)

Водоем (число особей, экз.)	$\frac{L}{V-A}$	K	M	V-A	X	$\frac{V-A}{X}$	N
I (n = 3)	$\frac{4.73 \pm 0.21}{7.6}$	$\frac{1.43 \pm 0.16}{19.0}$	$\frac{2.25 \pm 0.12}{9.3}$	$\frac{231 \pm 15.7}{11.8}$	$\frac{190 \pm 8.4}{7.6}$	$\frac{1.22 \pm 0.03}{4.6}$	$\frac{7.04 \pm 0.41}{10.1}$
II (n = 8)	$\frac{5.53 \pm 0.20}{10.5}$	$\frac{1.44 \pm 0.12}{23.4}$	$\frac{2.35 \pm 0.14}{17.1}$	$\frac{183 \pm 8.5}{13.1}$	$\frac{175 \pm 4.6}{7.4}$	$\frac{1.06 \pm 0.06}{15.1}$	$\frac{5.92 \pm 0.31}{14.8}$
III (n = 14)	$\frac{5.27 \pm 0.10}{6.8}$	$\frac{1.57 \pm 0.08}{19.6}$	$\frac{2.31 \pm 0.12}{20.3}$	$\frac{198 \pm 3.7}{6.9}$	$\frac{175 \pm 2.7}{5.7}$	$\frac{1.13 \pm 0.02}{5.8}$	$\frac{6.14 \pm 0.17}{10.4}$
IV (n = 8)	$\frac{5.23 \pm 0.09}{4.9}$	$\frac{1.58 \pm 0.04}{7.7}$	$\frac{2.04 \pm 0.07}{9.8}$	$\frac{209 \pm 6.7}{9.1}$	$\frac{187 \pm 5.5}{8.4}$	$\frac{1.12 \pm 0.04}{11.3}$	$\frac{6.43 \pm 0.21}{9.1}$
V (n = 16)	$\frac{5.72 \pm 0.16}{11.4}$	$\frac{1.19 \pm 0.04}{11.8}$	$\frac{2.96 \pm 0.09}{11.8}$	$\frac{180 \pm 6.6}{14.6}$	$\frac{179 \pm 3.2}{7.2}$	$\frac{1.00 \pm 0.03}{10.2}$	$\frac{8.08 \pm 0.23}{11.3}$
VI (n = 4)	$\frac{5.42 \pm 0.11}{4.0}$	$\frac{1.40 \pm 0.06}{8.3}$	$\frac{2.33 \pm 0.18}{15.0}$	$\frac{188 \pm 4.5}{4.8}$	$\frac{170 \pm 4.5}{5.3}$	$\frac{1.11 \pm 0.03}{5.2}$	$\frac{6.97 \pm 0.13}{3.7}$

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 5: I - Рыбинское водохранилище, Дарвинский Борок; II - Ивановское водохранилище, Перетрусово; III - Ивановское водохранилище, Омутня; IV - Ивановское водохранилище, Видогощь; V - Ивановское водохранилище, Корчева; VI - оз. Сиверское.

Т а б л и ц а 5

Морфологическая характеристика *Monhystera uncispiculata* (♂♂)  
из разных популяций

Водоем (число осо- бей, экз.)	L	$\alpha$	b	c	K
I (n = 3)	$\frac{1,10 \pm 0,01}{8,8}$	$\frac{24,3 \pm 2,9}{20,9}$	$\frac{5,83 \pm 0,20}{6,1}$	$\frac{6,40 \pm 0,36}{9,8}$	$\frac{1,53 \pm 0,11}{12,5}$
II (n = 4)	$\frac{1,05 \pm 0,04}{7,7}$	$\frac{25,9 \pm 1,6}{12,3}$	$\frac{5,38 \pm 0,14}{5,1}$	$\frac{6,02 \pm 0,23}{7,6}$	$\frac{1,46 \pm 0,14}{19,8}$
III (n = 5)	$\frac{1,03 \pm 0,03}{7,0}$	$\frac{25,1 \pm 1,0}{9,0}$	$\frac{5,50 \pm 0,24}{9,9}$	$\frac{5,82 \pm 0,23}{8,7}$	$\frac{1,64 \pm 0,10}{13,9}$
IV (n = 6)	$\frac{1,03 \pm 0,05}{10,9}$	$\frac{22,8 \pm 1,0}{11,2}$	$\frac{5,20 \pm 0,13}{6,0}$	$\frac{5,88 \pm 0,22}{9,3}$	$\frac{1,43 \pm 0,06}{10,7}$
V (n = 7)	$\frac{1,06 \pm 0,02}{4,5}$	$\frac{30,5 \pm 0,8}{7,0}$	$\frac{5,56 \pm 0,11}{5,3}$	$\frac{6,77 \pm 0,11}{4,5}$	$\frac{1,15 \pm 0,06}{13,0}$
VI (n = 9)	$\frac{1,13 \pm 0,02}{6,5}$	$\frac{27,3 \pm 0,8}{8,9}$	$\frac{5,74 \pm 0,12}{6,2}$	$\frac{6,32 \pm 0,13}{5,2}$	$\frac{1,46 \pm 0,03}{6,8}$

Т а б л и ц а 5 (продолжение)

Водоем (число осо- бей, экз.)	M	X	N	S	T
I (n = 3)	$\frac{1,80 \pm 0,12}{11,1}$	$\frac{173 \pm 10,1}{10,1}$	$\frac{5,69 \pm 0,36}{10,9}$	$\frac{138 \pm 3,5}{4,3}$	$\frac{1,25 \pm 0,08}{11,7}$
II (n = 4)	$\frac{1,66 \pm 0,12}{14,0}$	$\frac{168 \pm 8,9}{10,6}$	$\frac{5,41 \pm 0,30}{11,0}$	$\frac{134 \pm 2,7}{4,1}$	$\frac{1,26 \pm 0,07}{10,4}$
III (n = 5)	$\frac{1,69 \pm 0,14}{18,2}$	$\frac{187 \pm 7,6}{9,4}$	$\frac{6,00 \pm 0,10}{3,9}$	$\frac{137 \pm 3,6}{5,8}$	$\frac{1,32 \pm 0,04}{6,0}$
IV (n = 6)	$\frac{1,66 \pm 0,04}{6,5}$	$\frac{174 \pm 4,3}{6,0}$	$\frac{6,02 \pm 0,27}{11,2}$	$\frac{139 \pm 2,4}{4,2}$	$\frac{1,25 \pm 0,03}{6,4}$
V (n = 7)	$\frac{2,77 \pm 0,21}{20,2}$	$\frac{157 \pm 4,3}{7,2}$	$\frac{5,96 \pm 0,25}{11,3}$	$\frac{132 \pm 2,2}{4,4}$	$\frac{1,02 \pm 0,03}{8,4}$
VI (n = 9)	$\frac{1,74 \pm 0,06}{9,9}$	$\frac{179 \pm 2,8}{4,7}$	$\frac{6,26 \pm 0,27}{13,1}$	$\frac{147 \pm 4,4}{8,9}$	$\frac{1,23 \pm 0,03}{7,1}$

обособлена от контуров тела. Губной отдел расширен до 16–18 мкм, поверхность его уплощена. Головные щетинки расположены в два круга, их 10 (6+4); длина более крупных щетинок первого круга 5.5–6 мкм. Отверстия амфидов в форме круга диаметром 5–6 мкм у самок, 6–7 мкм – у самцов. Расположены отверстия амфидов на расстоянии 10–15 мкм от переднего края тела, что равно 2–3 диаметрам амфидов. Глазки хорошо заметны (на живом материале), локализуются на расстоянии 32–40 мкм от переднего края тела. Стома воронковидная, не вооружена зубами или онхами, стенки ее только слегка уплотнены. В полости тела много мелких, овальных биокристаллов. Пищевод цилиндрический, в заднем отделе расширен. Нервное кольцо опоясывает его в средней части. Кардиальные железы хорошо развиты, удлинненно-овальные. Ректум равен или слегка меньше диаметра анальной части тела.

Вагина косо направлена вперед, ее длина только слегка меньше соответствующего диаметра тела. Яичник длинный, почти достигает пищевода, без загиба. В матке у половозрелых особей обычно 2 яйца размером 50–55 x 28–30 мкм. Хвост длинный, стройный, постепенно суживается к концу. Терминус его немного вздут.

Самцы по размерам равны самкам. Супплементарные органы отсутствуют. Спикеры стройные, длиной 130–150 мкм, немного короче хвоста. Каждая спикера на апикальном конце имеет 2 крючка, прикрытых тонкой кутикулярной пленкой. Рулек с дорсальным апофизисом.

Из 13 проанализированных признаков у самок более стабильны и мало изменчивы два: положение полового отверстия ( $C = 2.3-5.7$ ) и относительная длина пищевода (индекс „b“,  $C = 2.1-7.7$ ) (табл. 4), у самцов – абсолютная длина спикер ( $C = 4.1-8.9$ ) и относительная длина пищевода ( $C = 5.1-9.9$ ) (табл. 5). Положение отверстий амфидов на переднем конце тела нематод непостоянно, на что указывает сильная вариабельность признаков, которые связаны с их локализацией:  $C_K = 6.8-23.4$ ,  $C_M = 6.5-20.3$ .

Все нематоды из четырех выборок Иваньковского водохранилища имеют более короткий пищевод, чем особи из Рыбинского водохранилища и из оз. Сиверского. Довольно сильно морфологически выделяются популяция червей из района ст. Корчева в Иваньковском водохранилище. Они стройные, с коротким тонким хвостом, расстояние от вульвы до ануса небольшое.

Monhystera lemani Juget, 1969 (рис. 4, табл. 6, 7).

Кутикула тонкая, гладкая, несет многочисленные соматические щетинки длиной 2.0–2.5 мкм. Диаметр области губ 17–21 мкм; губы уплощены, расширены и слегка выступают за контуры тела. Головные щетинки расположены в два круга (6+4), длина более крупных щетинок первого круга 5–6 мкм. Отверстия амфидов в форме круга, диаметр которых у самок около 5 мкм, у самцов 5.5–6 мкм. Расположены отверстия амфидов на расстоянии 15–21 мкм

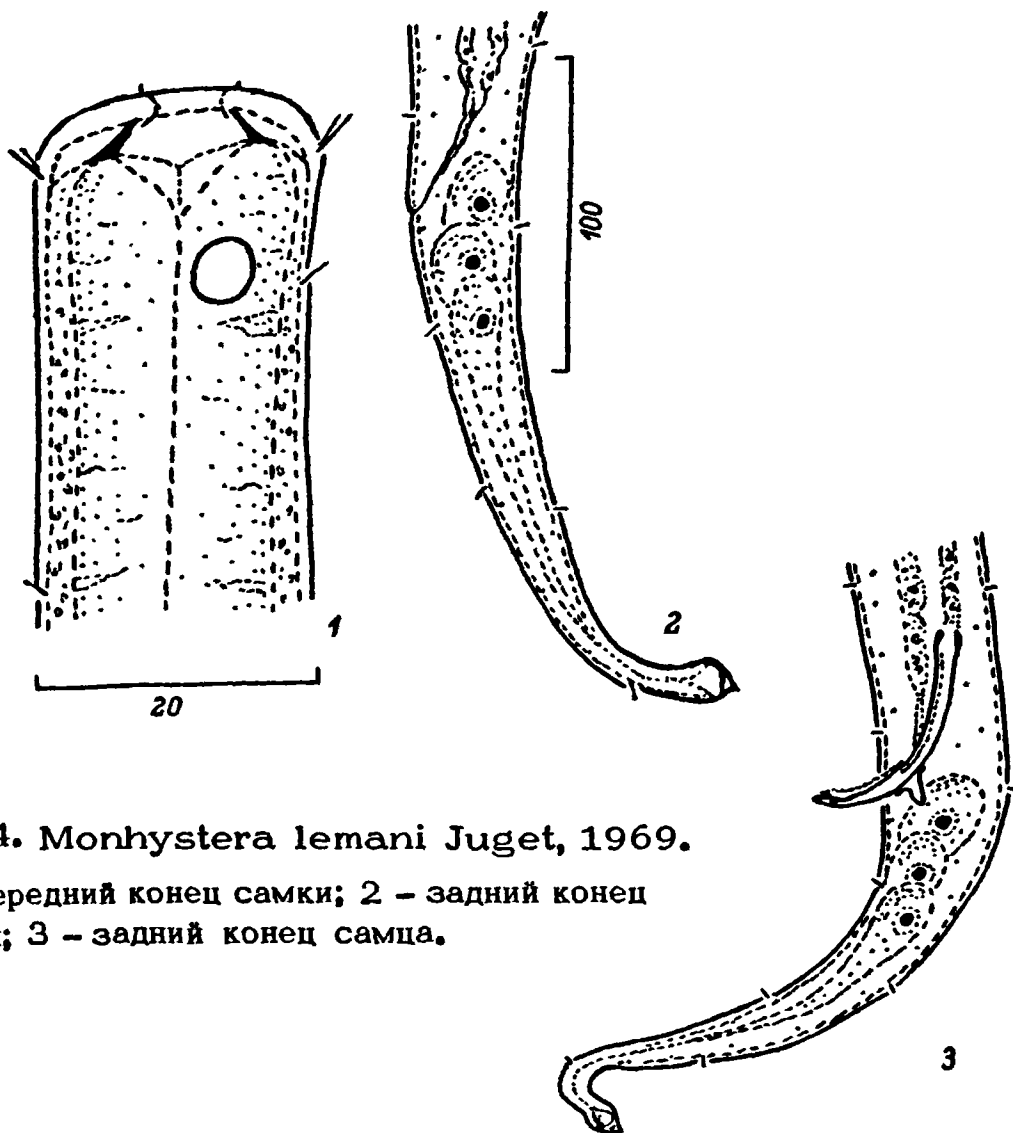


Рис. 4. *Monhystera lemani* Juget, 1969.

1 – передний конец самки; 2 – задний конец самки; 3 – задний конец самца.

от переднего конца тела, что равно 3–4 диаметрам амфидов. Стома невооруженная, в форме воронки, стенки ее только слегка утолщены. Глазки отсутствуют. Биокристаллы в полости тела, если иногда и имеются, то только в малом количестве. Они мелкие и расположены в области переднего отдела пищевода.

Пищевод цилиндрический, его задний отдел слегка расширен, но не образует бульбуса. Нервное кольцо пересекает его в средней части. Кардиальных желез три.

Губы вульвы плохо развиты. Вагина косо направлена вперед. Яичник длинный, достигает кардиальных желез. В матке у половозрелых особей лежат 3–6 яиц размером 45–50 х 22–25 мкм. Хвост стройный, постепенно суживающийся, терминус его булавовидно вздут.

Самцы по размерам равны самкам. Супплементарные органы отсутствуют. Спикеры стройные, длиной 62–115 мкм, на конце имеют два маленьких крючка, прикрытых тонкой кутикулярной пленкой. Рулек с дорсальным отростком.

Наиболее устойчивым морфологическим признаком у самок является положение вульвы ( $C = 1.3-5.1$ , табл. 6), у самцов – абсолютная длина спикер ( $C = 0.9-6.4$ ), относительная длина пищевода

Т а б л и ц а 6

Морфологическая характеристика *Monhystera lemanii* (♀♀) из разных популяций

Водоем (число особей, экз.)	L	α	b	c	V	$\frac{L}{\Pi-V}$
I (n = 25)	$\frac{1.10 \pm 0.02}{7.7}$	$\frac{23.9 \pm 0.45}{9.3}$	$\frac{5.12 \pm 0.05}{4.6}$	$\frac{6.80 \pm 0.27}{4.9}$	$\frac{67.6 \pm 0.07}{2.0}$	$\frac{2.08 \pm 0.02}{2.4}$
II (n = 6)	$\frac{1.11 \pm 0.05}{11.0}$	$\frac{25.2 \pm 1.04}{10.0}$	$\frac{4.90 \pm 0.14}{6.9}$	$\frac{6.97 \pm 0.22}{7.7}$	$\frac{67.5 \pm 0.51}{1.8}$	$\frac{2.13 \pm 0.03}{3.5}$
III (n = 5)	$\frac{0.99 \pm 0.04}{8.4}$	$\frac{24.3 \pm 1.30}{11.8}$	$\frac{4.70 \pm 0.11}{5.4}$	$\frac{6.40 \pm 0.14}{5.0}$	$\frac{66.8 \pm 0.39}{1.3}$	$\frac{2.19 \pm 0.04}{3.9}$
IV (n = 6)	$\frac{1.15 \pm 0.06}{13.7}$	$\frac{24.9 \pm 0.70}{7.1}$	$\frac{5.00 \pm 0.10}{5.1}$	$\frac{7.00 \pm 0.11}{3.8}$	$\frac{67.6 \pm 0.63}{2.3}$	$\frac{2.11 \pm 0.03}{3.6}$
V (n = 4)	$\frac{1.07 \pm 0.03}{5.1}$	$\frac{21.0 \pm 1.10}{10.6}$	$\frac{4.90 \pm 0.09}{3.5}$	$\frac{6.50 \pm 0.13}{4.1}$	$\frac{65.2 \pm 0.50}{1.5}$	$\frac{2.24 \pm 0.03}{3.0}$
VI (n = 5)	$\frac{1.26 \pm 0.05}{9.8}$	$\frac{27.2 \pm 1.28}{10.6}$	$\frac{5.32 \pm 0.09}{3.7}$	$\frac{6.96 \pm 0.18}{5.7}$	$\frac{67.7 \pm 0.47}{1.6}$	$\frac{2.06 \pm 0.03}{2.7}$
VII (n = 16)	$\frac{1.13 \pm 0.03}{10.6}$	$\frac{23.2 \pm 0.80}{13.2}$	$\frac{4.90 \pm 0.09}{7.1}$	$\frac{6.80 \pm 0.12}{6.8}$	$\frac{66.4 \pm 0.53}{3.2}$	$\frac{2.20 \pm 0.05}{8.2}$
VIII (n = 8)	$\frac{1.26 \pm 0.04}{8.8}$	$\frac{23.8 \pm 0.80}{9.6}$	$\frac{5.00 \pm 0.13}{7.7}$	$\frac{5.70 \pm 0.16}{8.1}$	$\frac{67.8 \pm 1.21}{5.1}$	$\frac{2.00 \pm 0.06}{9.1}$

Т а б л и ц а 6 (продолжение)

Водоем (число осо- бей, экз.)	$\frac{L}{V-A}$	K	M	V-A	X	$\frac{V-A}{X}$	N
I (n = 25)	$\frac{5.72 \pm 0.07}{6.1}$	$\frac{1.09 \pm 0.02}{10.7}$	$\frac{3.68 \pm 0.09}{12.1}$	$\frac{195 \pm 3.6}{9.3}$	$\frac{162 \pm 2.6}{8.0}$	$\frac{1.19 \pm 0.02}{8.3}$	$\frac{5.82 \pm 0.11}{9.1}$
II (n = 6)	$\frac{5.57 \pm 0.18}{7.9}$	$\frac{1.17 \pm 0.05}{9.7}$	$\frac{3.63 \pm 0.21}{14.5}$	$\frac{190 \pm 13.1}{16.1}$	$\frac{160 \pm 6.8}{10.4}$	$\frac{1.26 \pm 0.07}{13.8}$	$\frac{5.88 \pm 0.24}{9.9}$
III (n = 5)	$\frac{5.71 \pm 0.13}{5.1}$	$\frac{1.26 \pm 0.08}{14.4}$	$\frac{3.16 \pm 0.21}{14.7}$	$\frac{174 \pm 8.0}{10.4}$	$\frac{153 \pm 6.0}{8.3}$	$\frac{1.13 \pm 0.05}{8.9}$	$\frac{6.04 \pm 0.16}{6.0}$
IV (n = 6)	$\frac{5.54 \pm 0.16}{7.2}$	$\frac{1.16 \pm 0.06}{11.7}$	$\frac{3.67 \pm 0.14}{9.3}$	$\frac{210 \pm 16.0}{18.2}$	$\frac{165 \pm 8.0}{11.6}$	$\frac{1.27 \pm 0.04}{8.6}$	$\frac{5.56 \pm 0.17}{7.5}$
V (n = 4)	$\frac{5.18 \pm 0.07}{2.6}$	$\frac{1.05 \pm 0.04}{8.1}$	$\frac{3.75 \pm 0.00}{0.0}$	$\frac{204 \pm 7.0}{6.9}$	$\frac{165 \pm 6.0}{7.0}$	$\frac{1.25 \pm 0.01}{2.0}$	$\frac{6.00 \pm 0.11}{3.8}$
VI (n = 5)	$\frac{5.62 \pm 0.17}{6.6}$	$\frac{1.17 \pm 0.02}{3.9}$	$\frac{3.55 \pm 0.17}{10.5}$	$\frac{225 \pm 9.9}{9.9}$	$\frac{181 \pm 2.6}{3.2}$	$\frac{1.24 \pm 0.06}{10.2}$	$\frac{6.41 \pm 0.21}{7.4}$
VII (n = 6)	$\frac{5.35 \pm 0.09}{6.7}$	$\frac{1.34 \pm 0.08}{24.6}$	$\frac{3.32 \pm 0.14}{16.6}$	$\frac{219 \pm 6.0}{10.5}$	$\frac{167 \pm 4.0}{8.6}$	$\frac{1.29 \pm 0.04}{10.9}$	$\frac{5.45 \pm 0.13}{9.2}$
VIII (n = 8)	$\frac{7.04 \pm 0.36}{14.3}$	$\frac{1.45 \pm 0.08}{16.5}$	$\frac{3.06 \pm 0.15}{13.8}$	$\frac{181 \pm 4.0}{6.9}$	$\frac{221 \pm 5.0}{5.9}$	$\frac{0.82 \pm 0.02}{7.6}$	$\frac{6.70 \pm 0.27}{11.4}$

П р и м е ч а н и е. I - Рыбинское водохранилище, устье р. Сёблы; II - Рыбинское водохранилище, Дарвин-  
ский Борок; III - Ивановское водохранилище, Перетрусово; IV - Ивановское водохранилище, Омутня; V -  
Иваньковское водохранилище, Видогощь; VI - оз. Сиверское; VII - оз. Святое; VIII - придорожная лужа в Ива-  
новской области.

Т а б л и ц а 7

Морфологическая характеристика *Monhystera lemani* (♂♂)  
из разных популяций

Водоем (число особей, экз.)	L	α	b	c	K
I (n = 15)	$\frac{1.04 \pm 0.02}{8.1}$	$\frac{25.2 \pm 0.56}{8.7}$	$\frac{5.16 \pm 0.07}{5.0}$	$\frac{7.29 \pm 0.04}{6.5}$	$\frac{1.13 \pm 0.04}{12.4}$
II (n = 2)	$\frac{1.05 \pm 0.05}{6.1}$	$\frac{28.6 \pm 1.65}{8.1}$	$\frac{5.10 \pm 0.10}{2.8}$	$\frac{6.90 \pm 0.10}{2.0}$	$\frac{0.96 \pm 0.04}{5.1}$
III (n = 6)	$\frac{1.00 \pm 0.03}{7.2}$	$\frac{23.6 \pm 1.25}{13.0}$	$\frac{4.82 \pm 0.14}{7.4}$	$\frac{6.57 \pm 0.17}{6.3}$	$\frac{1.18 \pm 0.06}{11.9}$
IV (n = 5)	$\frac{1.14 \pm 0.04}{7.0}$	$\frac{26.9 \pm 1.95}{16.2}$	$\frac{5.02 \pm 0.14}{6.1}$	$\frac{7.50 \pm 0.27}{7.9}$	$\frac{1.18 \pm 0.08}{14.9}$
У (n = 9)	$\frac{1.27 \pm 0.01}{3.1}$	$\frac{23.6 \pm 0.96}{12.1}$	$\frac{5.32 \pm 0.07}{4.1}$	$\frac{6.59 \pm 0.11}{5.0}$	$\frac{1.30 \pm 0.05}{11.0}$

Т а б л и ц а 7 (продолжение)

Водоем (число особей, экз.)	M	X	N	S	T
I (n = 15)	$\frac{3.16 \pm 0.14}{17.2}$	$\frac{142 \pm 2.9}{7.9}$	$\frac{5.01 \pm 0.10}{7.8}$	$\frac{66 \pm 1.1}{6.4}$	$\frac{2.16 \pm 0.05}{9.8}$
II (n = 2)	$\frac{3.63 \pm 0.12}{4.9}$	$\frac{152 \pm 4.0}{3.7}$	$\frac{5.39 \pm 0.19}{5.0}$	$\frac{77 \pm 0.5}{0.9}$	$\frac{2.03 \pm 0.03}{2.0}$
III (n = 6)	$\frac{3.10 \pm 0.20}{15.6}$	$\frac{153 \pm 6.1}{9.8}$	$\frac{5.18 \pm 0.14}{6.7}$	$\frac{75 \pm 1.8}{5.9}$	$\frac{2.04 \pm 0.08}{10.2}$
IV (n = 5)	$\frac{3.10 \pm 0.30}{21.4}$	$\frac{153 \pm 5.8}{8.4}$	$\frac{5.25 \pm 0.24}{10.1}$	$\frac{74 \pm 0.8}{2.5}$	$\frac{2.06 \pm 0.09}{10.0}$
У (n = 9)	$\frac{2.76 \pm 0.12}{13.6}$	$\frac{192 \pm 2.1}{3.3}$	$\frac{5.43 \pm 0.19}{10.5}$	$\frac{107 \pm 2.2}{6.3}$	$\frac{1.80 \pm 0.04}{6.7}$

П р и м е ч а н и е. I – Рыбинское водохранилище, устье р. Сёблы; II – Ивановское водохранилище, Перетрусово; III – Ивановское водохранилище, Омутня; IV – оз. Сиверское; У – придорожная лужа в Ивановской обл.



(индекс „b“,  $C = 2.8-7.4$ ) и относительная длина хвоста (индекс „с“,  $C = 2.0-7.9$ , табл. 7). Наиболее подвержены изменчивости как у самцов, так и у самок признаки, характеризующие положение отверстия амфидов:  $C_K = 3.9-24.6$ ,  $C_M = 4.9-21.4$ .

По 13 признакам самки из Рыбинского и Иваньковского водохранилищ морфологически неразличимы. Самцы же четко дифференцируются по длине спикул. Так, средняя длина спикул у особей из Рыбинского водохранилища равна 66 мкм, у особей из Иваньковского водохранилища 76 мкм (табл. 7).

Довольно сильно, по нескольким морфологическим признакам, отличаются нематоды из придорожной лужи (Ивановская обл.) от нематод из остальных обследованных водоемов (водохранилищ и оз. Сиверского). Они значительно крупнее, имеют более длинный хвост, а самцы вооружены более длинной спикулой.

## Л и т е р а т у р а

1. Г а г а р и н В.Г. Пресноводные нематоды европейской части СССР. Л., 1981. 249 с.
2. A n d r á s s y I. Revision of the order Monhysterida (Nematoda) inhabiting soil and inland waters // Opusc. zool. (Magy.). 1981. T. 17-18. S. 13-47.
3. J u g e t L. Description de quelques formes rares ou nouvelles de Nématodes libres du bassin du Léman. // Bull. Soc. vaud. sci. natur. 1969. Vol. 70. P. 141-173.

## ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИДИОАДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ КОЛОВРАТОК. ЛОКОМОЦИЯ И ЛОКОМОТОРНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Проявления двигательной активности у коловраток чрезвычайно разнообразны, причем, как отмечали Л.А. Зенкевич и М.И. Константинова [2], «именно изучение коловраток, если учесть поистине неисчерпаемое многообразие их органов движения и всех показателей двигательного поведения, может оказаться особенно поучительным для понимания специфических законов движения „малых тел“ и их эволюции». Анализ двигательной и пищевой активности у коловраток позволил Л.А. Кутиковой [3] разработать принципиально новый „локомоторно-трофический“ подход к воссозданию исторического развития этой группы животных, который внес значительные коррективы в систематику и филогению коловраток.

Наиболее существенные функции движения и питания у коловраток в подавляющем большинстве случаев связаны с деятельностью одного и того же органа — коловращательного аппарата. Биение ресничек этого органа дает возможность коловраткам не только двигаться, но и создает торoidalные вихревые токи воды, сепарирующие взвешенные пищевые частицы и направляющие их к ротовому отверстию. Именно морфофункциональная специализация ресничной короны и совершенствование способов управления ею составляют, по мнению Л.А. Кутиковой [3], сущность адаптивной радиации коловраток, причем широкая эволюционная пластичность этого органа связана с особым „гидродинамическим“ принципом его работы. Физический смысл, определяющий сущность этого принципа, до настоящего времени не выяснен. Большинство попыток вскрыть механизм движения организмов с ресничным типом локомоции сводятся к выводу об особых, отличных от уже известных в гидродинамике физических законах, действующих в областях малых чисел Рейнольдса ( $Re < 1$ ) [2, 5, 6]. Поступательное движение коловраток в водной толще, сопровождающееся вращением вокруг продольной оси тела, спиральным характером траектории и изменением скорости самого движения, до настоящего времени не находит убедительного объяснения. Между тем коловратки способны активно регулировать параметры своего движения, что указывает на хорошо развитое у

них поведение, реализующее различные динамические характеристики своих ресничных аппаратов. Эволюция движения коловраток представляет не только как преобразование морфофункциональных особенностей локомоторных систем, но и как эволюция особого „гидродинамически“ организованного поведения.

В настоящем сообщении приводятся результаты исследования локомоторной активности коловраток и основных путей ее формирования.

В 1982–1983 гг. были изучены формы двигательной активности у 283 видов коловраток. Для 21 вида, относящихся к разным семействам, проведено измерение количественных показателей скоростных и траекторных характеристик. Анализ принципов функционирования коловращательного аппарата вызвал необходимость дополнительно исследовать характеристики движения у ряда других многоклеточных организмов с ресничными механизмами движения и близкими размерами – гастротрих, турбеллярий, онкомирацидиев и корацидиев. Количественные показатели движения определялись методом прямого измерения под бинокулярным микроскопом с многократной повторностью ( $n = 30-50$ ) в сопровождении с контрольными замерами скоростных показателей по данным микрокиносъемки. Учет скорости движения проводился лишь на участках траекторий, совпадающих с фокальной плоскостью микроскопа, что позволяло избегать пространственных искажений. Количественно регистрировались следующие параметры движения: абсолютная и относительная скорости ( $V_a$ ,  $V_o$ ), диаметр ( $D$ ) и длина шага ( $L$ ) винтовой траектории, число шагов спирали пройденного пути в одну секунду ( $N$ ). Абсолютная скорость движения по винтовой траектории определялась отдельно для спирального ( $V_c$ ) и для общего поступательного перемещения вдоль оси спирали ( $V_n$ ). При графическом представлении результатов многофакторного корреляционного анализа пространственная дендрограмма сети кратчайших расстояний совмещалась со сгруппированными методом главных компонент точками.

Оценить сущность преобразований двигательной активности и специфического локомоторно-трофического поведения невозможно без анализа механизма функционирования коловращательного аппарата. Данные киносъемки работающих коловращательных аппаратов позволили установить, что скорости движения водных потоков в области работающих ресничек высоки и составляют 2.4–5.3 тыс. мкм/с. Отсюда относительная скорость движения ресничных волн в воде варьирует в пределах 100–250, а местные значения  $Re$  – 1.2. Высокоскоростные потоки, омывающие парусоподобные плоскости метакрональных волн, позволяют рассматривать механизм происходящих здесь процессов с позиций преобладания инерционных сил, а не сил вязкости. С нашей точки зрения, принципиальная схема действия ресничной короны коловраток хорошо отражается моделью турбины с лопастями, имеющими крыловой профиль (рис. 1, А). В подъемной силе ( $F_1$ ) такой лопасти составляющими являются силы  $F_2$  и  $F_3$ , результирующие которых для всех лопастей короны обеспечивают как поступательный, так и вращательный мо-

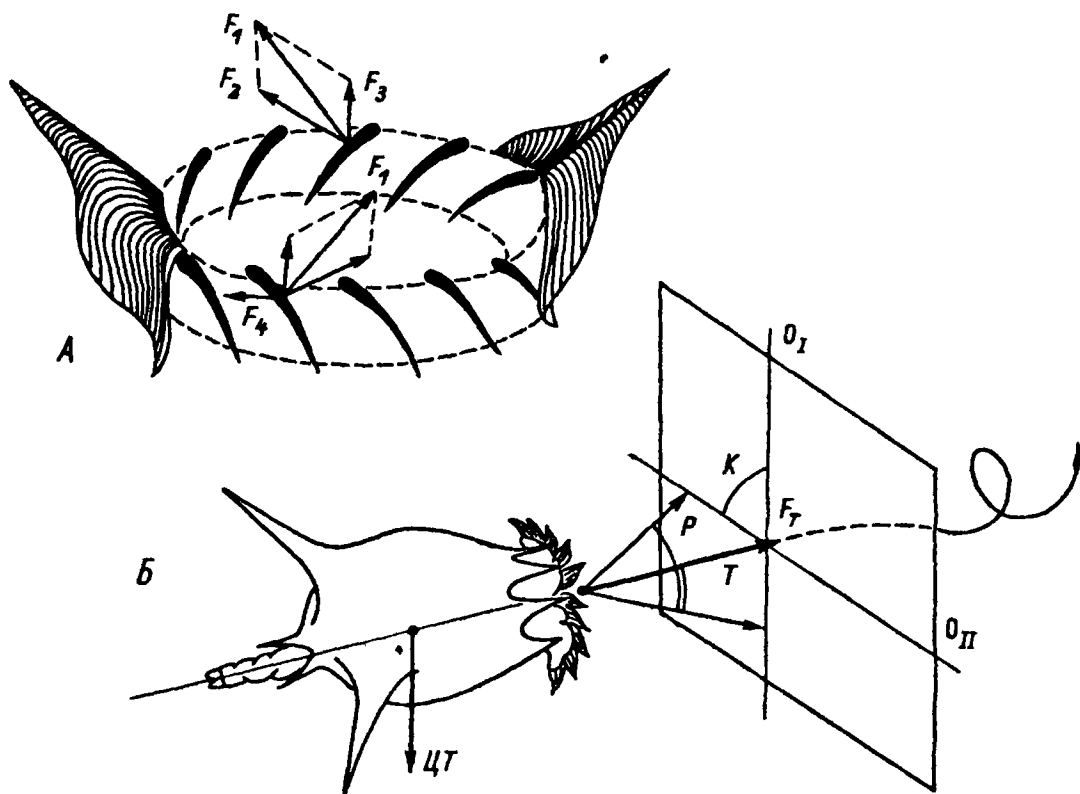


Рис. 1. Механизм и качественные особенности плавания коловраток.

А – принципиальная модель функционирования коловращательного аппарата (объяснение в тексте). Б – механизм перехода к винтовому способу плавания: цт – центр тяжести;  $F_t$  – тяговые усилия;  $\kappa$  – угол крена, лежащий в плоскости  $O_I-O_{II}$ ;  $\rho$  – рыскание;  $\tau$  – тангаж.

менты движения. Противодействующая вращению сила  $F_4$  – следствие „турбинного эффекта“, возникающего как реакция отклонения набегающего на лопасти потока. Различием сил  $F_2$  и  $F_4$  определяется вращение коловратки в ту или иную сторону, в то время как их равенство приводит к компенсации вращательного момента. В области, близкой к компенсационной точке, плавает, например *Keratella serrulata*, способная произвольно менять направление своего вращения вокруг продольной оси. Предложенная выше модель позволяет объяснить такие особенности плавания коловраток, как вращение при поступательном движении, изменение направления вращения, произвольный переход к движению по винтовой траектории, исходя из высокого скоростного градиента, меняющего условия обтекания вдоль тела животных от  $Re > 1$  до  $Re \ll 1$ . Объяснение причин винтового движения простейших, предложенное Л.Н. Серавиным [6], вряд ли переносимо на коловраток в связи со значительной поляризацией у последних точек приложения тяговых усилий и центра тяжести организма (рис. 1, Б).

Среди разнообразных способов плавания коловраток нами были выделены четыре основных: 1) поступательное прямолинейное дви-

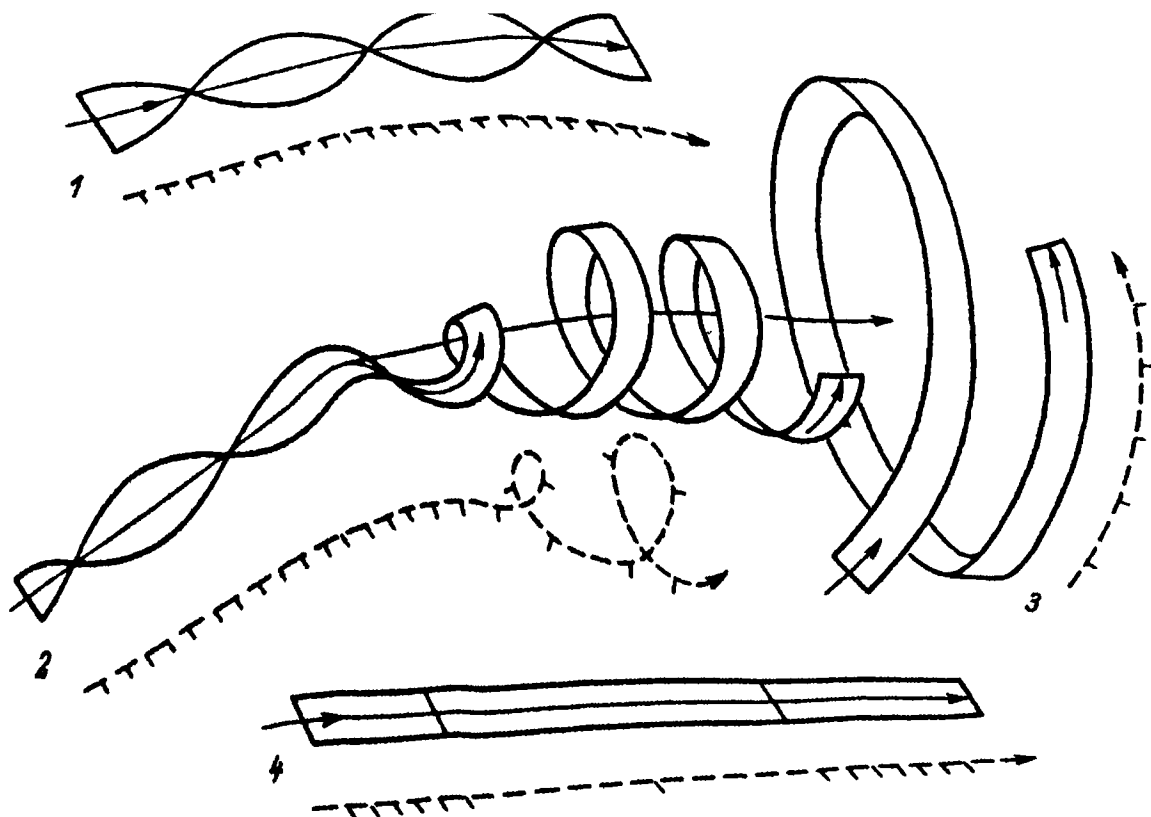


Рис. 2. Основные способы плавания коловраток.

Пунктирные стрелки – временной масштаб прохождения одинаковых отрезков пути: 1 – *Platylabus patulus*; 2 – *Keratella serrulata*; 3 – *Asplanchna priodonta*; 4 – *Microcodon clavus*.

жение с продольно-осевым вращением плывущего организма; 2) прямолинейно-вращательное движение, периодически переходящее в винтовое с малым диаметром витка; 3) движение организма без вращения вокруг продольной оси по спиральной траектории с чрезвычайно большим диаметром витка – „круговое” плавание; 4) прямолинейное движение с переменной скоростью, сопровождаемое лишь следами продольно-осевого вращения (рис. 2). Последний тип плавания отмечен только у *Microcodon clavus* и связан с уникальным для коловраток морфофункциональным строением его коловращательного аппарата, позволяющего произвольно изменять тягу ресничного движителя. Подавляющему большинству других коловраток присущи первые три типа плавания, с проявлением разного рода вращения.

Замеры скоростных значений плавания, проведенные у *Mytilina ventralis* и у ряда других видов, показали, что переход коловратки от прямолинейно-вращательного движения к винтовому влечет за собой значительное статистически значимое снижение скорости поступательного движения, составляющего для *M. ventralis* 32% (см. таблицу). Отмечавшаяся нами прежде стабильность ресничного биения коловращательного аппарата и поведенчески опосредованный переход от данного способа плавания к другому требуют более де-

## Количественные параметры плавания коловраток

№ п/п	Вид	$V_{абс}$ мкм/с	$\sigma_{V_{\alpha}}$	Диаметр шага, мкм	Длина шага, мкм	Длина тела, мкм	Re
1	Platytias quadri- cornis	514.4	37.6	3098.0	2877.6	400	0.210
2	Keratella cochle- aris	349.0	48.9	181.3	560.3	220	0.077
3	K. quadrata	183.4	48.0	375.1	619.8	300	0.055
4	Testudinella pa- tina	758.4	90.5	2787.3	2471.7	225	0.171
5	Lecane clostero- cerca	198.6	26.2	129.2	491.1	120	0.024
6	Brachionus caly- ciflorus	904.5	113.6	220.6	984.7	350	0.317
7	Euchlanis triqu- etra	863.2	81.6	974.2	381.7	400	0.345
8	Asplanchna pri- odonta	122.6	14.4	833.7	1733.3	450	0.055
9	Habrotrocha rosa	734.5	52.1	-	278.0	330	0.242
10	Synchaeta pecti- nata	996.4	260.7	558.6	3126.7	325	0.324
11	Microcodon cla- vus	102.3	16.2	614.5	100.3	100	0.010
12	Monommata astia	91.2	19.3	46.3	6236.1	180	0.016
13	Mytilina ventralis*	489.9	59.1	48.2	152.6	225	0.110
14	M. ventralis**	719.7	36.5	1678.0	2263.8	225	0.162
15	Cephalodella forficula	360.6	13.9	70.9	1259.0	225	0.081
16	Habrotrocha ser- pentes	326.5	12.6	-	292.9	375	0.122
17	Lophocharis sal- pina	208.1	14.9	345.3	2448.8	120	0.025
18	Lepadella ovalis	333.4	34.5	214.3	837.8	200	0.067
19	Lecane pusilla	293.6	9.5	162.3	241.8	117	0.034
20	Cephalodella auri- culata	87.0	4.8	89.4	2033.4	74	0.006
21	Trichocerca pu- silla	199.9	25.5	179.2	140.9	157	0.031
22	Itura aurita	62.6	7.1	232.6	349.2	150	0.009

\* При круговом движении.

\*\* При прямолинейном движении.

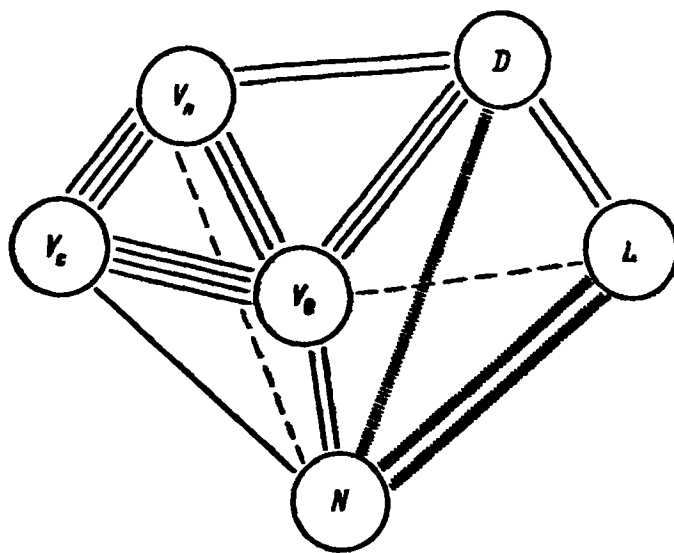
тального рассмотрения в этом процессе роли морфофункциональных особенностей работы ресничной короны и активного поведения.

Совершенно очевидно, что крутящий момент, создаваемый силой  $F_2$  (или  $F_4$  в случае „турбинного“ эффекта), порождается самим принципом действия коловращательного аппарата и (используя общепринятую аэрогидродинамическую терминологию) приводит к постоянно присутствующему угловому отклонению по крену (рис. 1, Б, К). Любое отклонение в направлении движения по рысканию (р) или тангажу (т) приводит к сложению их моментов с моментом крена и, следовательно, к „срыву“ в штопорное, винтовое движение.

Визуальные наблюдения и специально проведенная экспериментальная проверка показали, что отклонения по рысканию или тангажу у плавающих коловраток осуществляются поведенчески обусловленным перекосом коловращательного аппарата или отклонением ноги. Переход к винтовому плаванию практически всегда сопровождался ускоренным поступлением пищевых частиц в желудок, активизацией работы мастакса и происходил неизменно в локальных зонах с искусственно повышенным содержанием пищевой взвеси. Физический смысл этой ситуации, на наш взгляд, аналогичен случаю движения автомашины „юзом“, когда тяга и реальное направление движения разнонаправленны.

Таким образом, переход к винтовому движению может рассматриваться как гидродинамическое торможение с целью переключения большей части мощности ресничной короны с локомоторных на трофические цели. Графы парного корреляционного анализа количественных параметров движения у 21 вида коловраток наглядно показывают принципиальный механизм такого переключения (рис. 3). У коловраток средние скорости прямолинейного, спирального и относительного движения различаются своими величинами. Эти отличия воплощают неодинаковый вклад сил в результирующую тяги, определяющую тот или иной тип движения. Так, в создание прямолинейной скорости больший вклад вносят силы  $F_3$ , в то время как скорость по спирали составляют в значительной степени моменты крена сил  $F_2$ ,  $F_4$ . Относительная скорость, будучи отношением действительных темпов перемещения в среде (по прямой или по спирали в зависимости от типа движения) к линейным размерам коловратки, представляет скоростное выражение удельного энергетического потенциала коловращательного аппарата.

Поведенческие акты, позволяющие активно перейти к винтовому типу плавания, „подключают“ к скоростным характеристикам прямолинейного движения ряд новых показателей: диаметр витка, длину и частоту шагов спиральной траектории. Наиболее важным оказался диаметр витка спирали. Очевидно, при изменении значений диаметра от нуля до бесконечности относительная скорость (своего рода вододвигательный потенциал) будет переходить от  $V_0$ , равной  $V_n$ , до  $V_0$ , равной  $V_c$ , и, следовательно, в крайних случаях будет полностью вырождаться в локомоторную форму. При некотором же оптимальном сочетании диаметра, длины и частоты шагов фактическая скорость движения оказывается ниже, чем позволяют неизменные мощностные характеристики коловращательного аппарата.



—1 —2 —3 —4 —5 —6 —7

Рис. 3. Граф корреляционных отношений скоростных и траекторных характеристик плавания коловерток.

1 —  $-0.2$ ; 2 —  $-0.3$ ; 3 —  $0.4$ ; 4 —  $0.2$ ; 5 —  $0.2-0.4$ ; 6 —  $0.4-0.6$ ; 7 —  $0.7-0.9$ . Остальные объяснения в тексте.

В активном управляемом переключении работы коловращательного аппарата с движения тела коловратки относительно воды (локомоция) на движение воды относительно тела (трофия) и состоит, по видимому, сущность эволюционного развития их локомоторно-трофического поведения, реализованного в уникальной для имагинальных стадий многоклеточных животных форме — активном гидродинамическом торможении. Исследование характера типичных для вида траекторий выявило существенные различия в способностях к маневрированию у разных групп коловраток. Так, бделлоиды оказались практически лишенными этих способностей (рис. 4). У коловраток с относительно малой маневренностью, таких как виды родов *Hexarthra*, *Filinia*, *Monommata*, *Polyarthra* и др., изменение направленности достигается резкими прыжками при помощи дополнительных органов локомоции. Представители семейств *Gastropodiidae* и *Brachionidae* неизменно показывали высокую маневренность, всецело определяемую, как было показано нами ранее, поведенческой активностью [4].

Полученные нами значения относительных скоростей для 21 вида коловраток в целом подтверждают вывод Зенкевича [1] об экспоненциальном снижении относительной скорости при возрастании размеров организмов. Однако они же обнаруживают и существенные отличия от прежних результатов. Так, относительные скорости плавания у коловраток оказались не ниже, а, напротив, выше таковых у турбеллярий как при их плавании, так и при ползании (рис. 5). По относительной скорости движения коловратки превосходят и большинство инфузорий (исключая подвижных кругоресничных) со сходными размерами тела.





Рис. 4. Характерные траектории движения коловраток.

1 — *Hexarthra fennica*; 2 — *Philodina tridentata*; 3 — *Keratella testudo*; 4 — *Ploesoma truncatum*. Остальные объяснения в тексте.

Плывание коловраток осуществляется в диапазоне „переходных“ чисел Рейнольдса, причем передний ресничный отдел функционирует в условиях преобладания инерционных сил, в то время как в обтекании остального тела безраздельно господствуют вязкие силы. Высокие значения скоростных характеристик у коловраток приводят к выводу об исключительной эффективности их ресничных движителей, намного превосходящей таковую у турбеллярий и большинства простейших. Этот факт не позволяет согласиться с предположением Зенкевича [1] о прямой пропорциональности между скоростью движения ресничных организмов и относительной долей ресничной поверхности в их покровах. Совершенно очевидно, что турбеллярии и многие простейшие используют принципиально иной механизм движения, нежели коловратки. У первых тяга создается суммой отдельных гребных ударов ресничек, у коловраток же гребные удары служат главным образом для создания потока воды, омывающего пространственные ресничные конструкции — метакрональные волны, создающие основные тяговые усилия уже на иных принципах.

Характерно, что остальные многоклеточные, если и имеют подобный коловраткам тип ресничного движителя, то только на личиночных стадиях, например личинки ряда трохофорат, онкомирацидии. Локомоция коловраток — локомоция личиночного типа. Высокие ско-

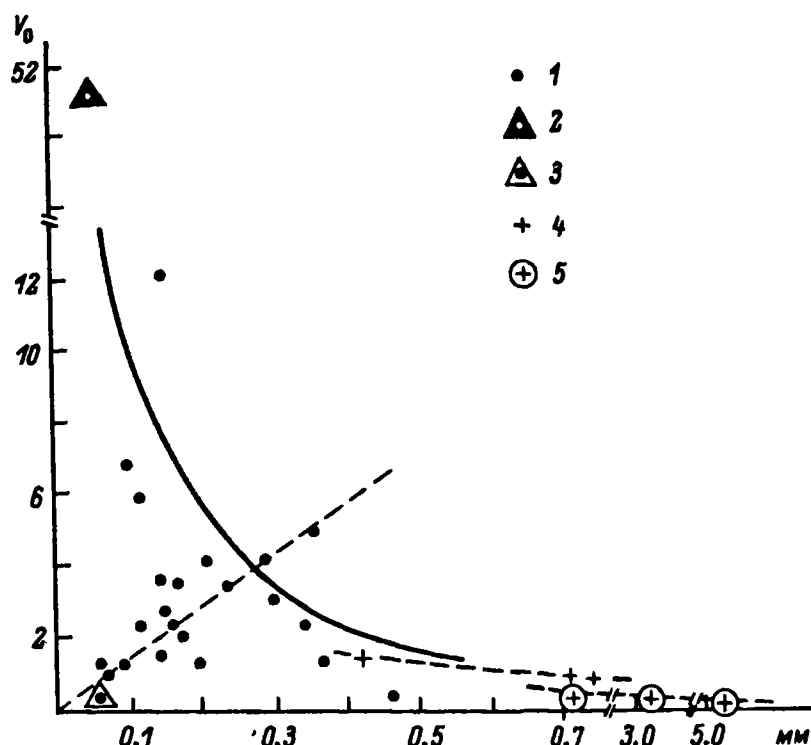


Рис. 5. Относительная скорость плавания коловраток и ряда других ресничных многоклеточных.

1 – коловратки; 2 – онкомирацидий *Dactylogyrus* sp.; 3 – корацидий *Triaenophorus nodulosus*; 4 – плавающие турбеллярии; 5 – ползающие турбеллярии. По оси ординат – относительная скорость; по оси абсцисс – длина тела в мм.

рости плавания, отмеченные нами у онкомирацидиев *Dactylogyrus* sp. ( $V_0 = 51.5$ ), позволяют судить об энергетическом потенциале движителя типа коловращательного аппарата. Напротив, корацидии *Triaenophorus nodulosus*, плавающие только за счет гребных взмахов ресничек, не способны двигаться с сопоставимыми онкомирацидиям скоростями. Между тем их размеры и частоты биения ундулоподий очень близки ( $L = 45-50$  мкм,  $f = 9-10$  Гц) (рис. 5). Скоростной диапазон у коловраток, многократно превышающий таковой у корацидиев, все же намного меньше, чем у онкомирацидиев. Существенная разница в эффективности движения коловраток и онкомирацидиев объясняется, по-видимому, не столько большими размерами первых, сколько появлением у коловращательного аппарата дополнительной функции – концентрирования частиц пищевой взвеси. У непитающихся онкомирацидиев, с ярко выраженным поисковым поведением, энергетический потенциал ресничного движителя используется лишь для локомоции.

Многомерный анализ количественных показателей скоростных, траекторных и размерных характеристик подтверждает редукцию локомоторных потенциалов коловраток с усилением трофической функции их ресничной короны (рис. 6). В правую, положительную по абсциссе  $E_1$  часть блок-схемы включаются виды коловраток со слаборедуцированной локомоцией ( $Re = 0.162-0.345$ ). У предста-

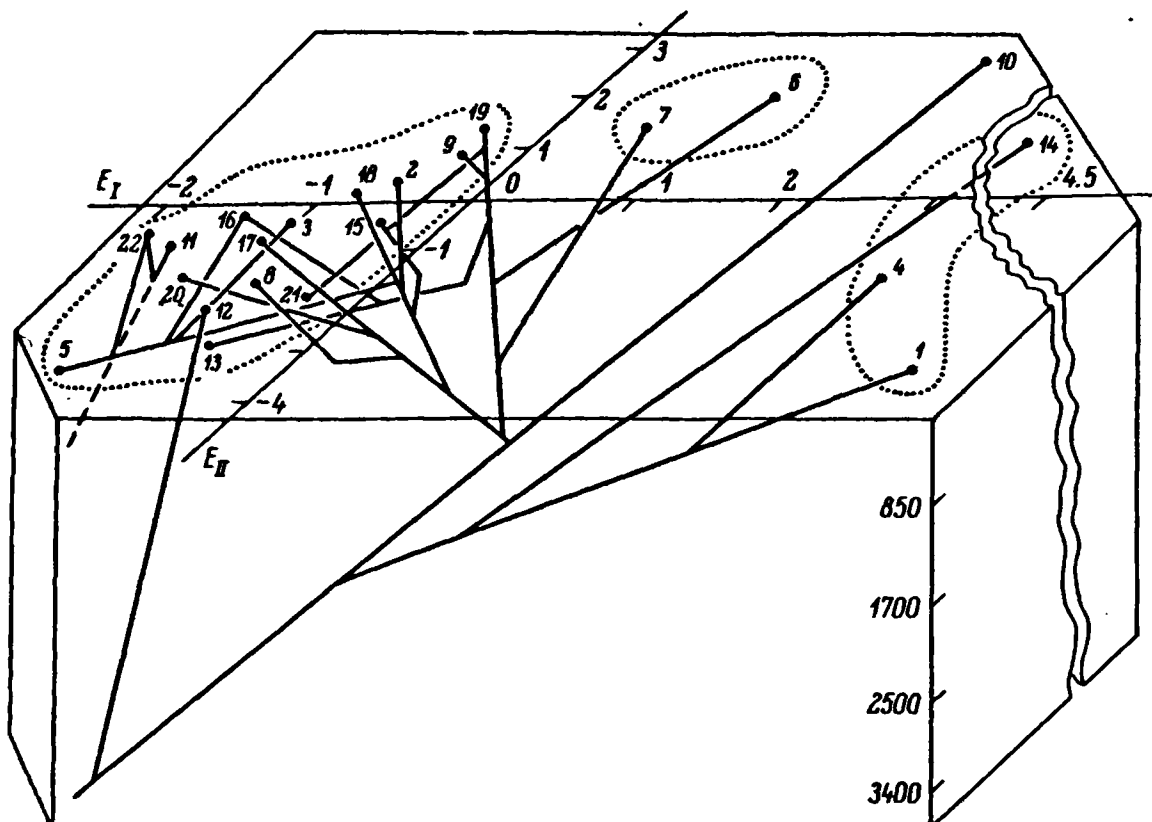


Рис. 6. Пространственная дендрограмма скоростных и траекторных характеристик коловраток.

Номера точек на плоскости главных компонент ( $E_I$ ,  $E_{II}$ ) соответствуют порядковым номерам видов в таблице. По вертикальной оси — расчетные расстояния кратчайшей сети (в относительных единицах). Остальные объяснения в тексте.

вителей этой группы в деятельности ресничного модуля локомоторное поведение также преобладает над трофическим. Успешное добывание пищи этими видами, за исключением лишь *Mytilina ventralis* (рис. 6, 14, 13), в значительной мере определяется пищевой специализацией, особенностями их морфологии и экологии. Так, *Synchaeta pectinata* (рис. 6, 10) и *Brachionus calyciflorus* (рис. 6, 6) питаются крупными и тяжелыми водорослевыми клетками. *Testudinella patina* (рис. 6, 4), *Platylas quadricornis* (рис. 6, 1) и *Euchlanis dilatata* (рис. 6, 7) сепарируют взвешенные пищевые частицы, закрепившись на субстрате с помощью ноги и клейкой нити. Характер траекторий их движения больше зависит от морфологии панцирей, чем от активного управления локомоцией.

В левую, отрицательную по  $E_I$  часть блок-схемы группируются коловратки с сильно редуцированной локомоцией и преобладанием трофических аспектов деятельности коловращательного аппарата над локомоторными. Большая часть этих видов плавает с невысокими скоростями ( $Re = 0.064-0.11$ ). Морфологические и функциональные особенности их ресничных органов ориентированы на сепарацию самых тонких фракций пищевой взвеси, что требует и боль-

ших энергозатрат, или же на создание обширных ловчих круговоротов воды, как у хищной *Asplanchna priodonta* (рис. 6, 8).

Пространственная дендрограмма кратчайшей сети позволяет судить о многообразном, часто конвергентном (рис. 6, 12, 13, 20) пути преобразования ресничного модуля из исключительно локомоторного органа личиночного типа в локомоторно-трофические и даже трофо-локомоторные ресничные аппараты современных коловраток. Если учесть приведенные выше результаты, то основные этапы переориентации функции короны коловраток с локомоторных на локомоторно-трофические функции можно представить следующим образом.

1. Наличие только локомоторного вододвижения и связанного с ним поведенческого управления. Переход к питанию пассивный, только через прикрепление к субстрату (*Bdelloida*, рис. 6, 9, 16).

2. Главенствующая роль принадлежит локомоторному вододвижению, но питание становится возможным и при плавании за счет пассивного гидродинамического торможения (слизистые домики, клейкие нити, выросты и форма панцирей). Активное локомоторно-трофическое поведение присутствует лишь в зачаточном виде (рис. 6, 1, 4, 6, 7, 10).

3. Становится возможным поведенчески активное переключение типа вододвижения с локомоторного на трофическое за счет активного гидродинамического торможения (переход на „тормозящие” траектории). Окончательно складывается уникальное для многоклеточных организмов локомоторно-трофическое поведение с гидродинамическими приемами его реализации (рис. 6, 13, 14).

4. Главенствующая роль полностью переходит к трофическому вододвижению, что приводит к значительному снижению локомоторных характеристик (переход к вторичной факультативной сессильности или к неизменяемому активно „трофическому” стилю кругового плавания; компенсация редуцирующейся локомоции прыжками). Активное управление деятельностью коловращательного аппарата преобразуется в трофо-локомоторное поведение (рис. 6, 11, 17, 20, 22).

Локомоции и локомоторному поведению принадлежит первенство в создании исключительно эффективного морфофункционального модуля коловращательного аппарата, что полностью соответствует представлениям Л.А. Кутиковой [3]. Однако вся история идиоадаптивной радиации этой группы представляется историей борьбы с локомоцией, морфоэкологической и поведенческой сменой локомоторных функций трофическими.

Плаванию принадлежит важнейшая роль в передвижении коловраток, однако оно далеко не исчерпывает всех видов локомоции у них. Наблюдения за локомоторной активностью у коловраток позволяют выделить у них следующие способы локомоции: плавание, ползание, резкие прыжки, паденичное шагание, „протискивание” и прикрепленное к субстрату существование. Последнее можно рассматривать как локомоцию с нулевым эффектом. Каждый из способов локомоции

сопровождается и специфическими механизмами, реализующими локомоторную поведенческую деятельность.

Исходя из критерия непрерывности морфофункциональных и этологических преобразований, а также приводимых выше данных, схема эволюции локомоторных систем у коловраток приобретает следующий вид. Наиболее полно весь набор типов локомоции представлен только у бделлоид (рис. 7, 1-4). Среди представителей этой группы есть виды, в равной степени использующие разные типы движения (*Philodina*), и виды, отдающие предпочтение лишь некоторым из них. Так, виды семейства *Adinetidae* передвигаются только пяденичным шагом, совмещенным с ползанием. Для представителей родов *Rotaria* и *Habrotrocha* более характерны пяденичное движение и плавание. Населяющие аэрофитные мхи виды рода *Macrotrachela* предпочитают неподвижное прикрепление к субстрату, изредка передвигаясь пяденичным ходом. Значительная утрата двигательной активности и специфические условия занимаемой ими экологической ниши приводят к появлению принципиально нового типа движения, названного нами „протискиванием“. При „протискивании“ коловратка, подобно пяденичному перемещению, использует периодические изгибания своего тела, но не на вентральную, а на дорзальную сторону, снабженную ориентированными назад шиповидными выростами. Эти выросты, цепляясь за неровности субстрата, позволяют дорзовентрально уплощенным коловраткам протискиваться между плотно прилегающими друг к другу листочками мха.

Ни одна из других групп коловраток, кроме бделлоид, не имеет ни столь полного набора типов движения, ни уникального мускульного хода типа пяденичного, ни такого примитивного ресничного плавания. Архаичность бделлоидного типа локомоции и локомоторного поведения подтверждает также наименьшие частоты биения ресничек короны (9-10 Гц), менее затронутый олигомеризацией кожно-мускульный мешок, высокие скорости маломаневренного плавания и, наконец, парный коловращательный аппарат.

Представители отрядов *Monimotrochida* и *Paedotrochida* имеют в своем составе как облигатно сессильные, так и только плавающие формы. В обеих группах переход к прикрепленному образу жизни приводит к распадению жизненных циклов у коловраток на сессильные взрослые стадии и мобильные личиночные. Представители плавающих родов этих отрядов, согласно критерию непрерывности, могли вести свое начало только от личиночных стадий древних представителей этих отрядов с распавшимся жизненным циклом, что подтверждает выводы Ремане [7], основывающиеся на сравнительно-морфологическом изучении.

Таким образом, появление личиночной стадии в жизненном цикле коловраток служило, по-видимому, „эволюционной мастерской“, в которой перед сменой типов локомоции коловратки могли совершенствовать конструктивные модули ресничных корон и создавать новые механизмы локомоторно-трофического поведения. Переход к облигатному плаванию, требующий снижения скоростных характеристик, сопровождается либо пассивным торможением (слизистые до-

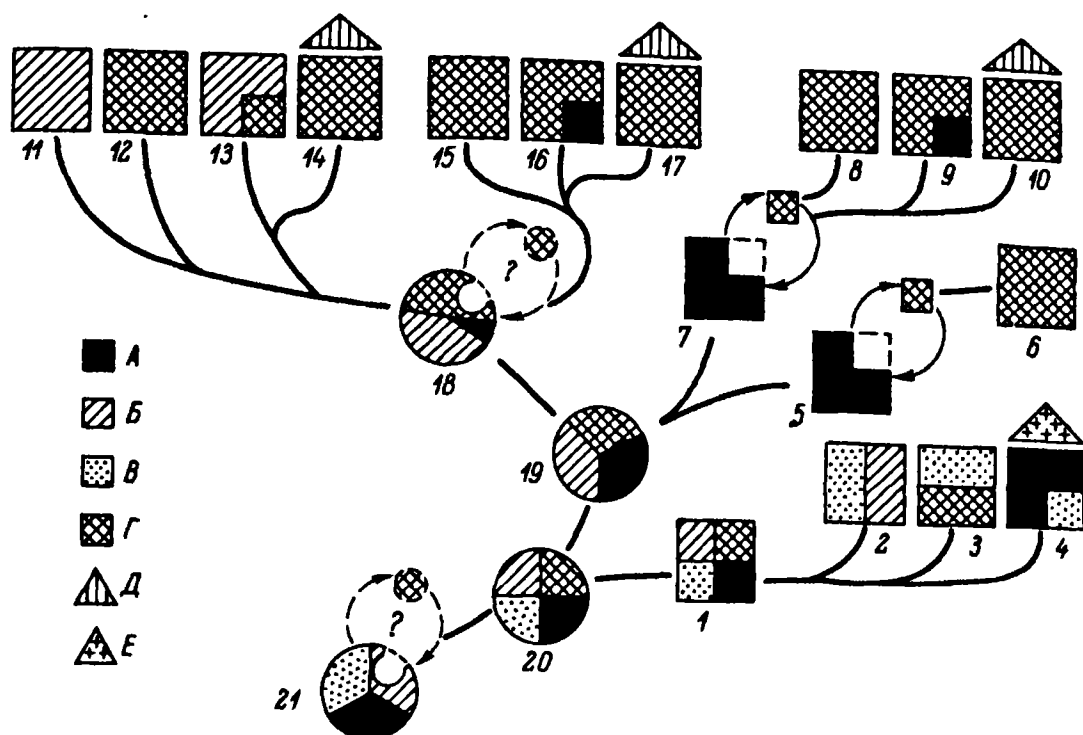


Рис. 7. Схема эволюции локомоторных типов у коловраток.

А – прикрепление к субстрату; Б – ползание; В – пяденичное шага-  
ние; Г – плавание; Д – прыжки; Е – протискивание. Квадраты –  
существующие ныне типы локомоции. Треугольники – принципиально  
новые современные формы локомоции, восполняющие снижение раз-  
нообразия и эффективности двигательной активности коловраток.  
Круги – гипотетические наборы типов локомоции. Круговые  
стрелки, выносящие малые квадраты, – распадение жизнен-  
ных циклов на личиночные и имагинальные стадии с разными  
формами локомоции. 1 – отряд Bdelloida; 2 – род Adineta; 3 –  
род Philodina; 4 – роды Macrotrachela и Dissotrocha; 5 –  
род Acyclus; 6 – род Collotheca (C. pelagica); 7 – род Flo-  
scularia; 8 – род Conochilus; 9 – род Testudinella; 10 –  
роды Hexarthra и Filinia; 11 – род Dicranophorus; 12 – род  
Asplanchna; 13 – сем. Notommatidae; 14 – род  
Scaridium; 15 – род Keratella; 16 – род Euchlanis;  
17 – роды Polyarthra и Eudactylota. Гипотетические  
исходные формы локомоции: 18 – для надотряда Pseudotrocha;  
19 – для Pseudotrocha и Gnesiotrocha; 20 – для Bdel-  
loida; 21 – для всех Rotatoria.

мики Collothecidae и Conochilidae), либо активным плавани-  
ем по тормозящим траекториям (Hexarthridae и Filiniidae).  
У филиний среди Gnesiotrocha наиболее развито локомоторное по-  
ведение. Узкая специализация на одном типе движения и подавление  
локомоторных функций ресничной короны трофическими приводит к  
появлению нового типа локомоции – прыжков, компенсирующих ут-  
рачиваемое ресничное плавание.

Способы локомоции у коловраток надотряда Pseudotrocha  
демонстрируют поразительное сходство с плавающими Monimotro-

cha. У *Pseudotrocha* облигатное плавание также сопровождается как пассивным торможением (клейкие нити, выросты панциря, большие размеры тела), так и активным движением по круговым тормозящим траекториям (рис. 7, 8, 12, 15). Значительная редукция локомоторной функции ресничной короны и здесь приводит к прыжковому восполнению недостаточной подвижности (рис. 7, 10, 14, 17).

Подобно представителям отряда *Monimotrochida*, в состав отряда *Plolmida* включаются формы, сочетающие два типа локомоции (рис. 7, 9, 13, 16). Параллельность развития локомоторных систем у коловраток, на которую указывала и Кутикова [3], и широкое распространение облигатного плавания заставляют усматривать сходство в „методе“ происхождения *Monimotrochida* и *Paedotrochida*. Аргументом в пользу этого служит и серьезное изменение модуля ресничной короны: смена направления метахронизма, повышение частот биения ундулоподий до 14–29 Гц, которое могло формироваться только на лишенном трофических функций локомоторном уровне личиночного движения.

Правомерность гипотетических форм, связывающих *Pseudotrocha*, *Gnesiotrocha* (рис. 7, 19) и *Bdelloida* (рис. 7, 20), не вызывает сомнения, так как они абсолютно аналогичны ныне живущим *Bdelloida* или близким им формам. Комплект типов локомоции современных бделлоид и соответственно их бделлоидоподобных предшественников вероятен из-за совмещения ими взаимоисключающих типов локомоции – мышечной (пяденичное движение) и высокоэффективной ресничной. Как было показано Зенкевичем [1], эволюция мускульного движения альтернативна ресничной локомоции. В свою очередь эволюция ресничного движения в пределах группы коловраток ведет к почти полной утрате кожно-мускульного мешка. В рамках единого организма одновременное совершенствование двух альтернативных направлений локомоции методом отбора невозможно. Это возможно лишь в единственном случае, когда предшествующая примитивно ползающая форма, способная к пяденичному движению, имеет в своем жизненном цикле активно плавающую личинку. Включение доведенного до совершенства ресничного модуля локомоции в состав целостного организма с мускульным типом движения объясняется, по-видимому, растущей трофической функцией ресничного аппарата, связанного с планктотрофностью личинок и переходом на новый, суспензионный тип питания взрослой стадии праколовраток. Доводом в пользу приведенного выше суждения служит и отмечающаяся у *Gnesiotrocha* комбинаторика локомоций, характерных для личиночных и взрослых стадий (рис. 7, 9, 16). Наконец, реальность облика предполагаемого нами праколовраточного организма не вызывает сомнений, так как полностью соответствует таковому современных моногеней. На наш взгляд, именно от общих с моногеней корней и берет начало бделлоидный конгломерат локомоторных типов.

На эктопаразитический образ жизни коловраточных предков указывает, с нашей точки зрения, сам характер пяденичного движения, при котором организм постоянно сохраняет прочную связь с субстра-

том, поочередно меняя лишь точки фиксации. Этот тип движения обретает смысл только в ситуациях, когда характер субстрата далеко не безразличен для перемещающегося организма, в то время как удержание на нем осложнено либо его малыми размерами, либо его подвижностью. Действительно, обладателями пяденичного стиля движения оказываются среди различных групп водных беспозвоночных только эктосимбионты в широком понимании симбиоза. Так, пяденичная локомоция свойственна плоским червям, моногенеям, немуртинам рода *Malacobdella*, пиявкам, олигохетам рода *Carcinobdella*. Для всех этих организмов субстрат — непосредственный источник пищи.

Эволюция способов движения у коловраток приводит к следующим выводам.

1. В ходе адаптациогенеза у коловраток совершенствуются лишь отдельные формы двигательной активности (как правило плавание), в то время как остальные безвозвратно теряются. Однако обеднение разнообразия двигательной активности и прогрессирующее снижение эффективности локомоции, следующее за сменой функций ресничной короны, оказываются не эволюционным тупиком, а, напротив, центром происхождения новых типов локомоции и локомоторного поведения.

2. Эволюция двигательной активности коловраток сопровождается множественными параллелизмами в локомоторном поведении, причем независимо появляющееся в разных группах прыжковое поведение возникает на морфологически разнокачественной основе (выросты тела, кутикулярные образования, нога, пальцы).

3. Типы локомоции и локомоторного поведения коловраток ведут начало от двигательных систем полимиарных, лишенных ресничек организмов, жизненный цикл которых включал активно плавающих ресничных личинок. Появление трофических функций у исходно локомоторного аппарата создает условия для возникновения нового плана организма и формирования особого локомоторно-трофического поведения с гидродинамическими приемами его реализации.

4. Параллелизм в развитии типов локомоции и локомоторного поведения коловраток определяется, с одной стороны, канализирующим действием среды обитания (прыжковое поведение в толще воды, „протискивание“ среди листочков мха), с другой — уменьшением разнообразия морфофункционального базиса в ходе предшествующей специализации.

5. Разделение жизненного цикла на взрослую и личиночную стадии способствует кардинальным перестройкам органов локомоции и связанного с ними управляющего поведения и указывает на относительную автономность модуля коловращательного аппарата.

## Л и т е р а т у р а

1. Зенкевич Л.А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных // Журн. общ. биологии. 1944. Т. 5, № 3. С. 129-170.



2. З е н к е в и ч Л.А., К о н с т а н т и н о в а М.И. Движение и двигательный аппарат коловраток // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 3. С. 345-364.
3. К у т и к о в а Л.А. Коловратки. Л., 1970. 744 с. (Определители по фауне СССР).
4. М а р к е в и ч Г.И. Об избирательности *Brachionus rubens* при заселении субстрата // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1978, № 39. С. 37-40.
5. С е р а в и н Л.Н. Некоторые гидродинамические аспекты движения ресничных инфузорий // Вестн. ЛГУ. Биология. 1970. № 21. С. 41-47.
6. С е р а в и н Л.Н. Почему инфузории, плавая, вращаются вокруг продольной оси тела // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 86. С. 19-23.
7. R e m a n e A. Rotatorien: Klassen und Ordnungen Tierreichs. Leipzig. 1929-1933. Bd 4, N 2. 576 S.

## МШАНКИ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Среди беспозвоночных пресноводные мшанки по числу видов занимают весьма скромное место. Это наряду с трудностями их систематики, видимо, и послужило причиной слабой изученности фауны мшанок в водоемах нашей страны.

Специальных статей, посвященных мшанкам волжских водохранилищ, почти нет. Отрывочные сведения по этой группе животных встречаются в работах по бентосу или фитофильным сообществам р. Волги до ее зарегулирования [8, 10] и р. Оки [1, 6, 7].

В современных работах по фауне зарослей некоторых волжских водохранилищ [9, 11] есть лишь указания о значительной роли этих животных в обрастаниях. И только в последнее время появились две специальные статьи по мшанкам Саратовского водохранилища в районе Самарской Луки [2, 3].

В монографии „Волга и ее жизнь” приводится 12 видов мшанок, причем для Верхней Волги отмечено только 3, для Средней – 7 и для Нижней – 5 видов [4]. Эти сведения собраны из обширного числа работ, посвященных гидробиологии Волги, и они отражают скорее фрагменты прошлого, чем настоящего распространения мшанок по водохранилищам.

Мшанки в массе могут развиваться как на водных растениях, так и в обрастаниях различных субстратов, находящихся в толще воды и способных служить опорой этим прикрепляющимся животным.

Слабая изученность состава и распространения мшанок в водохранилищах р. Волги и определила задачу наших исследований, проводившихся в 1981–1982 гг. на водохранилищах Верхней Волги, Рыбинском и Иваньковском, и в 1983 г. – на водохранилищах Средней и Нижней Волги, Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском.<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Выражаю глубокую благодарность заведующему лабораторией водных растений ИБВВ АН СССР В.А. Экзерцеву и научному сотруднику Л.И. Лисицыной за помощь в сборе материалов и определении макрофитов.

В настоящей статье рассматриваются видовой состав и распространение мшанок в водохранилищах Средней и Нижней Волги и частично используются материалы предыдущих сборов.

Помимо водохранилищ, обследовано около 40 их притоков (реки и ручьи). В общей сложности материалы собраны на 63 станциях.

Мшанок собирали с различных водных растений, затопленной древесины, буев, пней и т.д. При обработке проб пользовались определенными таблицами Лакура [13] и Манди [14].

## Э л е м е н т ы   с и с т е м а т и к и   и м о р ф о л о г и и   м ш а н о к

До сих пор нет общепринятой систематики мшанок: пересматриваются крупные систематические категории, а также и виды. Одни исследователи относили большинство пресноводных мшанок к классу *Phylactolaemata* [13, 14], другие, в том числе и В.А. Догель [5], считали эту систематическую категорию отрядом, а всех мшанок объединяли в класс *Bryozoa*, входящий в тип *Tentaculata*. Совсем недавно предложен новый тип — *Lophophorata* [12], куда входят плеченогие, мшанки, форониды. Мы пользуемся систематикой мшанок, данной В.А. Догелем [5]. Ниже приводится систематический список пресноводных мшанок, найденных в водохранилищах Волги.

### Тип *TENTACULATA*

#### Класс *B r y o z o a*

#### Отряд *Phylactolaemata*

#### Сем. *Fredericellidae*

#### *Fredericella sultana* (Blumenbach)

#### Сем. *Plumatellidae*

#### *Hyalinella punctata* (Hancock)

#### *Plumatella casmiana* Oka

#### *P.emarginata* Allman

#### *P.fruticosa* Allman

#### *P.fungosa* (Pallas)

#### *P.repens* (L.)

#### Сем. *Cristatellidae*

#### *Criostatella mucedo* Cuvier

*Paludicella articulata* (Ehrenberg)

Работами Манди [14], Манди и Торп [15] выделяется еще один – очень близкий к *Plumatella fungosa* вид – *P. coralloides* Allman. Эти виды различаются по форме колоний, по некоторым показателям ферментов, но идентичны по статобластам. Однако, учитывая сильную морфологическую изменчивость колоний, которая может зависеть от происхождения – из статобластов (бесполое размножение) или из личинок (половым путем), возраста колонии, формы и типа субстрата, состава пищи, гидрохимических условий, самостоятельность вида *P. coralloides* вряд ли можно считать очевидной, поскольку нет доказательств репродуктивной изоляции указанных видов – единственного бесспорного критерия вида.

Считаем полезным привести описание колоний и статобластов мшанок, обнаруженных в волжских водохранилищах. Рисунки выполнены с препаратов, фиксированных формалином.

*Fredericella sultana* (Blumenb.) (рис. 1).

Зоарий ветвистый (рис. 1, а). Трубки цистидов коричневого цвета, длинные. Колонии обычно растут, приподнимаясь над субстратом. Статобластов продуцируется сравнительно немного, часто они располагаются парами. Статобласты – от яйцевидной до удлинено-овальной формы длиной 406–462 мкм, шириной 224–238 мкм, отношение средней длины к средней ширине ( $\frac{l}{d}$ ) равно 1,8 (рис. 1, б).

Чаще всего попадаются на затопленной древесине, иногда на большой глубине.

*Hyalinella punctata* (Hancock) (рис. 2).

Зоарий мягкий, полупрозрачный, светло-серого или зеленоватого цвета. Зооиды располагаются линейно (рис. 2, а). Колонии стелющиеся, не образуют толстых наростов. На первый слой зооидов сверху могут нарастать новые ряды проростков. Статобласты крупные длиной 462–574 мкм, шириной 322–392 мкм (рис. 2, б), широкоовальные, отношение длины к ширине равно 1,4–1,5. В средне- и нижневолжских водохранилищах они несколько крупнее, чем в верхневолжских.

Предпочитают поселяться на затопленной древесине (свежей или разлагающейся) и очень редки на макрофитах.

*Plumatella casmiana* Oka (рис. 3).

Колонии ветвистые, стелющиеся, не образуют мощных наростов. Трубки цистидов хитиновые, светло-коричневого цвета, инкрустированные мелкими песчинками (рис. 3, а). Длина статобластов варьирует от 308 до 434 мкм, ширина от 168 до 238 мкм, отношение длины к ширине равно 1,6–2,2. В типичной форме они узкие, продолговатые, с закругленными краями (рис. 3, б). Форма плавательного кольца с вентральной и дорзальной сторон почти одинакова.

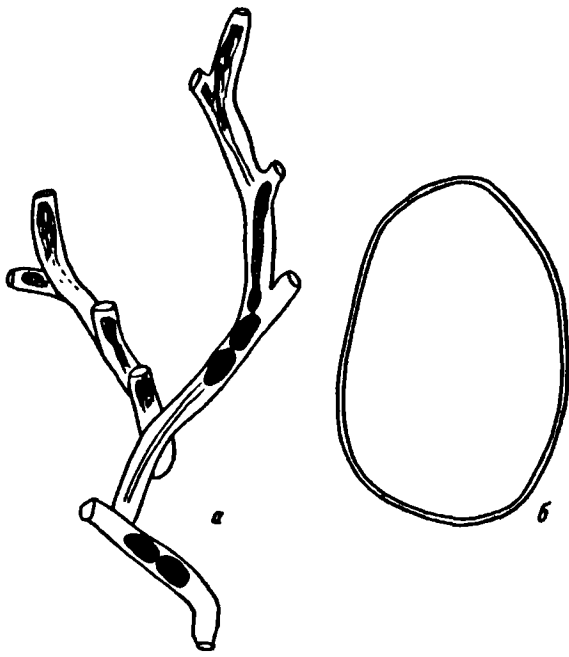


Рис. 1. Колония (а) и статобласт (б) мшанки *Fredericella sultana*.

Чаще всего встречаются на листьях и стеблях макрофитов и редко — на затопленной древесине.

*Plumatella emarginata*  
Almann (рис. 4).

Трубки цистидов с хорошо заметным килем, коричневого цвета, часто покрыты песчинками (рис. 4, а). Колонии стелющиеся или слегка приподнимающиеся

над субстратом. Плавающие статобласты (флотобласты) удлинено-овальной формы с закругленными краями (рис. 4, б), длина от 378 до 490 мкм, ширина от 210 до 266 мкм, отношение  $\frac{l}{d}$  равно 1,7–1,9. С вентральной стороны статобластов плавательное кольцо у полюсов в несколько раз шире, чем с боков, с дорзальной эти отличия выражены менее значительно. Прикрепленные статобласты (сестобласты) продуцируются в большом количестве. Они однотипны и чаще всего отличаются размерами.

Не обнаруживают приуроченности к какому-либо определенному субстрату. Они хорошо растут и на затопленной древесине, и на водных растениях, и даже случайно попавших в воду металлических предметах.

*Plumatella fruticosa* Allman (рис. 5).

Редкий в водохранилищах вид. Морфологически колонии сходны с колониями *Fredericella sultana* (рис. 5, а). Трубки цистидов длинные. Колонии высоко приподнимаются над субстратом. Мшанки могут образовывать пилообразные ветви с дочерними зооидами, что служит одним из способов бесполого размножения, названного Вибахом [16] процессом образования отделяющихся почек. Статобласты крупные длиной 518–588 мкм, шириной 224–252 мкм, удлинено-овальной формы (рис. 5, б), отношение  $\frac{l}{d}$  равно 2,4. Плавательное кольцо у флотобластов с вентральной стороны уже, чем с дорзальной.

Встречаются на водных растениях.

*Plumatella fungosa* (Pallas) (рис. 6).

Зоарий у крупных колоний из плотносрастающихся ветвей, светло-серого цвета. Сросшиеся трубки цистидов сверху напоминают пчелиные соты (рис. 6, а) несколько менее правильной формы. На поперечном разрезе крупных веретеновидной формы колоний (рис. 6, б) заметно, что увеличение массы идет радиально от центра. Моло-

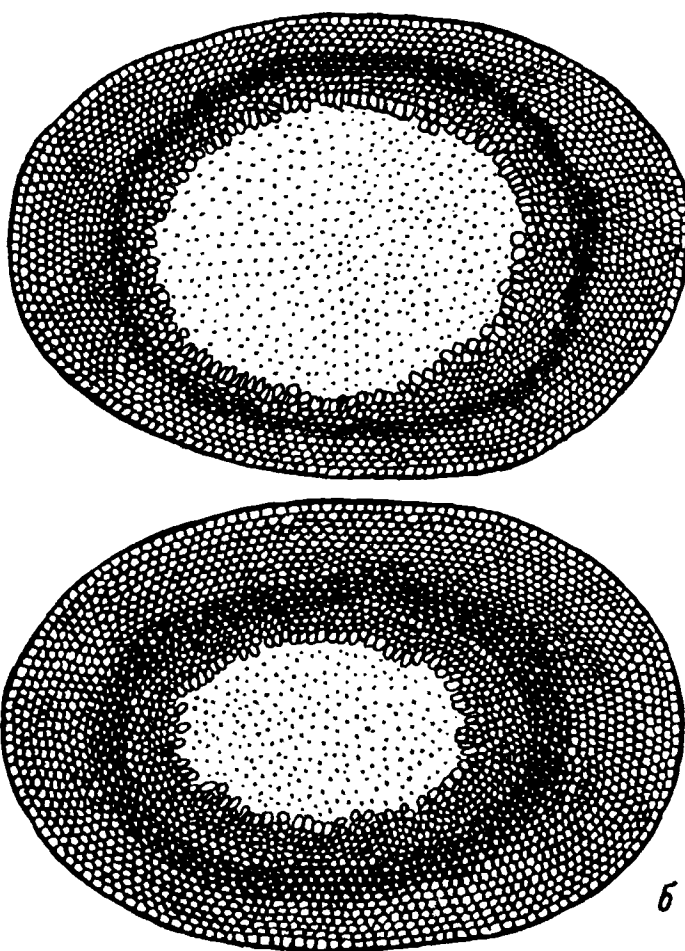
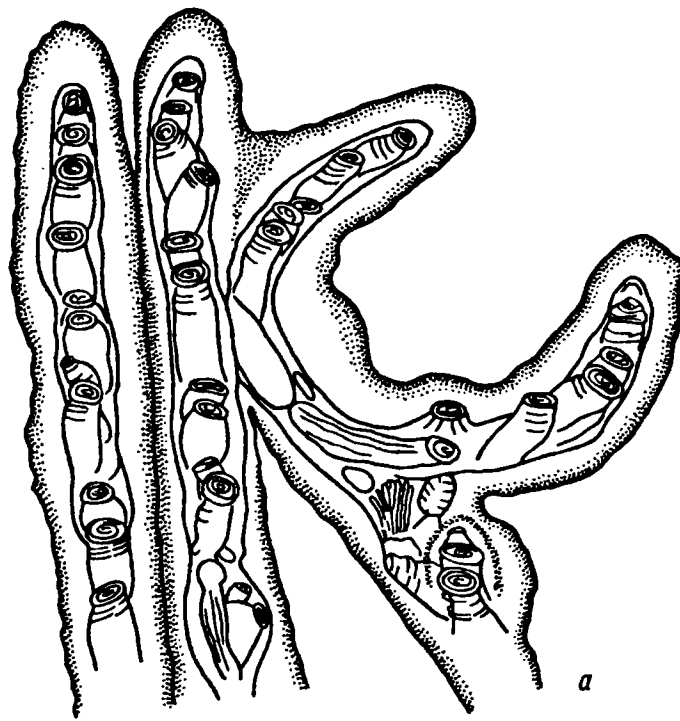


Рис. 2. Колония (а) и статобласты (б, сверху – вентральная сторона, внизу – дорзальная) мшанки *Hyalinella punctata*.

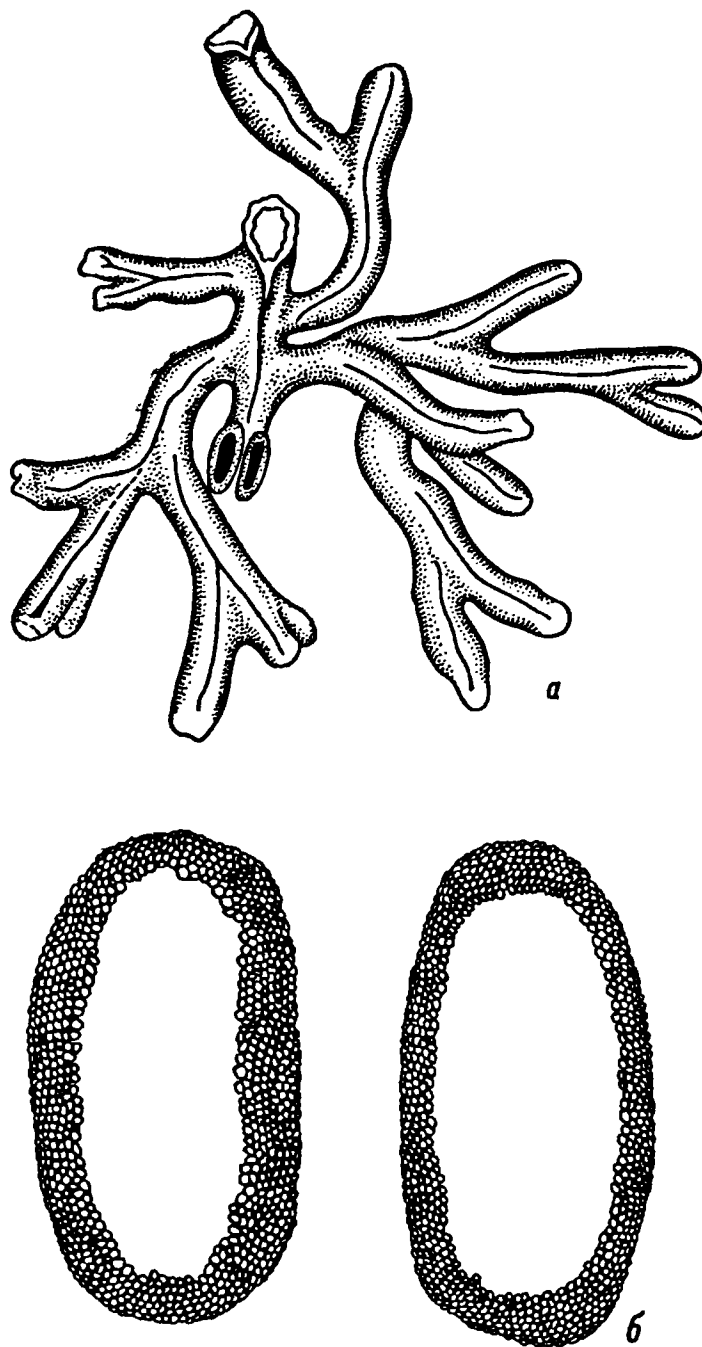


Рис. 3. Колония (а) и статобласты (б) мшанки *Plumatella casmiana*.

дые мшанки, особенно если растут на плоской поверхности субстрата, образуют стелющиеся колонии. Статобласты округло-овальной формы, слегка удлиненные (рис. 8, в) длиной 406–548 мкм, шириной 280–384 мкм, отношение  $\frac{l}{d}$  равно 1.4–1.5. Плавательное кольцо несколько шире с вентральной стороны, чем с дорзальной. Продуцируется большое количество флото- и сестобластов. Нередко прикрепленные статобласты появляются раньше, чем плавающие.

Растут на любых субстратах, но предпочитают стебли макрофитов, затопленную древесину, т.е. наиболее прочную опору для своих зачастую очень крупных колоний.

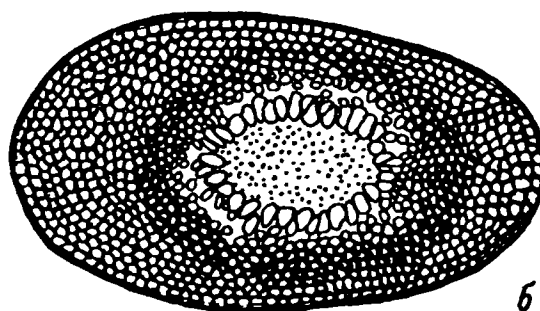
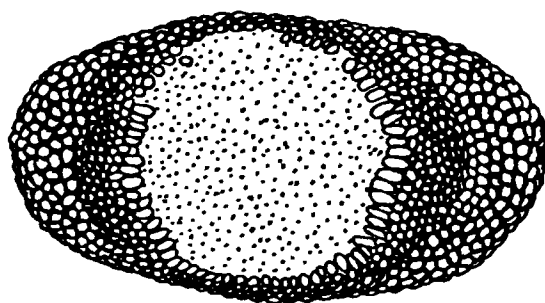
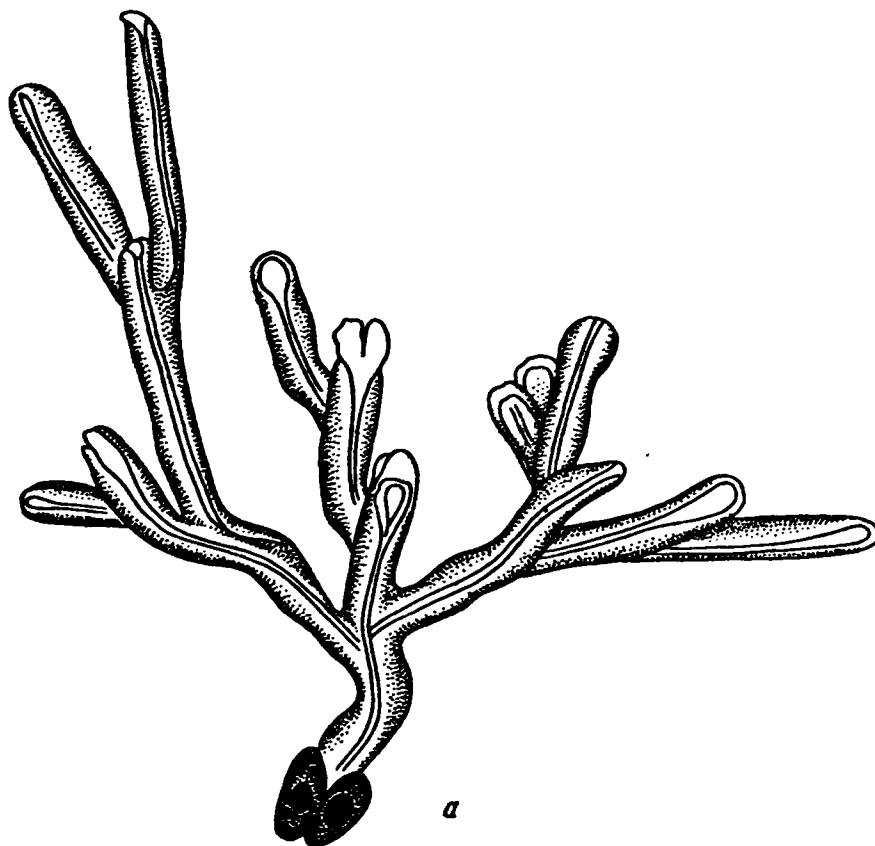


Рис. 4. Колония (а) и статобласты (б,верху – вентральная сторона, внизу – дорзальная) мшанки *Plumatella emarginata*.

*Plumatella repens* (L.) (рис. 7).

Колонии разветвленные, стелющиеся, с приподнимающимися зооидами (рис. 7, а). У молодых колоний трубки цистидов часто прозрачные, в дальнейшем их цвет меняется, нередко они бывают окрашены под цвет субстрата. Статобласты сравнительно небольшие,



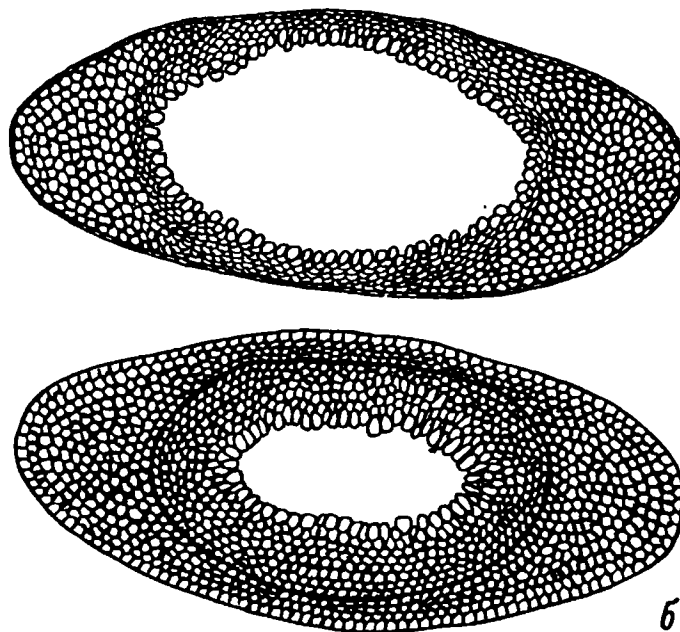
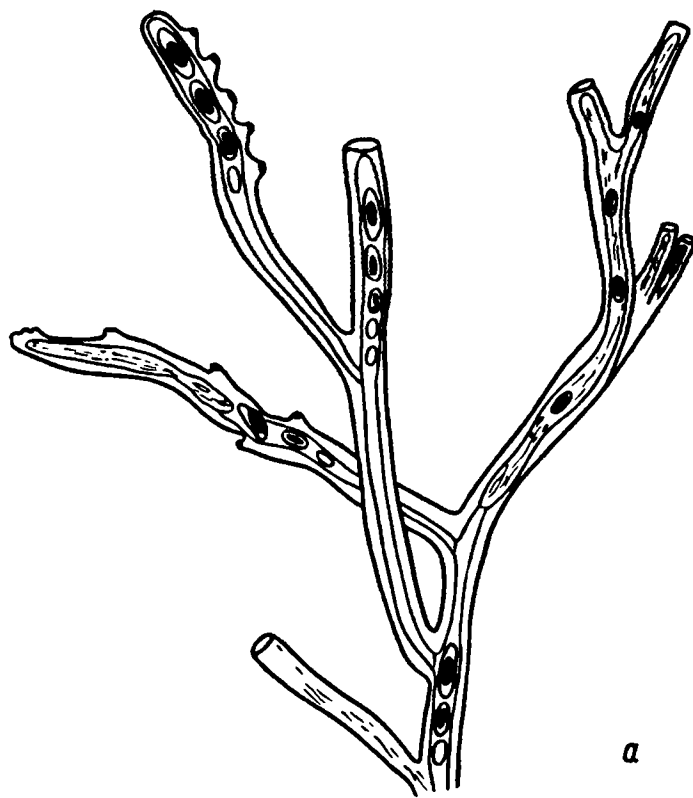


Рис. 5. Колония (а) и статобласты (б, сверху – вентральная сторона, внизу – дорзальная) мшанки *Plumatella fruticosa*.

округло-овальной формы (рис. 7, б) длиной 294–364 мкм, шириной 182–280 мкм, отношение  $\frac{l}{d}$  равно 1.2–1.5. С вентральной стороны плавательное кольцо несколько уже, чем с дорзальной. Продуцируется большое количество статобластов, часто располагающихся вплотную вертикально поперек трубок колонии.

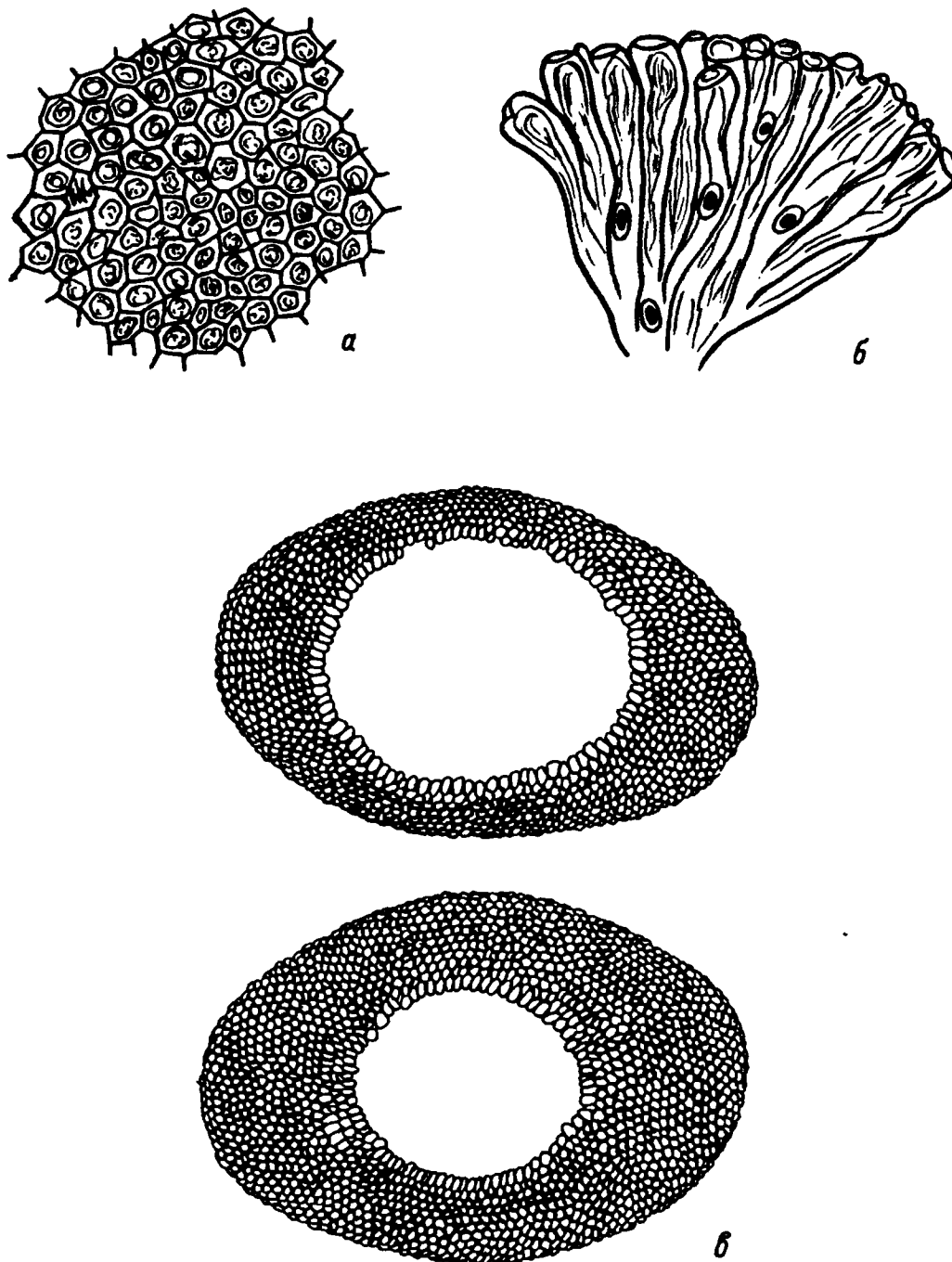


Рис. 6. Колония (а – вид сверху; б – поперечный разрез, фрагмент) и статобласты (в, вверху – вентральная сторона, внизу – дорзальная) мшанки *Plumatella fungosa*.

Растут на любых субстратах, особенно часто на макрофитах, обычны на нижней стороне кувшинок.

*Cristatella mucedo* Cuvier (рис. 8).

Колонии мягкие, студенистые, червеобразной формы, медленно ползающие. В центре колонии располагаются старые, по краям – молодые зоиды (рис. 8, а). Статобласты круглой формы, диаметром 910–1024 мкм, с двумя рядами шипиков, на концах которых имеются крючки (рис. 8, б).

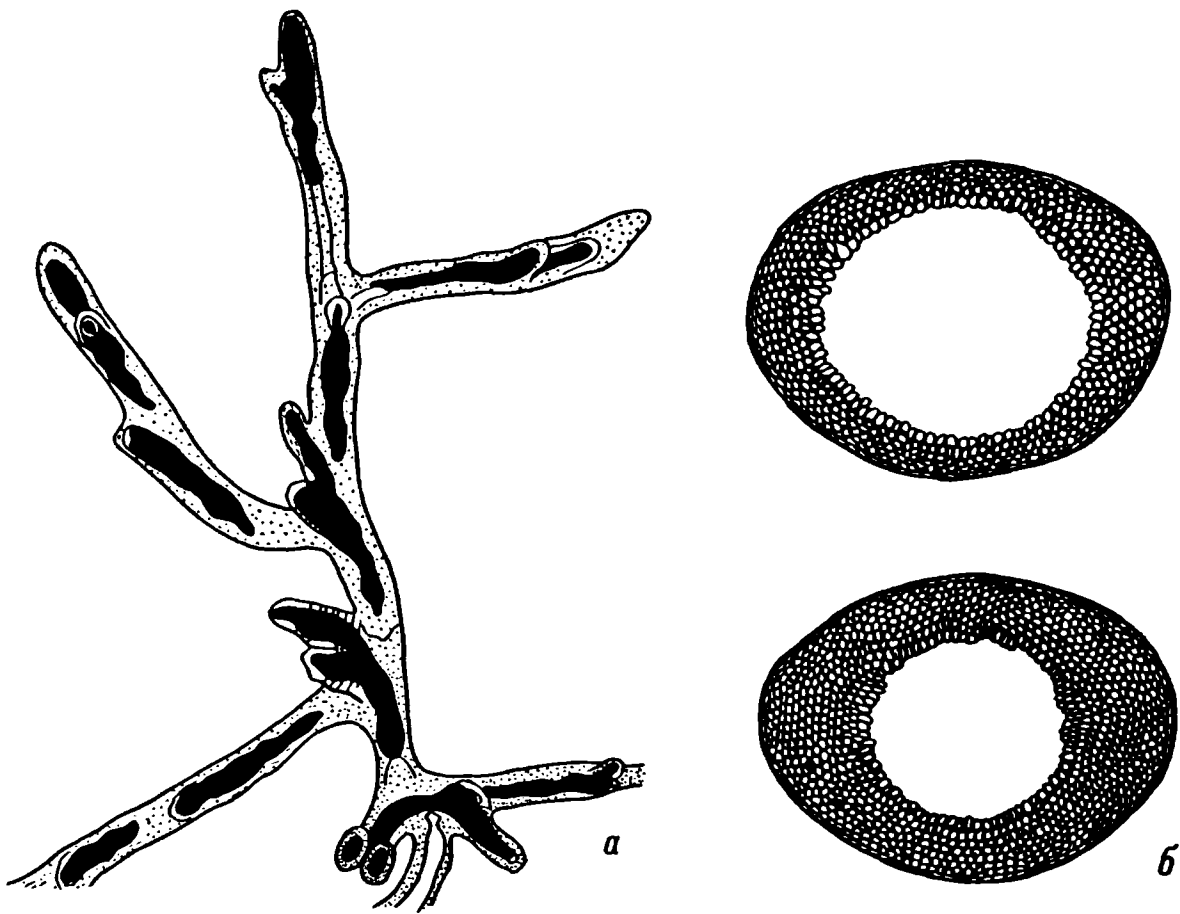


Рис. 7. Колония (а) и статобласты (б, сверху – вентральная сторона, внизу – дорзальная) мшанки *Plumatella repens*.

Встречаются преимущественно на водных растениях.

*Paludicella articulata* (Ehrenberg) (рис. 9).

Колонии нежные, булавовидной формы, высоко поднимающиеся над субстратом. Статобласты не продуцируются. В водохранилищах Волги вид весьма редок.

До реконструкции реки Волги был обилен на камнях на участках верхнего и среднего течения р. Оки [6].

#### Распространение мшанок в водохранилищах Средней и Нижней Волги

Сведения о местах обнаружения мшанок, их излюбленных биотопах и встречаемости по всем водохранилищам представлены в таблице.

#### Горьковское водохранилище

В водохранилище сбор осуществлен на 15 станциях. Небольшие реки обследовались полностью, в крупных – участки на 15–20 км вверх по течению.

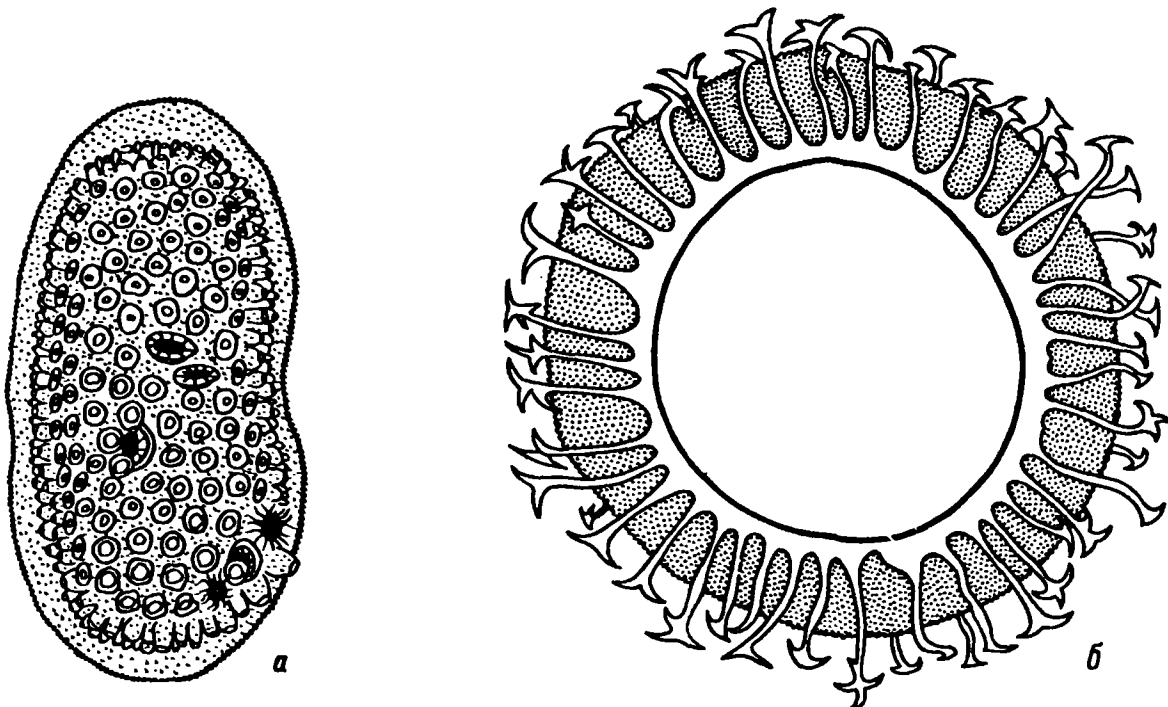


Рис. 8. Колония (а) и статобласт (б) мшанки *Cristatella mucedo*.

В Горьковском водохранилище обнаружено 7 видов мшанок, чаще всего по 3–5 видов на каждой станции. К числу наиболее распространенных относится *Plumatella fungosa* (встречаемость 66,7%). Если учитывать и нахождение статобластов, то далее по частоте встречаемости следуют *P. repens* (60%), *P. emarginata* и *Cristatella mucedo* (по 46,7%). Самыми редкими видами оказались *Fredericella sultana* (13,3%) и *Hyalinella punctata* (20%).

Поскольку нет более или менее приемлемых количественных оценок обилия мшанок, то невольно приходится пользоваться обычными, хотя и неконкретными, субъективными категориями „много“, „мало“. В Горьковском водохранилище больше всего мшанок найдено в реках Шокта, Ячменка, Шача, отдельные коло-

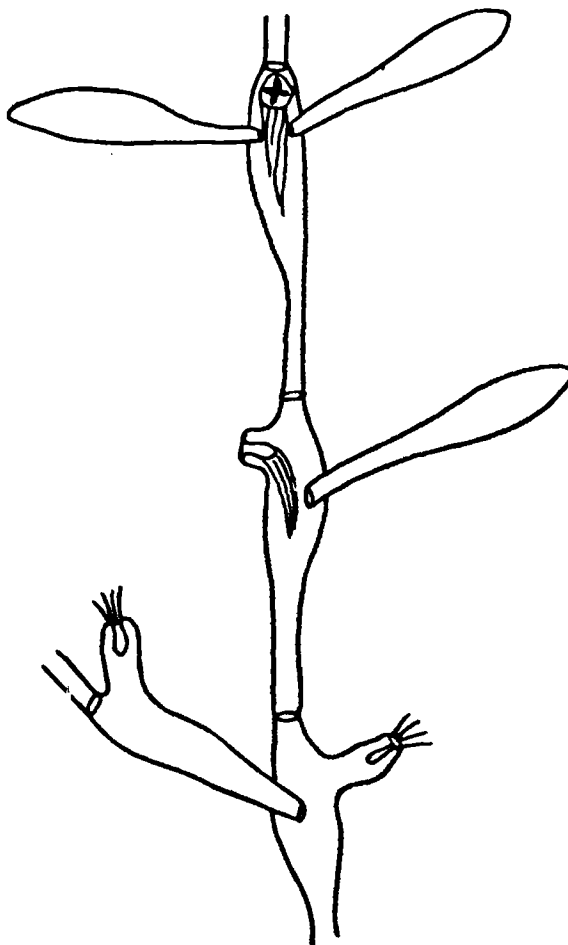


Рис. 9. Колония мшанки *Paludicella articulata*.

Вид	Водохранилище	Субстрат (встречаемость по всем водое- мам, %)
<i>Fredericella sultana</i> (Blum.)	Иваньковское (р. Орша), Рыбин- ское (р. Терёшка), Горьковское (Костромской разлив, р. Ячменка), Куйбышевское (реки Шешма, Кама, Утка, о-ва у пос. Рыбная Слобода, зал. Мордово), Саратовское (о-в Быстренький), Волгоградское (р. Камышеваха, зал. Уразовский)	Затопленная древесина, часто на боль- шой глубине (19)
<i>Hyalinella punc- tata</i> (Hancock)	Иваньковское (зал. Мошковичский), Рыбинское (реки Сёбла, Лама, Со- гожа, Ухра), Горьковское (реки Немда, Унжа, Шохта), Куйбышев- ское (реки Илеть, Свяга, Шешма, Кама, Меша, о-ва у пос. Рыбная Слобода), Саратовское (о-в Быст- ренький), Волгоградское (заливы Золотой, Морозовский)	Затопленная древесина, редко макро- фиты (27)
<i>Plumatella casmi- ana</i> Oka	Иваньковское (р. Городня), Рыбин- ское (реки Сёбла, Лама, Согожа, Ухра), Горьковское (реки Стежера, Шача, Кешка, Санехта, Костром- ской разлив, зал. у г. Юрьевца), Куйбышевское (реки Свяга, Меша, Утка, о-ва у пос. Рыбная Слобода), Саратовское (о-ва у г. Сызрани), Волгоградское (р. Камышеваха, заливы Морозовский, Уразовский, Сестрénки, у с. Политотдельское)	Макрофиты, реже древеси- на (33)
<i>P.emarginata</i> Allman	Иваньковское (р. Орша, зал. Мош- ковичский, оз. Видогошь), Рыбин- ское (реки Сить, Терёшка, Сыро- верка, Музга), Горьковское (реки Стережа, Шача, Кешка, Ячменка, Шохта, зал. у г. Юрьевца, Кост- ромской разлив)	Древесина, макрофиты, случайные предметы (40)
<i>P.fruticosa</i> Allman	Иваньковское (реки Орша, Город- ня, оз. Видогошь), Рыбинское р. Черна)	Макрофиты (6)
<i>P.fungosa</i> (Pallas)	Иваньковское (реки Орша, Город- ня, оз. Видогошь, заливы Мошко- вичский, Перетрусовский, Грабилов- ский, у д. Безбородово), Рыбинское (реки Сить, Удина, Терёшка, Сёбла,	Стебли макро- фитов, древе- сина, случай- ные предметы (73)

Т а б л и ц а (продолжение)

Вид	Водохранилище	Субстрат (встречаемость по всем во- доемам, %)
<i>P. repens</i> (L.)	Лама, Сыроверка, Черна, Кесьма, Кошта, Пачая, Музга, Согожа, Лу-ха, Малиновский ручей № 1, № 2, № 3), Горьковское (реки Стежера, Шача, Кешка, Елнать, Моча, Ячмен-ка, Шохта, Санехта, Костромской разлив, зал. у г. Юрьевца), Куйбышевское (реки Свияга, Шешма, Утка, о-ва у пос. Рыбная Слобода), Саратовское (р. Чапаевка, о-в Быстренький), Волгоградское (р. Камышеваха, заливы Золотой, Моро-зовский, у с. Политотдельское, Ура-зовский, Сестрѐнки, волошка выше р. Саратова)  Иваньковское (реки Городня, Орша, оз. Видогошь, зал. Мошковичский), Рыбинское (реки Сить, Удина, Те-рѐшка, Сѣбла, Лама, Сыроверка, Черна, Кесьма, Кошта, Молога, Со-гожа, Ухра, Малиновский ручей № 1), Горьковское (реки Стежера, Шача, Кешка, Немда, Унжа, Моча, Ячменка, Шохта, Костромской разлив), Куйбышевское (реки Свияга, Шешма, Утка, о-ва у пос. Рыбная Слобода), Сара-товское (о-ва у г. Сызрани, о-в Быстренький), Волгоградское (р. Ка-мышеваха, заливы Золотой, Сестрѐн-ки)	Макрофиты (час-то на листьях кувшинок), дре-весина и др. (56)
<i>Cristatella mu- cedo</i> Cuvier	Иваньковское (р. Орша), Рыбинское (реки Удина, Терѐшка, Лама, Сыро-верка, Черна, Кесьма, Ухра, Мали-новский ручей № 1, № 2, № 3), Горьковское (реки Стежера, Кешка, Желвата, Немда, Ячменка, Шохта, Санехта), Куйбышевское (река Илеть, Меша, Утка), Волгоградское (зал. Золотой)	Макрофиты, редко другие субстра-ты (35)
<i>Paludicella articulata</i> (Ehr.)	Куйбышевское (р. Кама)	Макрофиты, кам-ни, раковины моллюсков (2)

нии *Plumatella fungosa* имели массу 600–700 г. В крупных притоках водохранилища – реках Желвата, Немда, Унжа, Елнать мшанок было мало (по 1–3 вида в небольшом количестве).

#### Куйбышевское водохранилище

Материал собран на 8 станциях преимущественно в мелководной зоне водохранилища, тянущейся вдоль левого берега.

В целом по водохранилищу зарегистрировано 8 видов мшанок. Наиболее распространены *Hyalinella punctata* и *Plumatella emarginata* (встречаемость по 75%). Довольно часто встречались некрупные колонии *Fredericella sultana* (62.5%) и виды *Plumatella casmiana*, *P.fungosa*, *P.repens* (по 50%). На участке р. Камы ниже г. Чистополя впервые были обнаружены колонии *Paludicella articulata* (единственная находка этого вида в волжских водохранилищах).

#### Саратовское водохранилище

Мшанок собирали всего лишь на 3 станциях. Найдено 6 видов, обычных для волжских водохранилищ. Чаше других встречались колонии *Plumatella fungosa*, *P.emarginata*, *P.repens* (встречаемость 67%). Они же были и наиболее многочисленными.

#### Волгоградское водохранилище

Обследовались в основном заливы. Сборы мшанок проводились на 7 станциях.

Всего в водохранилище найдено 7 видов мшанок. Повсеместно распространена *P.fungosa* (встречаемость 100%), довольно часто попадались *P.casmiana* (71.4%). Наименее распространенными оказались *Cristatella mucedo*, *Fredericella sultana* и *Hyalinella punctata*.

Что же определяет распространение и обилие мшанок в водохранилищах? По-видимому, при благоприятном общем гидрохимическом режиме первостепенное значение имеют два фактора: наличие субстратов для поселения мшанок и обеспеченность пищей, необходимой по составу и количеству. Если в воду поступает много органического вещества, развивается богатый бактериопланктон, то мшанок на имеющихся субстратах много. И наоборот, если в водоеме наблюдается „цветение“ воды, появляются нитчатки, мшанки либо отсутствуют, либо погибают с началом „цветения“. Мшанки не живут и в очень чистых (дистрофного типа) водоемах.

Таким образом, распространение мшанок в целом по водохранилищам Волги имеет следующие особенности: наиболее часто встречаются колонии *Plumatella fungosa* (73%), далее *P.repens*

(55,6%) и *P. emarginata* (39,7%). К редким видам следует в первую очередь отнести *Paludicella articulata* и *Plumatella fruticosa*. Живые колонии последних обнаружены лишь в реках Орше и Черне. Колонии *Paludicella articulata* встречены только в Камском отроге Куйбышевского водохранилища. В бассейне Волги этот вид отмечался ранее главным образом в верховьях р. Оки [6] и Волги [4]. К редким видам следует отнести и *Fredericella sultana*. Лишь в Куйбышевском водохранилище она входила в число наиболее распространенных видов.

Видовой состав мшанок в водохранилищах от Верхней до Нижней Волги существенно меняется: если в верхневолжских водохранилищах наиболее распространены *Plumatella fungosa* и *P. repens* (в Рыбинском водохранилище наряду с ними обычна и *Cristatella mucedo*), то в Горьковском, при сохранении доминирования этих видов, возросла роль *Plumatella casmiana* и *P. emarginata*. В Куйбышевском водохранилище происходит полная смена доминирующего состава. В нем преобладают *P. emarginata*, *Hyalinella punctata* и *Fredericella sultana*, а в Волгоградском — *Plumatella fungosa* и *P. casmiana*.

### Л и т е р а т у р а

1. А б р и к о с о в Г.Г. Мшанки, собранные Окской биологической станцией // Работы Окской биологической станции в г. Муроме. Муром, 1925. Т. 3, № 2-3. С. 49-57.
2. В и н о г р а д о в А.В. Видовой состав пресноводных мшанок (Bryozoa) Самарской Луки // Экология и охрана животных. Куйбышев, 1982. С. 129-134.
3. В и н о г р а д о в А.В. Некоторые условия обитания пресноводных мшанок (Bryozoa) Самарской Луки // Экология и охрана животных. Куйбышев, 1982. С. 83-88.
4. В о л г а и ее жизнь. Л., 1978. 350 с.
5. Д о г е л ь В.А. Зоология беспозвоночных. М., 1975. С. 465-480.
6. Ж а д и н В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 5, вып. 3-4. С. 520-991.
7. Ж а д и н В.И. Мшанки реки Оки // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 32. С. 127-128.
8. И з о с и м о в В.В., Е к а т е р и н и н с к а я Н.Г., Т и х о м и р о в а О.А. О населении каменистых грунтов дна Волги у г. Казани // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1945. Т. 57, вып. 1-2. С. 27-35.
9. К о н д р а т ь е в Г.П. К фауне обрастания Волгоградского водохранилища в 1974-1975 гг. // Тр. Комплексной экспедиции Саратовского ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. 1979. № 8. С. 51-55.



10. Л я х о в С.М. Материалы по донному населению Волги от Рыбинска до Астрахани к началу ее гидротехнической реконструкции // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1961. Вып. 4(7). С. 187-203.
11. П о п ч е н к о В.И., Л о м а к и н а Л.В., П о п ч е н к о И.И. Фитофильные комплексы организмов Саратовского водохранилища // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 2. С. 25-30.
12. E m i g C.C. Un nouvel embranchement: les lophophorates//Bull. Soc. zool. France. 1977. Vol. 102, N 4. P. 341-344.
13. L a c o u r t A.W. A monograph of the Freshwater Bryozoa - Phylactolaemata // Zool. verh. 1968. N 93. 159 p.
14. M u n d y S.P. A Key to the British and European Freshwater bryozoans// Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. 1980. Suppl., N 41. 31 p.
15. M u n d y S.P., T h o r p e J.P. Biochemical genetics and taxonomy in Plumatella coralloides and P.fungosa and a Key to the British and European Plumatellidae (Bryozoa: Phylactolaemata) // Freshwater Biol. 1980. Vol. 10, N 6. P. 519-526.
16. W i e b a c h F. Proliferationsknospung bei Susswasserbryozoen // Mikrokosmos. 1954. Vol. 44, N 10. P. 232-234.

Л.К. М а л и н и н, А.Г. П о д д у б н ы й,  
М.М. С м е т а н и н, В.Г. Т е р е щ е н к о,  
К.И. Ю д а н о в

## ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВОЛГИ И ДОНА

Водохранилища характеризуются своеобразными условиями и значительно отличаются от естественных водоемов по уровенному, термическому и химическому режимам, проточности, структуре и распределению грунтов. Нередко в одном водохранилище сочетаются особенности рек, озер и даже прудов.

Более того, в процессе формирования режим водохранилищ изменяется, причем изменения часто происходят под постоянным воздействием деятельности человека, определяемой целевым назначением водоема. Естественно, это в значительной мере отражается на биоценозах, и в частности на одной из важных характеристик — пространственном распределении их обитателей (в том числе и рыб).

Пространственное распределение рыб мы рассматриваем как закономерное размещение особей и их группировок (стаи, косяки, скопления) относительно конкретных элементов биотической (кормовые объекты, рыбы своего и других видов) и абиотической (температура, глубина, течения) сред. Выделяют три типа пространственного распределения особей: равномерное, случайное и агрегированное, или пятнистое [38, 44]. Для большинства видов пресноводных рыб более выражен пятнистый тип распределения, когда животные сосредоточиваются в местах, наиболее благоприятных для нагула, зимовки или размножения.

Адаптивное значение пространственной структуры популяций животных заключается в рациональном использовании жизненно важных ресурсов окружающей среды [20, 30], что способствует оптимальному существованию в данных условиях популяций, расширению их ареала и поддержанию максимально возможной численности. Отсюда ясно, что приспособительные особенности пространственного распределения составляют одно из важнейших звеньев общей системы взаимосвязанных адаптаций.

Познание пространственного распределения рыб в водохранилищах представляет несомненный интерес для выявления адаптаций и экологических механизмов размещения рыб в искусственных во-

доемах. В динамичных условиях формирования таких водоемов пространственное распределение рыб может служить одним из общеэкологических показателей состояния ихтиоценоза. Немаловажное значение имеют исследования по распределению рыб и в прикладном аспекте: для рационального ведения рыбного промысла, обоснования рекомендаций по сохранению и увеличению рыбных запасов, разработки рыбоохранных и природоохранных мероприятий.

В настоящей работе сделана попытка выявить общие закономерности распределения рыб разной экологии в крупных рыбопромысловых водохранилищах. При этом наибольшее внимание уделено водохранилищам волжского каскада, где длительное время работали авторы данной работы.

Специальные исследования пространственного распределения выполнены преимущественно на наиболее массовых промысловых рыбах. Чаше информацию о распределении рыб в водохранилищах исследователь получает попутно при изучении других аспектов их биологии. Эта информация, как правило, случайна и нерегулярна, что и объясняет противоречивость трактовок ее результатов в отдельных работах. В значительной степени это объясняется трудоемкостью полевых исследований, отсутствием рыбопоисковых приборов, специально предназначенных для мелководных водоемов, слабым внедрением в практику рыбохозяйственных исследований новых методов. В этом отношении наиболее полно изучено пространственное распределение рыб в Рыбинском водохранилище, где Институтом биологии внутренних вод АН СССР длительное время проводятся планомерные исследования.

## М е т о д ы   и з у ч е н и я   р а с п р е д е л е н и я р ы б

Пространственное распределение рыб в некоторых водоемах может быть охарактеризовано на основании учета промыслового изъятия по различным районам. Этот способ иногда используется при составлении рыбопромысловых атласов, в которых зоны концентрации рыб определяются как участки наибольших уловов. Можно сказать, что в малонизученных водоемах это единственный способ, дающий первое представление о характере распределения рыб. К его основным недостаткам следует отнести неравномерность получения сезонных и территориальных данных. Кроме того, во внутренних водоемах не все участки могут быть обловлены традиционными способами лова: сетями, ловушками, неводами. Особенно это характерно для первого периода формирования водохранилищ, когда в зоне затопления оказываются леса, кустарники, торфяные массивы.

Количественно распределение рыб, по данным промысловой статистики, обычно выражается через средний улов на усилие, например на 1 сеть в сутки. Но этот показатель лишь косвенно характеризует фактическую плотность рыбы на местах постановки орудий

лова, так как улов зависит не только от наличия рыбы, но и ее двигательной активности и уловистости применяемой снасти. Практически очень трудно установить какой-либо единый коэффициент уловистости даже для однотипных орудий лова. Уловистость сетей с одинаковой ячейей может различаться в 2–5 раз, так как она зависит от цвета и вида материала сетного полотна, мест постановки сетей, горизонта, водоема, состояния и поведения объекта лова. Ясно, что анализ промысловых уловов в отдельных районах водоема дает весьма приближенную картину распределения рыб.

Более широкое применение получили способы контрольных обловов по определенной сетке станций одним и тем же орудием лова. Условно принимается, что уловистость последнего постоянна. Сетка станций выбирается с учетом облова всех наиболее характерных биотопов водоема. Подобный метод вполне оправдан и успешно используется на внутренних морях (Каспийском, Азовском), в крупных озерах и водохранилищах. При контрольных обловах необходимо учитывать степень двигательной активности рыбы на биотопе, например, регулярные перемещения рыб из батии в литораль. Последние могут быть обусловлены суточными и сезонными изменениями пищевой активности рыб, влиянием сгонных ветров, температуры, атмосферного давления, а также работой гидроузлов, отражающейся на уровне воды и течениях, и т.д. Поэтому контрольные обловы следует производить в наиболее сжатые сроки.

В крупных рыбопромысловых водохранилищах в ихтиологических исследованиях успешно используется траловый экспериментальный лов, позволяющий выявить особенности горизонтального и вертикального распределения рыб. Плотность рыб при этом оценивается по общепринятой методике с вводом коэффициента уловистости трала, его размеров, времени и скорости траления [23]. Но и в этом случае при расчете плотности рыб возможна сравнительно большая погрешность, так как уловистость одного и того же трала меняется в зависимости от биотопа, условий освещенности, времени суток, сезона года, горизонта траления, прозрачности воды [18]. Величина этой погрешности в отдельных случаях может достигать  $\pm 50\%$  [26]. Большим ограничением в траловой съемке является неполный охват станциями всего водоема, так как траловый лов не везде возможен.

В последние годы на внутренних водоемах для изучения распределения рыб все шире внедряются гидроакустические методы [9, 19, 22, 24, 35, 42, 49]. В их основе лежит применение рыбопоисковых приборов (эхолотов, гидролокаторов). Гидроакустические методы апробированы, они хорошо зарекомендовали себя при оценке запасов морских рыб [31, 36, 37, 50]. Преимущества их очевидны: наглядность получаемой картины горизонтального и вертикального распределения рыб, быстрота обследования водоема, более репрезентативная оценка плотности рыб.

Гидроакустическая съемка на внутренних водоемах, как и в морских условиях, проводится по определенной сетке разрезов, охватывающих характерные участки водоема. Такие съемки обычно

сочетаются с контрольными тралениями, анализ уловов которых позволяет идентифицировать видовой состав регистрируемых рыболовными приборами скоплений рыб, а также оценить их биологическое состояние (возраст, упитанность, пол и др.). Погрешность в гидроакустической оценке плотности рыб варьирует от +30 до -90% [13]. К сожалению, гидроакустические методы не могут использоваться на мелководьях с глубинами менее 3-4 м. В то же время площадь таких мелководий на водохранилищах может быть весьма значительной. Так, в Рыбинском водохранилище участки с глубинами 0-2 м занимают около 21% от площади дна всего водоема [27]. Поэтому исследования ограничиваются только глубоководной областью. Гидроакустический прибор регистрирует на ленте всех рыб, поэтому „коэффициент уловистости“ прибора можно считать равным единице. Возможности подобных гидроакустических исследований расширились с использованием на внутренних водоемах эхоинтеграторов, позволяющих ускорить обработку информации и уменьшить погрешность рассчитываемых показателей [2, 10, 32, 40-42, 52]. При этом появляется возможность сравнительного изучения распределения рыб на огромной акватории, например на водохранилищах всего волжского каскада в один сезон.

Основные положения гидроакустических исследований и расчета биомасс рыб изложены в литературе [32, 42, 43, 50]. В полевых работах применяли отечественный гидролокатор „Лещ“ и эхоинтегратор АЦЭИ-01, разработанный во ВНИРО. Съёмки проводили с научно-исследовательских судов ИБВВ АН СССР по системе зигзагообразных или параллельных галсов со скоростью 14-15 км/ч. В ряде случаев эхосъёмку вели с моторной лодки типа ПМЛ со скоростью 3-4 км/ч. Всего было обследовано около 60 полигонов, отстоящих друг от друга на расстоянии 6-15 км по всему старому руслу Волги и Дона.

Съёмки сопровождалась контрольными обловами по различным горизонтам с помощью пелагического трала (площадь устья 18 м<sup>2</sup>, ячей в кутке 6 мм). Весь улов подвергался биологическому анализу для определения видового, размерного и массового состава рыб, их возраста, упитанности, особенностей питания.

Плотность рыбного населения определяли в граммах на квадратный метр по показанию эхоинтегратора и данным о средних размерах и навесках рыб в исследуемом районе на каждые 250 м хода судна или на каждые 50 м хода моторной лодки. Рассчитанные величины плотности рыб наносили на карты-планшеты исследуемых участков, по которым определяли линии равных плотностей, получая таким образом схемы распределения рыб. Данные по плотности рыбы подвергали статистической обработке. Определяли коэффициент вариации [16], а также, используя спектральный анализ, периодичность повторения участков повышенной плотности рыб [6].

Для оценки влияния на распределение рыб различных факторов среды в ходе эхосъёмок регистрировали глубину, температуру на поверхности, погодные условия. Данные по распределению кормовых организмов рыб взяты из литературы.

Основная величина, с которой сталкиваются биологи при анализе распределения — это средняя плотность рыб, или математическое ожидание плотности рыб. При анализе распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона (Иваньковское, Угличское, Цимлянское, Саратовское и Волгоградское) обнаружена тенденция к увеличению их средней плотности от верховий к плотине. Исключение составляет Чебоксарское водохранилище. На распределение рыб дополнительно могут влиять различные факторы, в частности вынос планктона из высокопродуктивных участков. Анализ данных показывает, что вынос планктона из Шошинского плёса Иваньковского водохранилища влияет на распределение рыб в пелагиали (рис. 1).

Водохранилища Волги и Дона характеризуются большим разнообразием плотности скоплений рыб от сильно разреженных ( $10^{-4}$ – $10^{-5}$  экз./м<sup>3</sup>) до очень плотных (более 1 экз./м<sup>3</sup>). Скопления рыб обычно состоят из множества небольших стаяк, пространственно обособленных друг от друга небольшим расстоянием. В местах повышенной плотности отдельные стайки сливаются в один большой косяк. Судя по контрольным уловам, в таких скоплениях доминирует один вид. Так, в нижнем бьефе Цимлянского водохранилища протяженность скоплений тюльки достигала 3–5 км по длине и 0.5–0.8 км по ширине поперек водохранилища. В Рыбинском водохранилище в июне–июле 1983 г. отмечались очень плотные скопления снетка на акватории более 20 км<sup>2</sup>. Нередко плотные скопления состоят из рыб разных видов и размеров. Особенно большое разнообразие приходится на зоны аккумуляции биомассы, на зоны с повышенной плотностью рыб.

И все же значительные акватории водоемов характеризуются сильной разреженностью в распределении рыб, особенно в открытых плёсах волжских водохранилищ. По сути дела, на 70–90% акватории исследованных полигонов в верхних, средних, а иногда и нижних плёсах водохранилищ плотность рыб невысока и составляет менее 2–3 г/м<sup>2</sup>. Нередко при прохождении 2–3-километрового участка эхолот регистрировал лишь 1–5 эхометок от одиночных рыб или от небольших стаяк. Особенно это характерно для русловых участков Волгоградского водохранилища с глубинами более 25 м. Данные эхолоцирования здесь подтверждаются и контрольными уловами пелагического трала.

Таким образом, гидроакустические съемки и контрольные обловы показывают, что в горизонтальном плане пространственная структура скоплений рыб во время летнего нагула многообразна: от дисперсно рассредоточенных отдельных рыб, находящихся друг от друга на значительном расстоянии, до очень плотных стай и скоплений, занимающих обширные акватории. В зонах аккумуляции биомассы рыбы чаще образуют смешанные скопления, мощность и размеры которых определяются спецификой конкретных участков.

Представляет интерес изучение пространственной устойчивости или вариабельности скоплений рыб как во временном, так и в про-

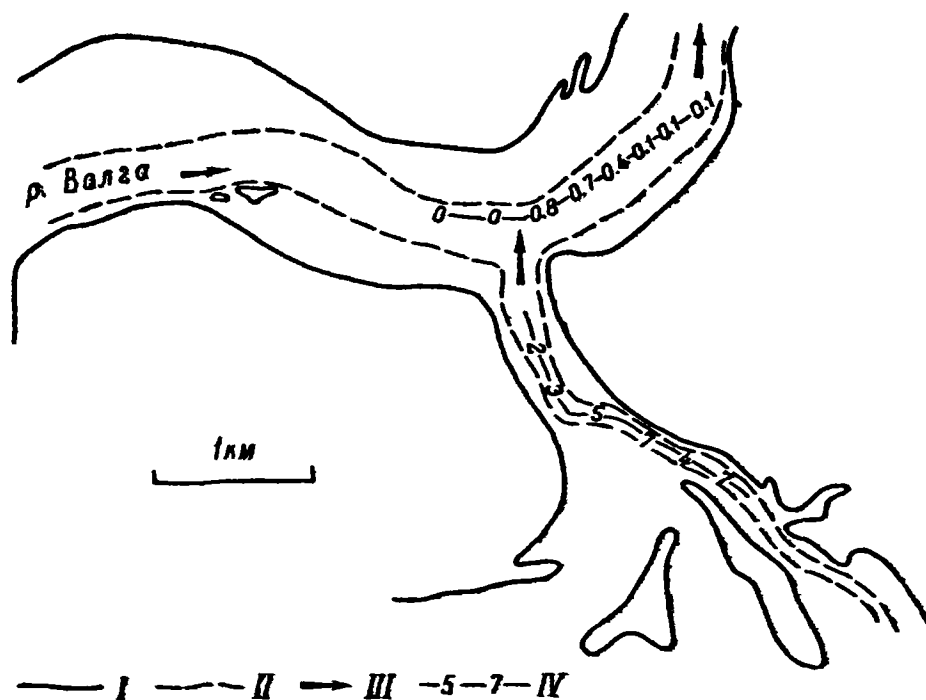


Рис. 1. Распределение рыб в районе устья Шошинского плёса  
Иваньковского водохранилища.

I — конфигурация берегов; II — конфигурация русла; III — направление течений; IV — плотность рыбного населения, г/м<sup>2</sup>.

странственном аспекте. При траловом обследовании может происходить исчерпание скопления. Так, на одном из полигонов Рыбинского водохранилища при повторных 30-минутных тралениях на одном и том же месте с интервалом в 2 ч было поймано 109, 39 и 3 леща, т.е. налицо прогрессирующее уменьшение рыб на полигоне из-за вылова. В этом отношении гидроакустические методы могут оказать неоценимую помощь. Прежде всего исследование контрольных участков проводится быстро, с минимальным распугиванием рыбы, и не происходит ее изъятия. С помощью гидролокатора можно получить большое число повторов. Так, каждые 5–6 ч в течение 5 сут была возможность проводить съемки по одним и тем же разрезам на Рыбинском водохранилище. Оказалось, что в местах излучин затопленных русел (эти места соответствуют зонам аккумуляции биомассы) скопления пелагических рыб регистрируются регулярно, а на участках поймы с ровным рельефом дна плотность и распределение рыб заметно варьируют даже в пределах дня.

Количественная характеристика пространственного распределения может быть отражена различными индексами агрегированности, характеризующими степень неравномерности распределения [1, 23, 29, 45]. Они имеют наименьшую относительную погрешность [28]. Из них определенные преимущества у безразмерного индекса Ферстера, изменяющегося от 0 до 1 и равного 0 при абсолютно равномерном распределении.

Нами использованы следующие характеристики variability: дисперсия (D), среднеквадратическое отклонение и коэффициент

вариации (С). При этом первые две характеризуют изменчивость и неравномерность распределения рыб в абсолютных величинах, а третий — в относительных. Чем ближе эти показатели к 0, тем равномернее распределение рыб, тем меньше степень их агрегированности. Для характеристики агрегированности также использованы и информационные показатели энтропии ( $H$  и  $H_m$ ), имеющие меньшую ошибку репрезентативности. Чем ближе показатель энтропии  $H$  к  $H_m$ , тем более равномерно распределение рыб.

По показателям  $H_m - H$ , дисперсии ( $D$ ) и коэффициенту вариации ( $C$ ) наиболее равномерное распределение рыб в Горьковском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах приходится на нижние и средние их участки (табл. 1). Наибольшая агрегированность рыб отмечается в русловых незарегулированных или со слабым подпором участках верховий водоемов.

Одна из наиболее характерных черт изменения пространственной плотности рыб  $X(n)$  в определенном направлении в волжских водохранилищах — наличие колебаний разного рода частот (рис. 2), которые условно можно разделить на длиннопериодные, среднепериодные и короткопериодные.

Длиннопериодные колебания сглаживают скачкообразные изменения на определенных участках ряда. Например, изменение плотности рыб от верховий к плотине.

Среднепериодные характеризуют ритмичность, повторяемость пространственного размещения рыб по определенному направлению, например, повторяемость скоплений и стай.

Короткопериодные (шумы) обычно обусловлены различными случайными факторами, дискретизацией процесса, ошибками экспериментальных данных и т.д. Вклад шумовой составляющей в общую дисперсию может быть весьма значительным, но анализу она не подлежит в силу избранной величины интервала дискретности. Минимальный период колебаний, который еще можно проанализировать, определяется частотой отсчета эхоинтегратора.

Согласно теореме В.А. Котельникова [15], функция, в данном случае  $X(n)$ , с ограниченным спектром частот от 0 до  $f_{max}$  может быть определена совокупностью дискретных отсчетов, взятых через расстояние,

$$\Delta n = \frac{1}{2f_{max}} = \frac{1}{2} T_{min},$$

где  $T_{min}$  — наименьший период гармоник, еще подлежащий анализу. Например, если  $\Delta n = 50$  м, то  $T_{min} = 100$  м, т.е. достоверно можно проанализировать колебания с периодом свыше 100 м.

Выделение вышеуказанных групп колебаний определенных частот достигается обычно путем скользящего осреднения с различными радиусами.

Более полно статистическая структура колебаний плотности пространственного распределения рыб выявлялась с помощью спектрально-корреляционного анализа и периодограммного анализа. Как известно, стационарный процесс может быть представлен в виде сум-



Т а б л и ц а 1

Индексы агрегированности распределения рыб

Расстояние от плотины гидроузла, км	Индексы агрегированности		
	$H_m - H$ , бит	$D$ , г/м <sup>2</sup>	$C$ , %
Горьковское водохранилище			
2-30	0.57	0.01	97
50-60	1.23	0.00006	92
90-100	1.51	0.0002	150
220-230	1.93	0.00003	140
390-400	2.68	0.2	230
Чебоксарское водохранилище			
2-15	1.28	0.001	170
30-40	0.44	0.00005	70
100-110	0.42	0.0001	80
200-210	0.51	0.0001	90
Куйбышевское водохранилище			
2-25	0.12	0.003	40
60-70	0.39	0.01	100
75-85	0.40	0.02	80
90-110	0.17	0.003	40
115-130	0.12	0.004	4
160-185	0.72	0.07	100
230-240	0.39	0.0007	80
250-260	0.16	0.0005	50
300-310	0.67	0.00004	80
330-340	0.19	0.00008	50
390-400	0.38	0.0001	70
460-470	2.94	0.00002	270
Саратовское водохранилище			
2-25	0.84	0.0002	100
45-60	0.50	0.001	80
110-130	0.85	0.007	180
180-190	1.87	0.00004	170
Волгоградское водохранилище			
2-45	0.23	0.02	60
100-120	0.63	0.006	120
170-190	0.30	0.006	70
240-250	0.39	0.0003	70
320-325	0.34	0.0002	70
340-350	0.75	0.001	90

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Расстояние от плотины гид- роузла, км	Индекс агрегированности		
	$H_m - H$ , бит	$D$ , г/м <sup>2</sup>	$C$ , %
400-415	0.45	0.00003	70
485-500	1.22	0.00005	130
Цимлянское водохранилище			
2-25	0.46	0.001	80
55-65	0.23	0.01	60
70-80	0.12	0.02	40
90-100	0.23	0.01	60
115-130	0.17	0.02	50
150-170	0.31	0.01	70
175-185	0.27	0.002	70

мы простейших кривых – синусоид – с различными частотами, амплитудами, фазами. При этом абсциссы максимумов функций спектральной плотности и периодограммы характеризуют периоды преобладающих ритмов. Однако стационарность проявляется далеко не всегда – отдельные ряды явно нестационарны.

Выделяются три основных типа нестационарности: относительно математического ожидания (изменение среднего значения на различных участках), относительно дисперсии (изменение величины разброса около средней) и относительно корреляционной функции (изменение частотной структуры процесса). Так, в Ивановском водохранилище в Верхневолжском плёсе наблюдаются изменения плотности с периодом 1, 1.5 и 2 км, в Средневолжском – 0.5, 1.5, 2 и 3 км, в Нижневолжском – 2 и 4 км. Таким образом, при рассмотрении изменения плотности рыб вдоль русла как стохастического процесса наблюдается нестационарность по средней (наличие общей тенденции изменения от верховий к плотине) и по периоду (неодинаковый период на отдельных участках).

Длиннопериодные колебания плотности рыб, или макроагрегированность, вероятно, обусловлены спецификой водоема: в Ивановском водохранилище зоны с повышенной плотностью соответствуют устью Шошинского плёса, району Конаковской ГРЭС и зоне подогретых вод. Расстояние между этими зонами примерно 20 км.

Короткопериодные колебания, отражающие микроагрегированность рыб, обусловлены количеством и размером стай. Так, при гидроакустической съемке на эхограммах отчетливо прослеживаются скопления, размером от 20 до 500 м. Длительные эхометрические наблюдения в светлое время суток показали, что эти локальные скопления рыб постепенно перемещаются. Однако в пределах ограниченной нагульной территории нельзя выделить доминирующего направления движения.

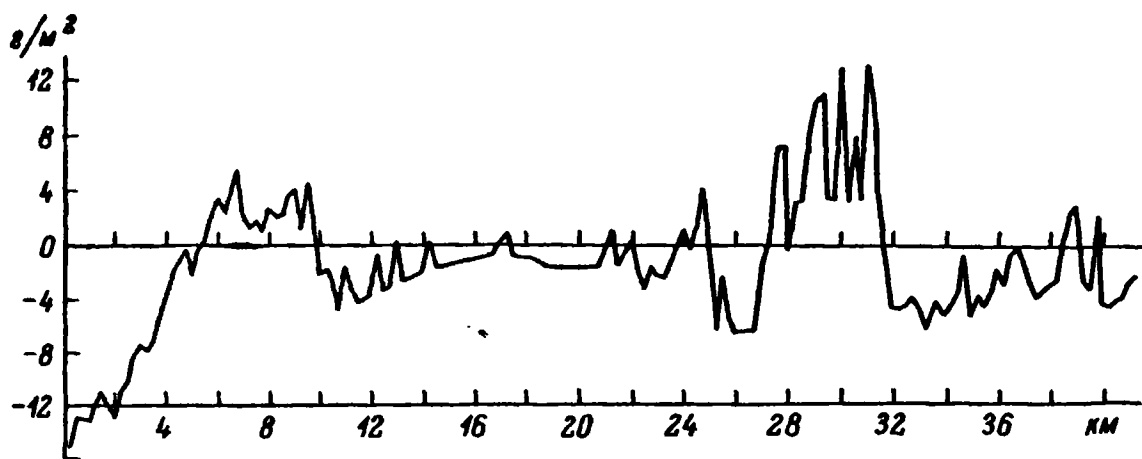
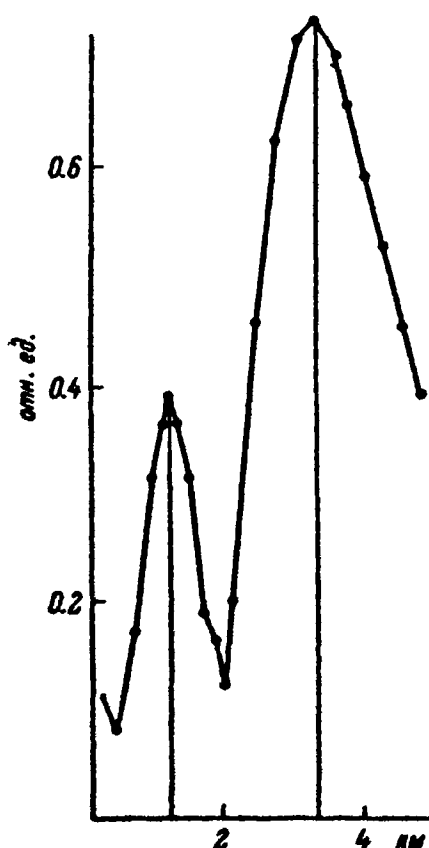


Рис. 2. Распределение плотности рыбного населения вдоль русла Иваньковского водохранилища (разностная кривая исходной и осредненной).

Одна из основных причин нестационарности пространственного распределения животных – крупномасштабные циклы, когда микроагрегации составной частью входят в макроагрегации. Применительно к пространственному распределению рыб это может быть обусловлено наличием в плотных скоплениях рыб отдельных, пространственно обособленных группировок, например косяков, стай рыб. Кроме того, величина плотности смежных скоплений может отличаться в десятки раз. Поэтому при наличии тренда (низкочастотной составляющей) производилось стационарирование исходных рядов с использованием скользящего осреднения, что позволяло более корректно использовать спектрально-корреляционный анализ и периодограммный анализ [6].



Для всех полигонов, где проводились эхометрические оценки плотности рыб, нами был проведен статистический анализ полученных данных. Обработка проводилась на ЭВМ „Минск-22“. Из периодограммы плотности рыб на одном из полигонов Чебоксарского водохранилища видно, что в рядах плотности рыб четко выделяются два колебания – с периодами 1.2 и 3.2 км (рис. 3), причем второе колебание преобладает. Действительно, при визуальной оценке схемы распределения рыб на этом полигоне можно видеть, что расстояние между наиболее плотными скоплениями

Рис. 3. Спектральная плотность пространственного распределения рыб.

По оси ординат – функция спектральной плотности.

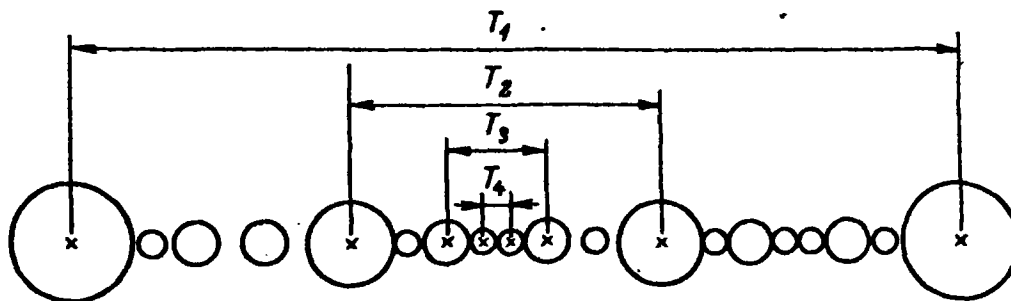


Рис. 4. Идеализированная схема пространственного распределения рыб.

Объяснение в тексте.

рыб составляет около 3 км. В то же время визуально выделить менее выраженное колебание плотности с периодом 1.2 км не представляется возможным. Таким образом, оценка на ЭВМ параметров преобладающих ритмов позволяет получить не только более точные характеристики пространственного распределения рыб, но и детально описать его особенности.

Имеется тенденция к расширению спектра колебаний плотности скоплений рыб и к увеличению периода доминирующей гармоник ( $T_1$ ) по мере приближения к плотинам гидроузлов (табл. 2). Это свидетельствует об увеличении ширины спектра колебаний и усложнений общей картины пространственной структуры распределения рыб. Обычно в нижних и средних плёсах водохранилищ руслового типа (от Горьковского до Волгоградского) отмечается большая пестрота в распределении рыб, наличие крупных скоплений, чередующихся с более мелкими группировками рыб. Плотные скопления рыб внутри также характеризуются своей неоднородностью. Наиболее четко это видно из величин периодов колебаний плотности. По мере приближения к нижнему плёсу периоды доминирующих колебаний ( $T_1$ ) увеличиваются. Так, в верховьях эти периоды, отражающие расстояния между центрами наиболее плотных скоплений рыб, варьируют в пределах 1.2–6 км, в то время как в нижних плёсах диапазон вариаций возрастает до 3–15 км. При этом в верховьях водоемов внутри доминирующих колебаний в редких случаях выделяются колебания меньших периодов, а в нижних плёсах колебания 2, 3 и даже 4 (например, в Куйбышевском водохранилище) гармоник с периодами от 0.7 до 7 км. Судя по амплитуде, эти короткоцикловые колебания отражают циклическое распределение скоплений рыб, плотность которых несколько выше, чем в доминирующих колебаниях. Иными словами, между центрами наиболее плотных скоплений рассредоточены менее плотные группировки с периодами  $T_2$ . Размеры этих группировок могут быть как меньше, так и больше размеров наиболее плотных скоплений с периодами  $T_1$ .

Внутри группировок с периодами колебаний  $T_2$  отмечается также циклическое распределение группировок с еще меньшими периодами колебаний ( $T_3$ ). Наконец, в приплотинных зонах Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ нами выделены колебания

Т а б л и ц а 2

Основные периоды колебаний плотности рыб в пелагиали

Расстояние от плотины гидроузла, км	Длина ряда	Основные периоды колебаний, км			
		T <sub>1</sub>	T <sub>2</sub>	T <sub>3</sub>	T <sub>4</sub>
Горьковское водохранилище					
2-30	94	8.5	4	1.7	
50-60	47	4.2			
90-100	39	1.5	1.0		
220-230	39	2	1.2		
390-400	32	1.7			
Чебоксарское водохранилище					
2-15	38	3.2	1.2		
30-40	48	4.7	1.2		
100-110	41	3.2	1.2		
200-210	61	5.7	2.2		
Куйбышевское водохранилище					
2-25	232	14.5	7	5	2
60-70	102	6.4	3.2	1.2	
75-85	49	2.5			
90-110	132	8.5	5.0		
115-130	66	3.5	1.2		
160-185	76	6.5	2.5		
230-240	39	3.2			
250-260	26	1.5			
300-310	47	3.7	1.7	0.8	
330-340	42	2			
390-400	26	1.2			
460-470	29	2.7			
Саратовское водохранилище					
2-15	123	7	3.2	2	
45-60	61	6.2	1.7		
110-130	46	4.5	1.0		
180-190	31	2.2			
Волгоградское водохранилище					
2-45	72	15.0	5.7	3.2	1.2
100-120	62	3.5	1.7		
170-190	99	1.5			
240-250	114	3.7	1.7		

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Расстояние от плотины гидроузла, км	Длина ряда	Основные периоды колебаний, км			
		T <sub>1</sub>	T <sub>2</sub>	T <sub>3</sub>	T <sub>4</sub>
320-325	36	1.2			
340-350	37				
400-415	33	0.7			
485-500	69				
Цимлянское водохранилище					
2-25	68	6.5	3.5	1.2	
55-65	91	8.5	4.2		
70-80	66	4.5			
91-100	128	7.0	1.7		
115-130	71	1.7			
150-170	48	5.0			
175-185	65	4.2	2.2	0.7	

плотности рыб еще меньших группировок с периодом T<sub>4</sub>. В общем виде такое распределение по одной линии можно представить схемой (рис. 4). В верхних плёсах распределение рыб имеет более простой вид, чем в нижних и средних участках водоемов. Несомненно, эта схема дает идеализированное представление характера распределения рыб, но она хорошо отражает общую картину спадов и возрастаний плотности рыб, показывает, что пространственная структура распределения рыб не является бесформенным случайным процессом, а имеет вполне определенные закономерности, выражающиеся как в цикличности распределения рыб, так и в величине периодов и амплитуде этих цикличностей.

Таким образом, количественная характеристика пространственного распределения рыб включает в себя следующие показатели: схему распределения рыб, средние величины ихтиомасс для каждого полигона, показатели циклических колебаний плотности (наличие колебаний разного рода, величина их периодов) и индексы агрегированности. Перечисленные характеристики позволяют увидеть, как располагается рыба в водоемах.

В л и я н и е   н а   р а с п р е д е л е н и е   р ы б  
ф а к т о р о в   с р е д ы

Вопрос о механизмах пространственного распределения рыб очень сложен. Для его детального решения необходимы более глубокие исследования как полевые, так и экспериментальные. Ниже

рассматриваются лишь отдельные стороны этой проблемы. Водохранилища долинного типа характеризуются тремя видами плёсов: 1 – верхний плёс, или зона руслового подпора, сохраняет основные черты речных условий, но подвергается существенным колебаниям уровня воды; 2 – нижний плёс, зона глубинного подпора, охватывает акваторию от плотины до конца зоны подпора; 3 – средний плёс, расположенный между верховьями и низовьем. Все водохранилища Волги и Дона, за исключением Рыбинского, можно отнести к долинному типу. В отдельные плёсы обособляются отроги водохранилищ, образовавшиеся в результате затопления долинных участков впадающих рек. Например, в Ивановском водохранилище это мелководный Шошинский плёс, резко выделяющийся по морфологическим, гидрологическим, гидрохимическим показателям.

Наиболее характерные различия условий обитания на разных плёсах отмечаются в колебаниях уровня воды и скоростях течений. В Саратовском водохранилище в верхнем плёсе скорость течения в межень составляет 0.5–1 м/с, а колебания уровня достигают 3–4 м, в среднем и нижнем плёсах эти показатели заметно уменьшаются соответственно до 0.1–0.6 и 1–1.5 м/с и до 0.1–0.2 и 0.2–0.3 м/с. Изменения скорости течений на различных плёсах водохранилищ в значительной степени обуславливают перераспределение видового состава рыб от реофильного к лимнофильному комплексу.

В соответствии с этим различается и распределение видового состава рыб по длине водоема. На верхних плёсах сохраняются виды, обитающие здесь до зарегулирования. По данным уловов в Куйбышевском, Волгоградском и Саратовском водохранилищах, в широтном направлении от верхнего плёса к нижнему прослеживается уменьшение плотности реофильных видов – стерляди, белоглазки, язя, жереха. Наиболее массовые виды лимнофильного комплекса (лещ, судак, плотва, густера) успешно освоили все плёсы водохранилищ.

Разнообразие пространственного распределения рыб вдоль оси водохранилищ может быть обусловлено как кормовой базой, видовым разнообразием и величиной плотности скоплений рыб, так и размерами акватории, глубиной, рельефом дна, температурой. Возрастает и общая биомасса пелагических рыб. Вместе с тем оценить влияние отдельных факторов не всегда представляется возможным.

В четырех водоемах прослеживается слабая положительная связь между количеством и величиной периодов  $T$  и индексами агрегированности (рис. 5), которая показывает, чем сложнее цикличность распределения, тем оно равномернее. В этих же водоемах наблюдается и взаимосвязь показателей агрегированности и плотности рыб. При возрастании плотности уменьшается уровень агрегированности, т.е. распределение рыб становится более равномерным. Наименьший уровень агрегированности ( $H_m - H < 0.5$ ,  $C < 50\%$ ) отмечается в местах с высокой плотностью рыб, например, в нижних и средних плёсах Куйбышевского водохранилища и в Цимлянском водохранилище.

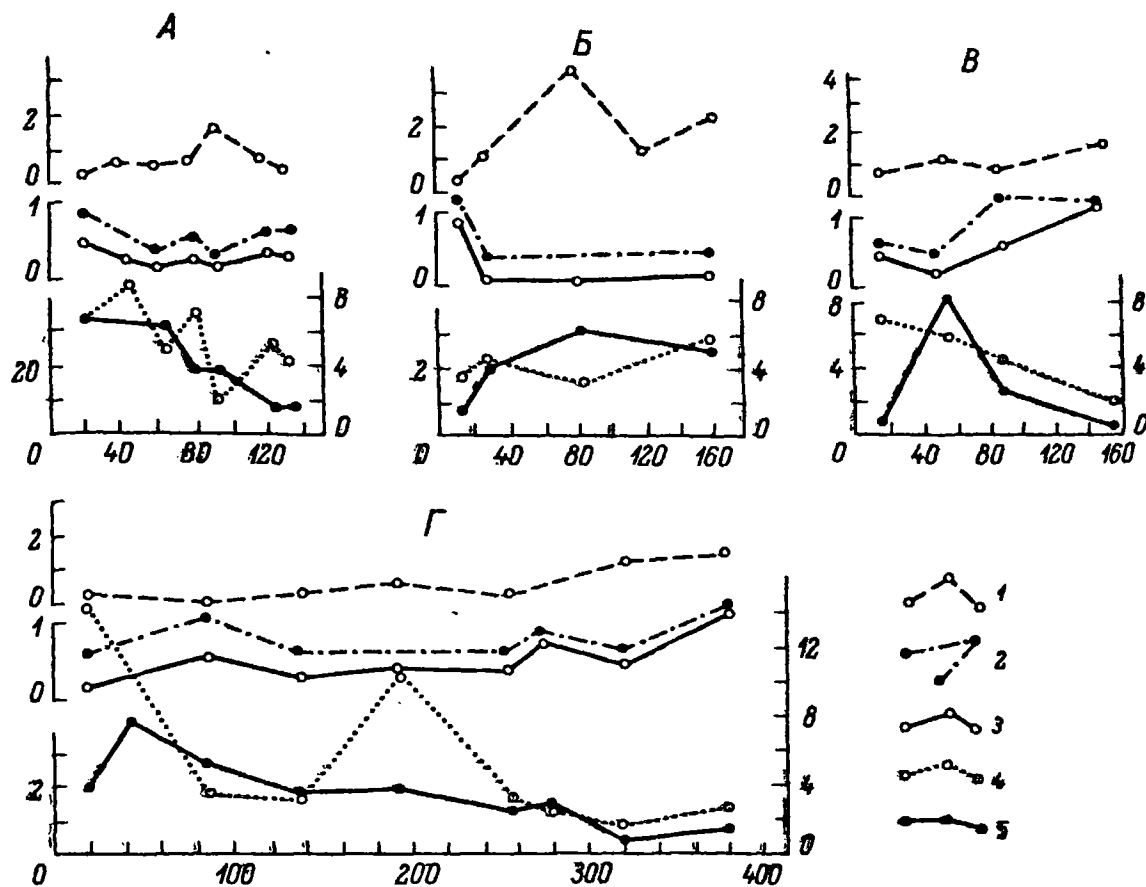


Рис. 5. Изменения плотностей рыб (5), биомассы зоопланктона (1), индексов агрегированности (2, 3) и величины периодов  $T_1$  (4) в Цимлянском (А), Чебоксарском (Б), Саратовском (В) и Волгоградском (Г) водохранилищах.

По оси ординат — плотность рыб,  $г/м^2$ , биомасса зоопланктона,  $г/м^3$ , периоды, км, индексы агрегированности, отн. ед.; по оси абсцисс — расстояние от плотины, км.

Наиболее четко проявляется связь между плотностью рыб и величинами периодов. Одна из причин этого может быть обусловлена размерами акватории. Наибольшая плотность рыб отмечается в нижних и средних плёсах, где ширина обследуемых нами глубоководных участков в 3–10 раз больше, чем в верховьях водохранилищ. Таким образом, плотность рыб в определенной степени отражается как на показателях цикличности их распределения, так и на уровне агрегированности.

В литературе нередко отмечается, что между концентрациями рыб и их кормовых объектов не всегда прослеживается четкая связь [14]. Например, в Саратовском водохранилище биомасса бентоса возрастает от верхнего плёса к нижнему от 0.5 до 4.1  $г/м^2$ . Судя по уловам, наибольшая плотность бентосоядных рыб в эти годы приходится на верхние и средние участки водохранилища [3]. На примере Волгоградского водохранилища показано, что увеличение биомассы зоопланктона и бентоса на некоторых участках не приводит к соответствующему увеличению здесь численности рыб [34].



Т а б л и ц а 3

Коэффициент корреляции между уловами различных видов в водохранилищах Волги и Дона, пелагический трал [14]

Вид	Окунь	Плотва	Лещ	Судак
Окунь				
Плотва	+0.64			
Лещ	+0.94	0		
Судак	+0.76	+0.57	+0.65	

Так, отмечены шестикратные различия рыбопродуктивности, регистрируемой по промысловым уловам, между верхним ( $4 \text{ г/м}^2$ ) и нижним ( $0.6 \text{ г/м}^2$ ) участками этого водохранилища. Различия в биомассе бентоса на этих участках менее существенны и не столь устойчивы, как показатели уловов. Делается вывод, что кормность не является фактором, определяющим рыбопродуктивность отдельных участков водоема [33].

В пелагиали исследованных водохранилищ, по нашим данным, преобладает молодь и взрослые рыбы, основной пищей которым служат планктонные рачки. Изучение связей между распределением рыб и их кормовых объектов в каждом отдельном водохранилище волжского каскада не выявило достоверной корреляции между этими двумя показателями. Не отмечается связи между биомассой зоопланктона и характером цикличности распределения рыб на конкретных полигонах (рис. 5). По сути дела, нами не отмечалось какой-либо закономерности в изменении биомассы зоопланктона по продольной линии водохранилищ. В отдельных водохранилищах наиболее высокая биомасса зоопланктона была зарегистрирована в верховьях водохранилищ, в других – наоборот, в нижних или в средних плёсах. Исключение составляет Цимлянское водохранилище, где коэффициент корреляции достоверен с вероятностью 0.95. Связь между плотностью пелагических рыб и зоопланктона обратная. По-видимому, огромный по численности вид – тюлька (средняя биомасса открытой части нижнего плёса водохранилища в августе 1982 г. достигала  $12 \text{ г/м}^2$ ) оказывает заметное влияние на кормовую базу.

Выяснено также, что количество молоди хищных рыб, в частности окуня и судака, в пелагиали водохранилищ зависит от количества молоди других видов, которые потенциально могут быть объектом их питания. Связь эта носит прямой характер, коэффициент корреляции достоверен с вероятностью 0.95 (табл. 3). Кроме того, количество судака в уловах положительно коррелирует с видовым разнообразием этих уловов ( $r = +0.52$ ).

Приведенные выше данные о влиянии зоопланктона на распределение пелагических рыб свидетельствуют о трудности выявления подобной связи на скоплениях с низкой плотностью (большинство

## Биотопы открытых плёсов водохранилища

Ранее выделенные основные биотопы	Расширенный набор исследуемых биотопов
Затопленные русла рек и близлежащая пойма	Затопленные русла рек: склон русла подошва русла
Затопленные старицы и пойменные озера	Затопленные старицы и пойменные озера
Удаленная от бывших русел пойма	Плато открытого плёса: близлежащее к руслам близлежащее к озерам отдаленное от русел и озер близлежащее к мелководьям

полигонов волжских водохранилищ). В то же время пример Цимлян-ского водохранилища, а также анализ связи между хищными рыба-ми и общей плотностью рыб показывают, что в нагульный период на распределение рыб непосредственное влияние оказывают кормо-вые условия. Это же подтверждается и данными исследования на скоплениях рыб в Рыбинском водохранилище [24], где наиболее плотные скопления снетка формируются в местах, наиболее богатых планктоном. Вполне естественно, что прямая связь между распре-делением рыб и их кормовых объектов может не всегда четко про-являться, так как распределение обычно зависит от воздействия множества различных показателей окружающей среды (наличие ук-рытий, присутствие хищника, гидрологические, температурные, хи-мические факторы).

Исходя из многообразия воздействующих на распределение рыб факторов среды целесообразно выделить какой-то один интегральный показатель, отражающий сумму факторов и дающий достаточно пол-ное представление об окружающей среде. Для мелководных водое-мов, например верхневолжских водохранилищ, таким показателем может служить морфометрия дна, которая влияет на динамику вод-ных масс, а через нее и на температурное поле, распределение грунтов, формирование различных стаций и через них — на распре-деление планктонных и бентосных организмов. Иными словами, морфометрия дна в определенной степени влияет на процессы транс-формации и аккумуляции биомасс в водоемах. В литературе уже от-мечалось, что рыбопродуктивность мелководных водоемов в значи-тельной степени зависит от их морфометрических показателей [39, 46-48, 51].

Нами сделана попытка оценить пространственное распределение пелагических рыб в зависимости от характера биотопов (табл. 4).

При этом проверялись следующие статистические гипотезы:

а) равенство (или отличие) плотности рыб на различных руслах рек, на русле и склоне, на плато и в озере, на русле и плато (в

последнем случае интересовал характер зависимости плотности рыб при удалении от русла),

б) независимость (зависимость) плотности рыб на плато у меандрированного русла от радиуса меандра, от глубины места.

Биотоп „затопленные русла рек“ по своим свойствам в различных частях неодинаков. В русловых плёсах Рыбинского водохранилища и в водохранилищах руслового типа — Ивановском и Угличском — условия обитания рыб остаются близкими к исходным (речным). В Главном плёсе Рыбинского водохранилища, напротив, они резко отличаются от речных: замедляются скорости течения, водные массы представляют относительно устойчивую систему, большую роль играет волнение и ветровое перемешивание [17, 25]. Следовательно, и рассмотрение закономерностей распределения должно вестись отдельно.

Характеризуя в общем плане распределение рыб на этих биотопах, можно сказать, что наибольшая плотность приходится на нижние участки. В верхних участках водохранилища или в верховье плёса пелагических рыб в 2–10 раз меньше.

Общая закономерность распределения рыб согласуется с данными планктонной съемки. Так, для Ивановского водохранилища характерно увеличение плотности планктона от верховий к плотине [5, 8]. Сходная тенденция прослеживается и по грунтам, являющимся интегральным показателем, характеризующим распределение рыб на различных участках водохранилища [25]. Так, в нижних участках преобладает на русле богатый биогенами песчанистый серый и серый ил, тогда как в верховьях — песок и илистый песок [4, 12].

Также на распределение рыб в пелагиали влияет и вынос планктона из высокопродуктивных участков. Так, в Ивановском водохранилище отмечается вынос планктона из высокопродуктивного Шошинского плёса, который прослеживается по данным планктонной съемки на 3–4 км по руслу Волги [5, 7, 12]. По данным грунтовой съемки, вынос биогенов прослеживается на 6 км [4]. Анализ материалов показал, что вынос планктона из Шошинского плёса влиял на распределение рыб в пелагиали в 1982 г. на 1–1.5 км, а в 1983 г. даже на 3–4 км вниз по течению Волги от устья Шошинского плёса.

Отмечено увеличение плотности рыб на русле и в районах заросших островов (остров в 50–100 м от русла), что, очевидно, связано с выносом планктона из заросшего мелководья, где он значительно богаче [7, 29].

Кроме того, важной причиной повышения плотности рыб может быть влияние подогретых вод. Так, в Ивановском водохранилище около устья р. Сози прослеживается устойчивое влияние подогретых вод [12, 21]. Оно наиболее заметно в зоне слабого подогрева, в 6 км ниже устья р. Сози. По данным 1982 г. плотность рыб в этой зоне изменялась от 2 до 10 г/м<sup>2</sup> при средней плотности 4.3 г/м<sup>2</sup> и коэффициенте вариации 53%, а по данным 1983 г. — от 2 до 30 г/м<sup>2</sup> при средней плотности 17 г/м<sup>2</sup> и коэффициенте

вариации 43%. В зоне слабого подогрева наблюдается увеличение средних размеров и средних навесок рыб по сравнению с другими участками.

Условия обитания для рыб неодинаковы не только вдоль русла, но и в поперечном направлении. Достоверно большая плотность рыб отмечена над подошвой русла. Указанные отличия характерны для сравнительно прямого русла. Так, в Иваньковском водохранилище, на излучине в районе Конаковской ГРЭС, наибольшая плотность отмечается под противоположным от станции склоном русла. Характерно, что у ГРЭС, в зоне вогнутого берега, отмечалась молодь меньших линейных и массовых размеров.

Плотность пелагических рыб в районе бывших русел рек в озерном (Главном) плёсе Рыбинского водохранилища, по данным 1982 г., варьировала в пределах 2–15 г/м<sup>2</sup>. Наиболее массовые виды – снеток, синец, судак и ряпушка. Оценка различий по критерию Стьюдента показала сходство плотности рыб в руслах рек Мологи, Волги и Шексны (кроме нижнего участка) при уровне значимости 0.1. Средняя плотность оказалась равной 12 г/м<sup>2</sup> при коэффициенте вариации 20%. В отдельную группу по более низкой плотности рыб (2–8 г/м<sup>2</sup>) выделяются русла рек Согожи и Ухры.

Условия обитания рыб в руслах Согожи и Ухры отличаются от таковых на руслах крупных рек. Хотя характер грунта здесь такой же, но скорость илоскопления, а отсюда и толщина богатых органическим веществом илов в русле Согожи заметно меньше, чем в руслах Волги, Мологи и Шексны (соответственно 0,75 см/год при высоте слоя 28,5 см на Согоже и 2,06–2,84 см/год при 77–108 см на руслах крупных рек [11]).

Бывшие пойменные озера и старицы имеют относительные большие глубины (до 15 м) и меньшую, чем на руслах, проточность. В основном зона углублений дна на месте бывших пойменных озёр используется рыбой для нагула. В уловах в массе встречаются молодь судака, окуня и снеток. Плотность рыб в 1982 г. в этой зоне варьировала в пределах 3–9 г/м<sup>2</sup>. Оценка различий по критерию Стьюдента показала сходство в плотности рыб на залитых озёрах и старицах при уровне значимости  $P = 0.1$ . Средняя плотность рыб в этой зоне оказалась равной 5 г/м<sup>2</sup> при коэффициенте вариации 50%.

В Рыбинском водохранилище плато озерного плёса занимает наибольшую площадь (54%) с глубинами 4–9 м. Наиболее массовый вид рыбы – синец, его доля в уловах достигает 90%. Встречаются скопления ряпушки, снетка, окуня. Плотность рыбного населения (без разделения на виды) даже на смежных участках плато различается в 5–10 раз и в среднем она значительно ниже, чем над бывшими руслами. Исключение составляют русла мелководных притоков (Согожи) и низовье Шексны, где наблюдается обратная картина, однако, уровень значимости невелик –  $P = 0.2$ .

Меньшая плотность рыб на плато отмечается и для Иваньковского водохранилища. В Рыбинском водохранилище по мере удаления от русла плотность рыб резко уменьшается, а затем стабилизируется.

Существенным элементом сложности рельефа дна служит меандрированность русла. Оказалось, что при уровне значимости  $P = 0.02$  плотность рыб на меандрированном плато больше, чем на плато с прямым руслом. Интересно, что отмечается тенденция уменьшения плотности рыб на меандрированном плато с увеличением радиуса закругления русла.

Аналогично бывшим руслам рек, плотность рыб в местах затопленных озер оказалась больше, чем на прилегающем к нему плато. По мере удаления от затопленных озер плотность рыб на плато постепенно уменьшается и достигает минимума на расстоянии 1.5–2 км от углубления.

Плато, мало удаленное от заросшего побережья, имеет достоверно большую плотность рыбного населения, чем отдаленное плато.

Описанные выше закономерности касаются участков с относительно простым рельефом дна. Самая высокая плотность характерна для участков, где русла рек образуют множество излучин. Здесь отмечаются плотные скопления рыб и кормовых организмов как непосредственно на русле, так и на более мелководных пойменных участках между излучинами. Такие зоны характеризуются резкой изменчивостью глубин. Близость русла обеспечивает возможность быстрого ухода рыб в безопасные глубоководные участки при наступлении неблагоприятных погодных условий, усилении ветра, волнении. Все это говорит о важной роли участков с таким рельефом дна в обеспечении оптимальных условий нагула.

Для характеристики распределения рыб недостаточно анализировать средние величины (математические ожидания). Важным показателем служит изменчивость этих средних. Последняя наблюдается как во временном, так и в пространственном аспекте. В первом случае изучается стабильность плотности скоплений и видовой структуры на одной и той же станции в течение нагула, во втором — стабильность плотности на одном и том же биотопе, а также периодичность повторения зон повышенной плотности рыб.

Стабильность общей картины распределения рассматривалась на примере Рыбинского водохранилища. Сравнительный анализ данных конца мая, июня, июля показал, что картина распределения во временном аспекте довольно стабильна, хотя наблюдаются некоторые отличия. Если судить по средним величинам, то в мае отмечается меньшая плотность рыб, что, очевидно, связано с уходом фитофильных рыб (синец, окунь, лещ) на прибрежные нерестилища. Рыбы распределяются наиболее равномерно (коэффициент вариации плотности рыб для всей выборки 41%). Максимально неравномерно распределены рыбы в конце июля–августе (коэффициент вариации плотности рыб для всей выборки 55%).

Сравнение стабильности распределения пелагических рыб в пространственном аспекте показало, что на разных русловых участках рек Волги, Мологи и Шексны нет больших вариаций ( $C = 20\%$ ). Столь малые различия могут быть обусловлены сходством экологических условий на этих участках: относительно одинаковые глуби-

ны, мощные слои иловых отложений, постоянная смешиваемость вод по вертикали, высокие концентрации кормовых организмов. Немного больше вариабельность плотности рыб в зонах бывших пойменных озер ( $C = 30\%$ ), наибольшая отмечается на плато озерного плёса ( $C = 45\%$ ), средние величины плотности существенно меньше, чем на русле и озере. Мозаичность распределения рыб хорошо согласуется с разнообразием экологических условий: на ровных участках затопленной поймы расположены пески и илстые пески. В небольших углублениях они подчас сменяются песчанистыми серыми и серыми илами. Местами сохраняются размываемые почвы, торфянистый ил, остатки затопленных лесов. На неоднородность распределения рыб оказывает влияние и различная удаленность от бывших русел и залитых озер.

Таким образом, проведенный анализ данных эхометрических съемок на Рыбинском водохранилище показывает, что пространственная структура распределения рыб в пелагиали сравнительно мелководного водоема в период нагула имеет вполне определенные закономерности относительно морфометрических показателей водоема. В общем виде их можно представить следующим образом.

Минимальная плотность рыб в пелагиали характерна для участков затопленной поймы с ровным рельефом дна и удаленных более чем на 1.5–2 км от прибрежных заросших мелководий и от естественных углублений: русел, затопленных озер, стариц.

По мере приближения к заросшим мелководьям и затопленным углублениям плотность рыб постепенно возрастает, достигая максимума непосредственно над затопленными руслами и озерами или в защищенных прибрежных мелководьях.

Наиболее плотные концентрации рыб отмечаются в зонах с крутыми и частыми поворотами русел, т.е. в зонах, характеризующихся множеством излучин, резкими изменениями глубин в пределах небольшой акватории.

\*  
\* \* \*

Проведенный анализ эхометрических и траловых съемок показал, что пространственная структура распределения рыб может быть охарактеризована качественными и количественными показателями, которые могут быть использованы в разработке теории биоценологического районирования водоемов, где будут учтены и особенности ихтиоценозов – видового состава рыб, их плотности, распределения, связи со средой. Это позволит более обоснованно выделять зоны возможного изъятия воды для хозяйственных нужд с минимальным отрицательным воздействием на ихтиофауну.

Рыбы во время нагула распределяются не абсолютно случайно, а образуют скопления в определенных участках водоема, обеспечивающих оптимальный уровень поддержания их численности и выживаемости. Степень агрегированности определяется видовой спецификой нагульного поведения.

В мелководных (до глубин 15–17 м) водохранилищах типа Рыбинского наименьшая плотность рыб в пелагиали приурочена к зонам затопленной поймы с ровным рельефом дна и песчаным грунтом, удаленным от заросших мелководий, затопленных русел и других углублений дна. В глубоководных плёсах водохранилищ (глубины более 25–30 м), например в нижнем плёсе Волгоградского водохранилища, наименее заселены, наоборот, русловые глубоководные участки.

Максимальная плотность рыб в пелагиали свойственна обычно только верхним слоям воды: в Волгоградском водохранилище горизонт 4–6 м, в Цимлянском – до 10 м. В отдельных случаях кратковременное повышение плотности рыб, особенно на участках с глубинами менее 18–20 м, возможно в придонных слоях при суточных и сезонных вертикальных миграциях.

Наиболее плотные скопления пелагических и придонных рыб в мелководных водохранилищах расположены в местах резких изменений рельефа дна (излучины затопленных русел, затопленные малые озера, углубления дна), соответствующих зонам аккумуляции биомасс.

### Л и т е р а т у р а

1. Б а к а н о в А.И. О мейобентосе Рыбинского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 53. С. 12–17.
2. Б е р д и ч е в с к и й З.М. Цифровой интегратор для количественной оценки промысловых скоплений//Рыб. хоз-во. 1984. № 3. С. 53–54.
3. Б р а ц е н ю к Г.Н. Распределение рыб Саратовского водохранилища//Саратовское водохранилище. Саратов, 1973. С. 116–142.
4. Б у т о р и н Н.В., З и м и н о в а Н.А., К у р д и н В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л., 1975. 159 с.
5. В е л и ч к о А.Н. Зоопланктон Иваньковского водохранилища в условиях локального подогрева: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 24 с.
6. В е н т ц е л ь Е.С. Теория вероятностей. М., 1964. 576 с.
7. Г о р о б и й А.Н. О зоопланктоне Иваньковского водохранилища и влиянии на него сбросных вод Конаковской ГРЭС//Биологический режим водоемов-охладителей и влияние температуры на гидробионтов. Л., 1977. С. 43–62.
8. Г у р о в а Л.А., В е л и ч к о А.Н., К у д и н о в М.Ю. Кормовая база рыб Иваньковского и Угличского водохранилищ//Рыбные запасы Иваньковского и Угличского водохранилищ. Л., 1980. С. 17–32.
9. Д е н и с о в Л.И. Рыболовство на водохранилищах. М., 1978. 282 с.

10. Е р м о л ь ч е в В.А. Гидроакустический метод и устройство для оценки числа рыб в скоплениях различной концентрации и вертикальной протяженности // Тр. Полярн. н.-и. и проект. ин-та мор. рыб. хоз-ва и океаногр. М., 1977. Вып. 38. С. 90-105.
11. З а к о н н о в В.В., З и м и н о в а Н.А. Осадконакопление и аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Гидрохимические исследования внутренних водоемов. Рыбинск, 1982. С. 68-81.
12. И в а н ь к о в с к о е водохранилище. Л., 1978. 304 с.
13. К а л и х м а н И.Л. Оценка точности определения плотности скоплений рыб гидроакустическим методом // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982. С. 103-115.
14. К и я ш к о В.И., М а л и н и н Л.К., П о д д у б н ы й А.Г., С т р е л ь н и к о в А.С. Распределение и видовое разнообразие рыб в открытых плёсах водохранилищ Волги и Дона // Вод. ресурсы. 1985. № 3. С. 92-101.
15. К о т е л ь н и к о в В.А. Теория потенциальной помехоустойчивости. М., 1954. 151 с.
16. Л а к и н Г.Ф. Биометрия. М., 1978. 268 с.
17. М а л и н и н Л.К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном плёсе Рыбинского водохранилища // Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971. С. 158-165.
18. М а л и н и н Л.К., Л и н н и к В.Д. О возможности эхометрического определения коэффициента уловистости орудий лова // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 50. С. 58-62.
19. М а л и н и н Л.К., Т е р е ш е н к о В.Г. Некоторые особенности применения гидролокатора „Лещ“ для поиска рыбы в мелководных водоемах // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 50. С. 55-58.
20. Н а у м о в Н.П. Экология животных. М., 1963. 618 с.
21. Н и к а н о р о в Ю.И., Н и к а н о р о в а Е.А. Влияние сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС на рыб и рыбное хозяйство Ивановского водохранилища // Рыбное хозяйство Калининской области. М., 1974. С. 159-195.
22. Н и к о л а е в А.С., М а к с и м е н к о А.И., Д у д н и к о в Ю.Ф. Эхометрическая съемка молоди красной в оз. Курильском // Рыб. хоз-во. 1982. № 4. С. 43-44.
23. Н и к о л ь с к и й Г.В. Теория динамики стада рыб. М., 1974. 448 с.
24. П е р м и т и н И.Е., П о л о в к о в В.В. Особенности образования и динамики структуры скоплений пелагических рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., 1978. С. 78-106.
25. П о д д у б н ы й А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилище. Л., 1971. 312 с.
26. П о д д у б н ы й А.Г., М а л и н и н Л.К., Т е р е ш е н к о В.Г. О точности оценки численности рыб во внут-



- ренных водоемах // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982. С. 83-102.
27. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 364 с.
  28. Сметанин М.М., Баканов А.И. Об использовании информационных показателей для оценки агрегированности организмов // Биологические основы рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1981. С. 23-25.
  29. Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в 1971-1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 170-213.
  30. Шиллов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977. 240 с.
  31. Юданов К.И. Расшифровка эхограмм гидроакустических поисковых приборов. М., 1967. 116 с.
  32. Юданов К.И., Калихман И.Л. Методы определения плотности рыбных скоплений // Вопросы промысловой гидроакустики. М., 1981. С. 31-48.
  33. Яковлева А.Н. Рыбопродуктивность Волгоградского водохранилища и определяющие его факторы // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, вып. 31 (56). С. 562-565.
  34. Яковлева А.Н. Саратовское водохранилище // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1975. Т. 102. С. 118-129.
  35. Brandt S.B. Application of acoustics to the study of fish behaviour an example from Lake Michigan // CSIRO Fish. and Oceanogr. Fish. Synop. 1980. N 123. P. 8-9.
  36. Castle M.J. A review of the acoustic survey of jack mackerel and methods of data analysis // CSIRO Fish. and Oceanogr. Fish. Synop. 1980. N 123. P. 10.
  37. Cushing D.H. The present state of acoustic survey // J. Cons. intern. explor. mer. 1977. Vol. 38(1). P. 28-32.
  38. (Dajor R.) Дажо Р. Основы экологии. М., 1975. 408 с.
  39. Henderson H.F., Ryder R.A., Kudhonganta A.W. The morphoedaphic index, a fish yield estimator review and evaluation // J. Fish. Res. Board Canada. 1973. Vol. 31, N 3. P. 663-688.
  40. Johannesson K.A., Mitsou R.B. Fisheries acoustic: a practical manual for aquatic biomass estimation // FAO Fish. Techn. Pap. 1983. N 240. 249 p.
  41. Jurvelius J., Lindem T., Lohimo J. The number of pelagic fish in Lake

- , Paasivesi, Finland, monitored by hydroacoustic methods // Fish. Res. 1984. Vol. 2. P. 273-283.
42. J u r v e l i u s J., S u u r o n e u P. Kalakontojen arvloimanen akustisilla menetelmilla // Luonnon tutkija. 1982. N° 4. P. 146-151.
43. L y t l e D.W., M a x w e l l - D o u g l a s R. Hydroacoustic assessment in high density fish schools // FAO Fish. Repts. 1983. N 300. P. 157-171.
44. (O d u m E.P.) О д у м Ю. Основы экологии. М., 1975. 650 с.
45. P i e l o u E. Mathematical ecology. New York, 1977. 384 p.
46. R a w s o n D.W. Mean depth and fish production of Large Lakes // Ecology. 1952. Vol. 33. P. 513-521.
47. R y d e r R.A., H e n d e r s o n H.F. Estimate of potential fish yield for the Nasser Reservoir // J. Fish. Res. Board Canada. 1975. Vol. 32, N 12. P. 2137-2151.
48. R y d e r R.A., K e r r R.S., L o f t u s K.H., R e g i e r H.A. The morphoedaphic index, a fish yield estimator-review and evaluation // J. Fish. Board Canada. 1974. Vol. 31, N 4. P. 663-688.
49. S a n o N., M i k a m i T., A k i b a Y.A. Хоккайдо дайчаку суйсан чакубукэнкю ихю // Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1981. Vol. 32, N 4. P. 388-399.
50. T h o r n R.E. Assessment of population abundance by hydroacoustics // Biol. Oceanogr. 1983. Vol. 2, N 2-4. P. 253-262.
51. T r o a d e x I.P. Semi-quantative methods of assessment // FAO Fish. Circ. 1978. N 701. P. 99-109.
52. W i r t z A., A c k e r W. A microprocessor based echo integration sistem for fisheries research // Oceans 80 Intern. Forum Ocean Eng., Seattle, Washington, 1980. New York, 1979. P. 392-397.
53. (W h i t t a k e r R.H.) У и т т е к е р Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

## ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ И УСТОЙЧИВОСТИ РЫБ К ПОЛЮ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ТОКА

К настоящему времени накоплен значительный экспериментальный материал по влиянию основных физико-химических факторов среды (температура, соленость, содержание кислорода, pH, электрический ток и т.д.), а также широкого круга токсикантов на жизнедеятельность рыб в различные периоды онтогенеза. Большинство авторов считает наиболее уязвимыми ранние стадии развития, т.е. устойчивость рыб с возрастом в целом повышается. Ряд исследователей придерживается противоположного мнения. Чувствительность рыб к большей части перечисленных факторов в силу сложности ее определения, особенно в возрастном аспекте, до сих пор остается малоизученной.

Анализ литературных данных показывает, что в основном результаты, относящиеся к данной проблеме, получены лишь для отдельных периодов онтогенеза. Более того, среди биологов все еще нет единого понимания самих терминов устойчивости и чувствительности.

В наиболее общем виде эти понятия сформулированы в кибернетике. Под чувствительностью понимается свойство системы изменять свой режим или характеристики поведения относительно исходных при вариации каких-либо параметров [24]. Устойчивостью называется способность системы нормально функционировать и противостоять неизбежным возмущениям [6]. Используя представление Эшби [25] об описании системы в виде некоторого множества ее состояний, устойчивость можно определить как поле состояний, за пределами которого нарушается целостность системы. В некоторых определениях подчеркивается другой аспект устойчивости – способность системы возвращаться к исходному состоянию после прекращения воздействия, которое вывело ее из этого состояния [23].

Тем не менее, применяя эти определения в биологии, необходимо учитывать особенности живых систем. Так, в физиологии за чувствительность принимают способность живого организма воспринимать раздражения, исходящие из внешней среды или собственных органов и тканей [23]. Мерой чувствительности является пороговая интенсивность внешнего фактора, а не величина ответной реакции.

При этом чувствительность и ее пороговое значение связаны обратной зависимостью. Чувствительность организма может быть оценена на основе ощущений, а также по объективным показателям (вегетативным или биоэлектрическим реакциям и т.д.) [6]. Одним из видов чувствительности является электрокожная чувствительность, заключающаяся в способности воспринимать раздражение при воздействии электрическим током [23]. В своей работе мы придерживаемся сходных представлений о чувствительности и считаем ошибочным взгляд на чувствительность как величину, обратную устойчивости, а также использование ее в качестве синонима уязвимости.

Что касается понятия устойчивости, то существует весьма широкий спектр его биологических интерпретаций. Устойчивость живых систем проявляется в их способности приспосабливаться к изменяющимся условиям существования [23]. Например, в токсикологии — это способность как можно дольше выжить либо при длительном воздействии на организм малых концентраций токсиканта, либо при кратковременном действии больших концентраций данного вещества за счет включения различных регуляторных механизмов [16]. Устойчивостью биологических систем называют также удержание существенных переменных на таком уровне, который обеспечивает целостность этих систем [22].

Несмотря на различия данных формулировок, суть их едина: устойчивость сводится к способности системы сохранять качественное тождество (целостность) вопреки накоплению в ней количественных изменений, вызванных воздействием факторов окружающей среды. Поэтому в дальнейшем под устойчивостью будет пониматься способность биологической системы, отклоненной от стационарного состояния воздействием внешнего фактора определенной интенсивности и длительности, сохранять свою целостность, а после прекращения воздействия возвращаться в исходное или переходить в новое стационарное состояние.

Цель нашей работы — изучение чувствительности и устойчивости разновозрастных пресноводных неэлектрических рыб к полю электрического тока. Электрический ток, хотя и является универсальным раздражителем для различных тканей, в первую очередь воздействует на нервную систему, которая обладает более высокой возбудимостью по сравнению с другими структурами организма. Нервная система выполняет сложную функцию координации процессов жизнедеятельности организма. Следовательно, по результату воздействия электрического тока на систему управления можно судить о функциональных возможностях организма в целом. Кроме того, электрическое раздражение, легко дозируемое по интенсивности, позволяет не только определить устойчивость животного, но и относительно несложным путем оценить его чувствительность.

Опыты проводились по общепринятой безусловнорефлекторной методике [14]. В качестве раздражителя использовался синусоидальный ток с частотой 50 Гц и постоянным временем воздействия 3 сек. Рыб располагали вдоль силовых линий однородного электрического поля в центре аквариума. Эксперименты ставились в четырех типо-

вых аквариумах, которые подбирались таким образом, чтобы по мере роста животных сохранялось постоянным соотношение длин рыбы и аквариума, не превышавшее 0.2–0.3 в соответствии с рекомендациями В.Н. Мельникова и Э.Т. Преля [18], а также соотношение поперечных сечений тела рыбы и столба воды.

За характеристику чувствительности организма принята реакция возбуждения – легкое вздрагивание тела, спинного или хвостового плавников рыбы при подаче тока. Как известно, у рыб реакция возбуждения не отражает абсолютного порога чувствительности к току. Например, при использовании электрокардиографической методики порог чувствительности оказывается на несколько порядков ниже определяемого по реакции возбуждения [17]. Однако электрокардиографическая и аналогичные ей условнорефлекторные методики для возрастных исследований не пригодны по причине сложности введения электродов в тело рыбы и выработки условных рефлексов у ранней молоди. Следовательно, наиболее приемлемыми в данном случае являются безусловнорефлекторные методы оценки чувствительности. При этом поведенческими информационными характеристиками могут служить изменение частоты дыхания, избегание участков воды с определенной напряженностью и реакция возбуждения рыб в электрическом поле [17]. Методики определения чувствительности по частоте дыхания или по реакции избегания, по трудоемкости существенно превосходя регистрацию реакции возбуждения, все же не позволяют значительно приблизиться к „абсолютному“ порогу электрочувствительности [17]. В то же время реакция возбуждения у рыб проявляется более однозначно. Порог данной реакции обусловлен степенью развития периферической нервной системы [2] и варьирует в широких пределах у рыб разных возрастов и размеров. Указанные особенности реакции возбуждения позволили нам считать ее достаточно тонким показателем восприятия рыбами электрического поля, а по порогу возбуждения судить об относительных изменениях электрочувствительности рыб в онтогенезе.

Устойчивость рыб к электрическому току можно оценивать по влиянию на них полей, достаточных по величине для дезорганизации системы. Состояние организма, вызванное воздействием электрического раздражителя большой силы, характеризуется прежде всего нарушением подвижности тела и описывается в литературе с помощью различных терминов: электрошок, реакция электронаркоза, наркозоподобное состояние, иммобилизация, реакция тетануса. При подаче переменного тока, превышающего по величине порог первичной реакции, рыба сначала совершает резкий бросок вперед и в крайне возбужденном состоянии хаотически перемещается по всему экспериментальному аквариуму. Момент оцепенения рыбы трудно зафиксировать с достаточной точностью по причине постепенности и размытости перехода к наркозоподобному состоянию. В связи с этим для оценки устойчивости нами была выбрана наиболее доступная для визуальной регистрации форма ответа организма на сильное поле, заключающаяся в практически мгновенном полном обездвиживании тела рыбы и прекращении дыхательных движений при постоянной

длительности раздражения. При этом тело рыбы напряжено, плавники распрямлены, жаберные крышки широко раскрыты. Следует заметить, что такие явления, как мышечная контрактура с расстройством ритма дыхания и работы сердца, характерны для начальных фаз электронаркоза, но, как правило, быстро проходят и сменяются расслаблением мускулатуры и восстановлением нормального дыхания и деятельности сердца [11]. Поэтому в ходе дальнейшего изложения мы сохраним за наблюдаемым состоянием рыб традиционное наименование реакции электронаркоза. Эксперименты Бодровой и Краюхина [5] показали, что реакция электронаркоза вызывается действием тока непосредственно на нервные центры и ее порог практически не изменяется при выключении рецепторов поверхности тела посредством новокаиновой анестезии, в то время как порог реакции возбуждения существенно повышается. Время жизни животных, находящихся в состоянии электронаркоза под непрерывным действием электрического тока, существенно ограничено по сравнению с нормальными видовыми сроками жизни и не превышает нескольких часов. Более продолжительное пребывание в поле приводит к гибели особи, тогда как при меньшей длительности раздражения жизненно важные функции организма восстанавливаются. Это послужило основанием считать порог реакции электронаркоза границей устойчивости рыб. Таким образом, реакции возбуждения и электронаркоза связаны с деятельностью различных подсистем организма и, по нашему мнению, отражают соответственно чувствительность и устойчивость рыб к электрическим полям.

Пороги ответных реакций рыб на электрический ток можно выражать через энергию поля, создаваемого в среде (по условным параметрам), или через энергию поля, создающегося в теле животного (по действительным параметрам) [18]. Последние из-за отсутствия данных о возрастной динамике удельной электропроводности и формы тела организма малоприспособлены для решения поставленной задачи. Поэтому пороги реакций рыб оценивались нами по трем условным параметрам: напряженности, плотности тока и удельной мощности электрического поля, определяемых по напряжению на электродах, помещенных в аквариум, сопротивлению, длине и поперечному сечению столба воды с находящейся там рыбой. Удельная мощность  $W$  как наиболее интегральная характеристика энергии внешнего воздействия применена для анализа результатов экспериментов. При этом мерой чувствительности и устойчивости организма служили минимальные значения удельной мощности, вызывающие четкие ответные реакции животных. Чем выше устойчивость особи, тем большие значения удельной мощности  $W_n$  требуются для вызова реакции электронаркоза. Большей чувствительности, наоборот, соответствуют меньшие значения удельной мощности электрического поля  $W_B$ , вызывающие реакцию возбуждения.

В качестве объектов исследования выбраны представители 3 различных отрядов: лещ (*Abramis brama* (L.)), окунь (*Perca fluviatilis* L.) и щука (*Esox lucius* L.), в возрастном интервале от момента выклева из икры до возраста соответственно 15, 10 и 6 лет.

Для устранения влияния сезона года и условий содержания все опыты проводились летом в стандартных условиях среды ( $t = 18 \pm 2$  °C, pH =  $7.9 \pm 0.1$ ,  $pO_2 = 8.3 \pm 0.3$  мг/л,  $\rho = 3500 \pm 500$  (Ом·см)) с предварительной акклимацией животных в течение 5–10 сут. Возраст рыб определялся по склеритной структуре чешуи. Помимо этого, для уточнения определения возраста привлекались многолетние данные по размерно-возрастной структуре местной популяции щуки [19]. У окуня дополнительно анализировались жаберные крышки. Результаты экспериментов, а также материалы по размеру, массе тела и возрасту исследованных рыб обработаны статистически для уровня значимости 0.05 (см. таблицу).

Проведенные эксперименты показывают, что чувствительность и устойчивость леща, щуки и окуня в ходе онтогенеза претерпевают существенные изменения, особенно значительные на первом году жизни. Так, к возрасту одного года электрочувствительность исследованных видов рыб по сравнению с моментом выклева возрастает в 300–1700 раз, а устойчивость снижается в 100–300 раз. В дальнейшем изменения рассматриваемых характеристик становятся более плавными, не превышая по скорости полутора раз в год. С некоторого момента происходит относительная стабилизация чувствительности и устойчивости на определенном уровне: у леща с возраста 7–8 лет, а у щуки и окуня с возраста 2–3 года, что соответствует началу их полового созревания.

Обнаруженные закономерности, являющиеся, очевидно, универсальными для незлектрических рыб, в целом описываются степенным уравнением вида  $y = \alpha x^{-c}$  (кривая гиперболического типа), где  $y$  – пороговые значения удельной мощности, вызывающие реакции электронаркоза или возбуждения,  $x$  – масса, соответствующая определенному возрасту и длине, „ $\alpha$ ” и „ $c$ ” – постоянные коэффициенты, рассчитанные по методу наименьших квадратов. Коэффициент „ $c$ ” показывает направление и скорость изменения порогов реакций возбуждения или электронаркоза при изменении массы рыб. Коэффициент „ $\alpha$ ” численно равен пороговому значению реакций возбуждения или электронаркоза рыбы массой 1 г. У леща величины коэффициентов „ $c$ ” и „ $\alpha$ ” для реакции возбуждения составляют 0.40 и 1.55, для электронаркоза 0.52 и 138, у окуня соответственно 0.68 и 3.17, 0.54 и 81, у щуки 0.68 и 2.04, 0.59 и 171. Сравнительный анализ экспериментальных и расчетных данных (см. таблицу) показывает, что на протяжении практически всего исследованного периода онтогенеза наблюдается тесная связь между порогами реакций возбуждения и электронаркоза животных и массой их тела (коэффициент корреляции во всех случаях более 0.95). Следует лишь отметить, что в начале рассматриваемого возрастного интервала (до 5–20 сут) расчетные значения, как правило, несколько занижены по сравнению с данными опытов, в особенности у леща. В ходе дальнейшего развития организма наблюдается более близкое соответствие вычисленных по формуле данных с результатами эксперимента, причем особенно точно совпадают данные начиная с годовалого возраста до момента наступления половозрелости.

Размерно-возрастной состав, экспериментальные и расчетные значения порогов реакций возбуждения и электронаркоза рыб

Возраст	Длина тела, см	Масса, г	Пороги ответных реакций, выраженные в единицах удельной мощности, мкВт/см <sup>3</sup>				Число рыб, экз.
			возбуждение		электронаркоз		
			эксперимент	расчет	эксперимент	расчет	
			Л е ш				
Сутки							
1	0.56±0.01	0.0012±0.00009	221±9.6	22.8	4035±342	4557	10
20	1.1±0.05	0.005±0.0002	32.0±1.0	13.1	2554±48	2125	10
26	1.2±0.04	0.009±0.0009	7.9±0.4	10.3	1563±49	1554	10
34	1.4±0.03	0.023±0.001	6.7±0.5	7.2	1282±68	980	10
40	1.8±0.03	0.07±0.006	4.5±0.4	4.5	1101±74	543	6
90	2.4±0.03	0.2±0.01	2.7±0.06	2.9	260±5	320	20
Годы							
1	8.1±0.4	10±1	0.72±0.05	0.65	40±3	45	20
2	11.4±0.3	26±1	0.36±0.02	0.43	28±2	26	20
3	13.4±0.2	52±3	0.26±0.01	0.32	19±0.9	18	20
4	15.9±0.3	81±4	0.22±0.01	0.27	14±1.2	15	20
5	20.0±0.5	162±11	0.16±0.01	0.21	8.9±0.5	10	20
6	23.2±0.4	257±14	0.16±0.01	0.16	8.9±0.3	8.1	21
7	25.4±0.4	322±15	0.15±0.01	0.15	8.0±0.3	7.2	21
8*	29.1±0.5	511±25	0.17±0.02	0.13	5.9±0.3	5.7	19
9	31.8±0.3	647±15	0.16±0.01	0.11	5.1±0.3	5.0	19
10	33.6±0.3	746±15	0.16±0.02	0.11	4.9±0.3	4.6	14
11	35.3±0.3	872±21	0.13±0.02	0.10	5.0±0.3	4.2	10
12	36.8±0.2	968±41	0.20±0.03	0.10	3.9±0.3	4.0	6



Т а б л и ц а (продолжение)

Возраст	Длина тела, см	Масса, г	Пороги ответных реакций, выраженные в единицах удельной мощности, мкВт/см <sup>3</sup>				Число рыб, экз.
			возбуждение		электронаркоз		
			эксперимент	расчет	эксперимент	расчет	
13	38.0±0.5	1100±2	0.25±0.01	0.09	5.0±0.2	3.8	2
14	40.0	1200	0.30	0.09	4.0	3.6	1
15	39.0	1200	0.20	0.09	3.1	3.6	1
О к у н ь							
Сутки							
1	0.57±0.02	0.0008±0.00007	632±41	388	5860±226	3733	5
2	0.64±0.05	0.0013±0.00030	546±58	283	4499±87	2905	6
3	0.67±0.03	0.0015±0.00018	578±51	263	2851±139	2741	8
5	0.71±0.06	0.0016±0.0003	178±18	249	876±48	2618	6
6	0.73±0.04	0.0018±0.0001	163±12	230	673±46	2464	5
30	1.3±0.06	0.018±0.003	16.9±0.5	48.2	656±41	707	6
40	1.7±0.04	0.088±0.001	7.6±0.8	16.3	629±30	298	7
150	8.2±0.2	10±0.9	0.70±0.03	0.72	24±2	25	21
Годы							
1	9.3±0.1	11±0.6	0.38±0.02	0.64	19±0.9	23	19
2	9.9±0.1	13±0.7	0.30±0.01	0.56	16±0.9	20	25
3*	14.0±0.4	47±4	0.25±0.02	0.25	12±0.8	11	13
4	16.7±0.3	72±5	0.25±0.02	0.18	9.3±0.7	8.1	12
5	18.1±0.6	101±11	0.26±0.01	0.15	8.1±0.9	6.9	9
6	21.7	150	0.23	0.11	2.9	5.4	1
7	23.8±0.7	237±19	0.22±0.03	0.08	5.9±0.4	4.2	5

8	24.8 $\pm$ 0.6	264 $\pm$ 27	0.25 $\pm$ 0.01	0.07	3.4 $\pm$ 0.5	4.0	4
9	28.8 $\pm$ 1.7	486 $\pm$ 109	0.24 $\pm$ 0.03	0.05	1.7 $\pm$ 0.3	2.9	2
10	31.2	609	0.32	0.04	3.1	2.5	1
Сутки			Ш у к а				
1	0.73 $\pm$ 0.02	0.0085 $\pm$ 0.0005	142 $\pm$ 8	52.5	2833 $\pm$ 86	2828	28
5	1.2 $\pm$ 0.05	0.0112 $\pm$ 0.0005	50 $\pm$ 4	43.9	1855 $\pm$ 73	2421	10
11	1.8 $\pm$ 0.05	0.044 $\pm$ 0.0034	9.1 $\pm$ 0.6	17.7	1360 $\pm$ 51	1107	10
17	2.6 $\pm$ 0.1	0.13 $\pm$ 0.021	5.7 $\pm$ 0.6	9.3	983 $\pm$ 73	628	10
24	3.4 $\pm$ 0.2	0.36 $\pm$ 0.018	1.9 $\pm$ 0.3	4.1	286 $\pm$ 20	313	10
37	6.1 $\pm$ 0.3	2.0 $\pm$ 0.34	0.52 $\pm$ 0.04	1.4	147 $\pm$ 7	124	10
41	7.5 $\pm$ 0.3	4.0 $\pm$ 0.54	0.33 $\pm$ 0.02	0.86	85 $\pm$ 4	81	10
75	11.0 $\pm$ 0.4	11.3 $\pm$ 1.5	0.18 $\pm$ 0.02	0.41	21 $\pm$ 2	43	6
Годы							
1	17.9 $\pm$ 0.5	43.7 $\pm$ 3.6	0.15 $\pm$ 0.01	0.17	17 $\pm$ 0.9	20	22
2	29.2 $\pm$ 0.9	201 $\pm$ 22	0.09 $\pm$ 0.01	0.06	6.7 $\pm$ 1.3	7.9	7
3*	36.0 $\pm$ 4.0	373 $\pm$ 16	0.07 $\pm$ 0.01	0.04	6.3 $\pm$ 0.7	5.3	19
4	43.7 $\pm$ 8.8	813 $\pm$ 81	0.07 $\pm$ 0.02	0.02	5.7 $\pm$ 1.6	3.4	3
5	48.3 $\pm$ 17.5	950 $\pm$ 150	0.03 $\pm$ 0.01	0.02	3.9 $\pm$ 0.1	3.1	2
6	60	1900	0.03	0.01	4.8	2	1

\* Наступление половозрелости.

В случае электронаркоза соответствие реальных и расчетных значений продолжается фактически до конца исследованного интервала возрастов. Значения же порогов реакции возбуждения, рассчитанные по уравнению, для всех 3 видов рыб после полового созревания непрерывно снижаются, в то время как в действительности происходит стабилизация порога данной реакции.

Анализ поведения рыб в электрическом поле показал, что с возрастом изменяются не только пороговые значения ответных реакций, но и соотношение устойчивости и чувствительности организма. Устойчивость системы, по Эшби [25], характеризуется множеством, или числом, ее возможных состояний. Обычно это число определяется как частное от деления диапазона исследуемого параметра, в пределах которого возможно существование системы, на величину точности метода измерения этого параметра [1]. В то же время понятно, что для установления реального количества состояний системы такое деление нужно производить на величину порога чувствительности организма к исследуемому фактору, а не на разрешающую способность метода. Поскольку сохранение жизнедеятельности рыб в поле электрического тока ограничено интервалом изменений силы раздражителя от нулевого значения до пороговой величины электронаркоза, число возможных состояний системы в нашем случае фактически определяется отношением порога электронаркоза к порогу возбуждения  $W_n/W_b$ . Отношение порогов этих реакций уже использовалось исследователями, в частности Н.В. Бодровой и Б.В. Краюхиным [4], для межвидовых сравнений электровосприимчивости рыб, однако рассматриваемый показатель несет в себе более глубокое содержание, характеризуя такое фундаментальное свойство живых систем, как количество их состояний.

Число возможных состояний системы у исследованных видов рыб с момента выклева до возраста 35–45 сут повышается, что обусловлено более быстрым изменением порогов возбуждения по сравнению с электронаркозом. В дальнейшем соотношение устойчивости и чувствительности организма уменьшается с возрастом за счет более высокой скорости изменения порога реакции электронаркоза (рис.1). Максимальное отношение порога реакции электронаркоза к порогу возбуждения достигается у мальков леща, окуня и щуки при длине тела соответственно  $1.8 \pm 0.03$  см,  $1.6 \pm 0.04$  и  $6.9 \pm 1.9$  см. Указанные возрастные и размерные характеристики отвечают концу первого-началу второго этапа малькового периода развития леща и окуня [10, 13] и десятому периоду развития щуки, по И.П. Шамардиной [20]. В структурно-функциональном аспекте максимальное число состояний приходится на такую стадию развития, когда у исследованных видов рыб уже сформированы практически все ткани и органы, присущие взрослому организму.

Авторы работ по изучению влияния электрических полей на рыб, как правило, оперируют не возрастными, а тесно связанными с ними размерными характеристиками. Анализ литературного материала позволяет выделить две основные точки зрения относительно зависимости электровосприимчивости рыб от их размера. Одна из них, более

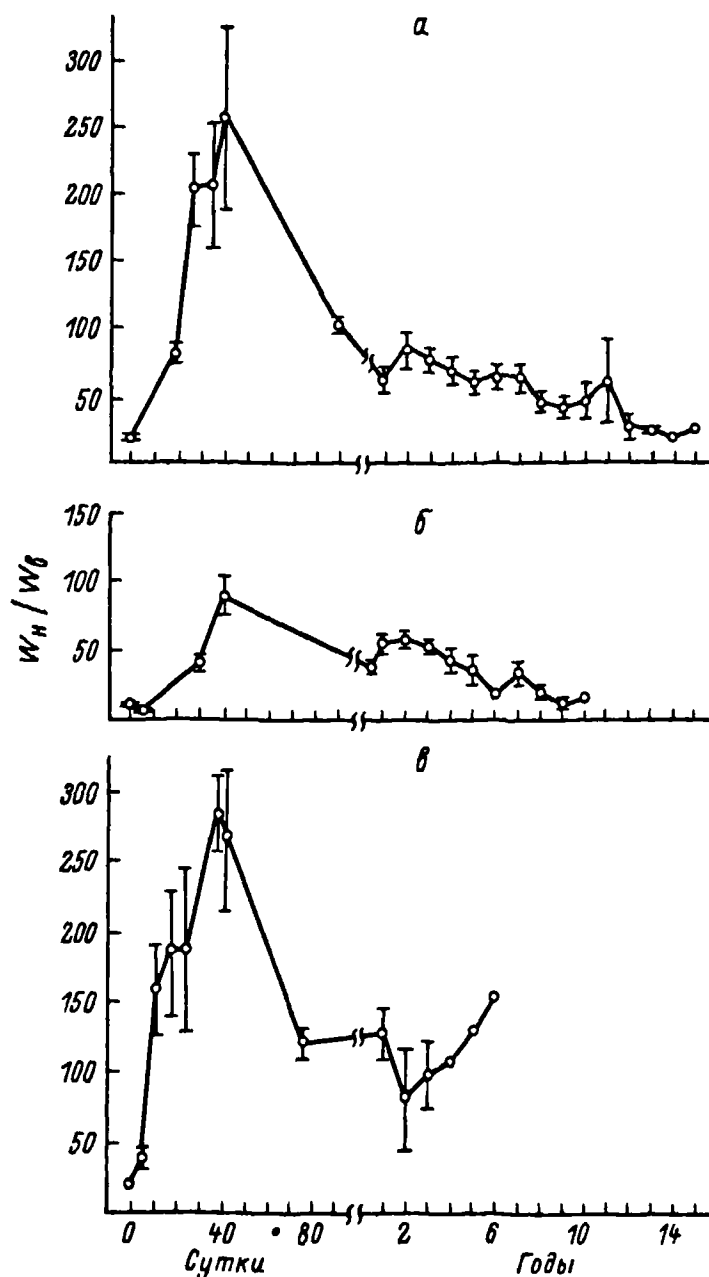


Рис. 1. Возрастная динамика отношения порога реакции электроанаркоза к порогу возбуждения у леща (а), окуня (б) и щуки (в).

По оси ординат — отношение порога реакции электроанаркоза к порогу возбуждения ( $W_n/W_B$ ); по оси абсцисс — возраст. Вертикальные линии — 95%-ный доверительный интервал.

ранняя, однако, бытующая и ныне, сформулирована в виде „закона постоянного напряжения тела“. В соответствии с этой концепцией, выдвинутой Мак-Милланом и Хольцером, напряжение на теле рыбы, необходимое для вызова определенной реакции, не зависит от длины особи и представляет собой постоянную для данного вида величину [8]. Другая точка зрения, представленная более многочисленными работами, сводится к утверждению о существовании возрастной изменчивости порогов ответных реакций рыб на электрические

поля. Однако мнения разных исследователей о направленности этих изменений противоречивы. Одни авторы [12, 21, 27] отмечают большую чувствительность крупных особей по сравнению с мелкими, другие [15, 18, 28] показывают обратное. Некоторые ученые столкнулись с тем фактом, что интерпретация одних и тех же экспериментальных данных зависит от способа обработки последних, т.е. от выбора того или иного критерия электровосприятия [8, 12]. Так, для наступления ответных реакций крупной особи требуется более высокая разность потенциалов на теле, но меньшая напряженность, чем для мелкой [8]. Только анализу этого явления внимания не уделялось.

В связи с этим для выявления истинных закономерностей возрастной изменчивости чувствительности и устойчивости рыб при обработке экспериментального материала мы использовали комплекс наиболее распространенных критериев электровосприятия, таких как удельная мощность и напряженность электрического поля, плотность тока и условное напряжение тела. Выяснилось, что все применяемые показатели можно разбить на две группы.

Первую составляют удельные параметры (удельная мощность, напряженность, плотность тока), которые характеризуют энергию электрического поля, приходящуюся в случае условных величин на единицу объема, длины или площади среды, а в случае действительных — на единицу объема, длины или площади поперечного сечения тела рыбы. Все условные удельные характеристики сходным образом описывают возрастные изменения электровосприятия рыб: с возрастом чувствительность к электрическому полю возрастает (порог реакции возбуждения падает), а устойчивость снижается. Ко второй группе относятся показатели, характеризующие энергию раздражителя, приходящуюся на полный объем или длину тела рыбы. Наиболее часто употребляется величина условного напряжения тела, представляющая собой предполагаемую разность потенциалов между началом рыла и концом хвостового стебля, которая определяется как произведение напряженности поля в среде на длину тела рыбы.

При оценке по этому показателю пороговые значения реакции возбуждения леща, щуки и окуня от момента выклева до малькового периода снижаются (подчеркнем, что подавляющее большинство литературных данных не затрагивает указанного возрастного интервала и относится к более старшим особям). До годовалого возраста величина условного напряжения реакции возбуждения не претерпевает существенных изменений, а в последующие годы жизни в целом повышается (рис. 2). Возрастная динамика величин условного напряжения тела, вызывающих реакцию электронаркоза у исследованных видов рыб, выражается более сложными неоднозначными функциями. При этом пороговые значения данного параметра изменяются приблизительно от 1 до 3 В. Подобные отличия в направленности возрастных изменений электровосприятия между удельными характеристиками и условным напряжением тела сохраняются и при выражении порогов реакций в действительных величинах, которые определялись нами по методике, близкой к способу расчета В.Н. Мель-

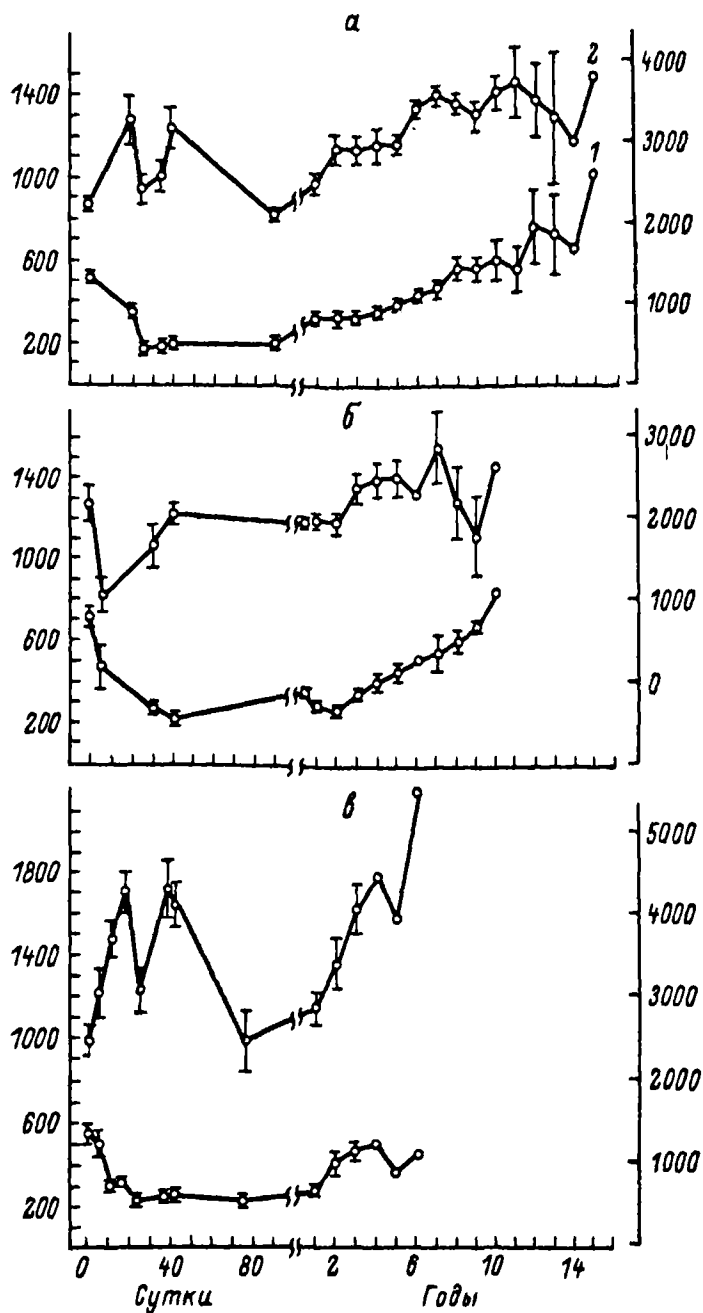


Рис. 2. Возрастные изменения пороговых значений условного напряжения тела рыбы, вызывающих реакции возбуждения (1) и электроанаркоза (2) у леща (а), окуня (б) и щуки (в).

По оси ординат — условное напряжение ( $U_t$ ), мВ: слева — для реакции возбуждения, справа — для реакции электроанаркоза. По оси абсцисс — возраст. Вертикальные линии — 95%-ный доверительный интервал.

никова и Э.Т. Преля [18]. При этом действительные величины превышают условные на 50–200%. Таким образом, даже в случае использования действительных показателей оценка электровосприимчивости по удельным параметрам (рис. 3) и условному напряжению тела (рис. 2) может привести к диаметрально противоположным выводам о чувствительности и устойчивости в онтогенезе рыб.

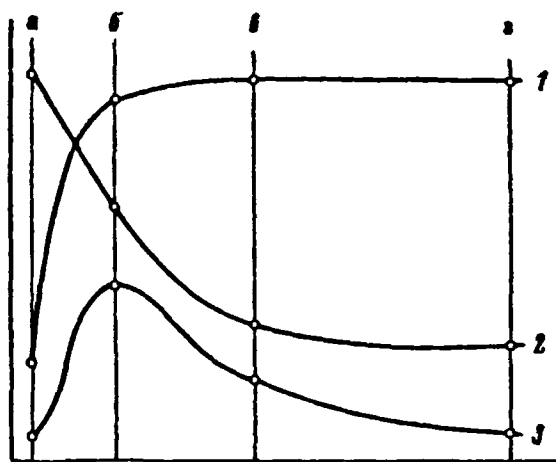


Рис. 3. Схематическое изображение динамики чувствительности и устойчивости рыб к электрическому полю в онтогенезе.

1 — чувствительность; 2 — абсолютная устойчивость; 3 — число возможных состояний системы (относительная устойчивость).

а-б — период формирования организма от момента выклева до второго малькового этапа развития; б-в — период неполовозрелого организма; в-г — период половозрелого организма.

Возникает вопрос, какая же из двух групп параметров (удельные или приходящиеся на тело животного) является истинным отражением чувствительности и устойчивости рыб к электрическим полям.

Как уже отмечалось, в механизме действия электрического тока решающее значение имеет его влияние на нервную систему рыб. Небольшие по напряженности поля оказывают рефлекторно возбуждающее влияние на рецепторы поверхности тела, вызывая реакцию возбуждения. Многочисленными экспериментами доказано, что у неэлектрических рыб основным аппаратом восприятия электрического тока является система органов боковой линии, от степени развития которой преимущественно и зависит электрочувствительность [5]. Морфоэкологическими исследованиями показано, что у леща формирование боковой линии в основном заканчивается к 2-летнему возрасту [9]. Именно до этого возраста продолжается интенсивное снижение порога реакции возбуждения (см. таблицу), т.е. рост чувствительности леща в наших опытах.

При использовании удельных величин наблюдается полное соответствие характера изменения чувствительности леща в онтогенезе с закономерностями формирования сенсорных структур организма, что, по всей видимости, справедливо и для других видов рыб. Оценка же электровосприятия по условному напряжению тела с малькового периода приводит к явному противоречию между получаемой картиной возрастной динамики чувствительности рыб и ходом развития сенсорного аппарата. Подтверждением правильности использования удельных параметров в аспекте онтогенеза служит стабилизация порогов реакций возбуждения и электронаркоза, по времени совпадающая с наступлением половозрелости рыб. Известно, что в процессе развития животных половое созревание связано с завершением основных структурно-функциональных изменений в организме. Например, к периоду полового созревания полностью прекращают делиться нервные и мышечные клетки [29], что, по-видимому, служит структурной основой стабилизации электровосприятия.

В пользу верности выбора удельных параметров также свидетельствует соответствие направленности изменений порогов ответных реакций и хода развития нервной системы организма в филогенетическом аспекте. Так, у животных с более примитивно организованной нервной системой, в частности водных беспозвоночных [21], а также ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*) [12], устойчивость к электрическому току значительно выше, а чувствительность ниже, чем у рыб.

Если повышение электрочувствительности в онтогенезе можно объяснить преимущественно развитием периферической нервной системы организма и формированием элементов боковой линии, то возможный механизм снижения устойчивости рыб к току в возрастном аспекте представляется следующим. При увеличении амплитуды электрического раздражения усиливается как рефлекторное влияние с рецепторов поверхности тела, так и непосредственное воздействие тока на нервные центры, приводящее к общему угнетению нервной системы и функциональному параличу центральной нервной системы — электронаркозу [3]. Последний является выражением парабриоза нервных центров, вероятно, происходящего в форме катодической депрессии [11].

В развитии этого процесса наблюдается стадия резкого повышения рефлекторной возбудимости, следствием которого является общая мышечная контрактура с расстройством дыхания и сердечной деятельности. Механизм этого явления связан, по-видимому, с возбуждением двигательных путей центральной нервной системы, приводящим мышечную ткань в напряженное состояние. Другой причиной [26] может служить непосредственное возбуждение мышечных волокон, осуществляемое внешним электрическим полем. Однако это объяснение представляется менее вероятным, поскольку известно, что порог возбуждения мышцы в случае прямого раздражения значительно выше, чем при раздражении иннервирующих ее нервных волокон [7].

Общее повышение возбудимости организма в онтогенезе, являющееся причиной повышения чувствительности, вероятно, определяет и снижение устойчивости рыб к току. Развитие синаптических структур и эфферентных нейронов в то же время повышает возможность непроизвольного сокращения мышц тела под действием внешнего электрического раздражителя. Таким образом, морфофункциональные изменения в системе управления, приводящие к увеличению ее возбудимости, понижают работоспособность данной системы в условиях внешней помехи и тем самым обуславливают падение устойчивости к полю электрического тока по мере развития животного.

Исходя из представленных данных можно заключить, что именно удельные параметры наиболее адекватно отражают возрастную динамику чувствительности и устойчивости рыб к электрическому току. Показатели же, которые характеризуют энергию электрического поля, приходящуюся на длину или объем тела рыбы, независимо от того, условные они или действительные, непригодны для возрастного анализа устойчивости и чувствительности, поскольку воз-



растные изменения этих параметров представляют собой сложные функции электровосприятия и неравномерного темпа роста организма в онтогенезе. Таким образом, основные причины имеющихся разногласий, очевидно, заключаются в неверном выборе критериев электровосприятия, а также экстраполяции данных, полученных в опытах с отдельными возрастными группами, на процесс онтогенеза в целом.

Как отмечалось выше, отношение порогов электронаркоза и возбуждения, являющееся аналогом числа возможных состояний системы, с возрастом изменяется по кривой, которая имеет точку перегиба, приходящуюся на мальковый период развития. Это означает, что формирование рецепторов на поверхности тела и афферентных путей нервной системы, определяющее степень чувствительности рыб к электрическому току, на ранних этапах онтогенеза происходит быстрее, чем развитие двигательных путей нервной системы, от которого зависит порог напряженно-мышечного обездвиживания тела. Возможный биологический смысл опережающего развития чувствительных структур организма по сравнению с формированием двигательных путей нервной системы и развитием локомоторного аппарата, на наш взгляд, заключается в следующем. Ранняя молодь рыб из-за неразвитости локомоторного аппарата практически лишена способности к перемещению на значительные расстояния и при изменении абиотических факторов среды может выживать преимущественно за счет адаптивных свойств. В связи с этим на ранних этапах развития рыб в первую очередь должна формироваться чувствительная рецепторная система, позволяющая организму как можно скорее получить информацию о среде для своевременного включения регуляторных механизмов поддержания жизнедеятельности.

Максимизация числа возможных состояний на определенных этапах малькового периода развития говорит о том, что организм в этом возрасте одновременно обладает и относительно высокой чувствительностью, и значительной устойчивостью к электрическим полям. Следовательно, в поле с повышающейся напряженностью, например в районе действия средств электролова или электрорыбозаграждения, рыбы данного возраста будут отличаться наибольшей выживаемостью. На более ранних этапах развития электрочувствительность низка, зато ранняя молодь может переносить высокие напряженности поля. Это очень важно, поскольку локомоторный аппарат еще слабо развит и возможностей покинуть зону с высокими напряженностями у рыб этого возраста почти нет. Устойчивость взрослых особей невелика, однако наделенные значительной чувствительностью, они способны раньше обнаружить повышение напряженности электрического поля, а хорошо развитая двигательная система позволяет им быстрее выйти из опасной зоны.

Итак, порог возбуждения показывает чувствительность организма к электрическим полям. Порог электронаркоза, по нашему мнению, характеризует абсолютную устойчивость системы. Абсолютная устойчивость при постоянном времени воздействия внешнего фактора определяется интервалом его интенсивности, в пределах которого со-

храняется целостность системы, и отражает способность системы противостоять разрушающему воздействию. В таком случае число возможных состояний, являющееся функционалом, т.е. обобщенной характеристикой функций устойчивости и чувствительности, которые связаны с деятельностью различных подсистем организма, можно рассматривать как относительную устойчивость.

Понятие относительной устойчивости помимо предельных адапционных возможностей организма включает и поведенческие механизмы выживания, в основе которых лежит своевременный уход животного из неблагоприятных условий среды. Относительная устойчивость, характеризующая динамический диапазон функционирования системы, соответствует определению устойчивости, по Эшби [25], и отвечает принятому в теории автоматического управления понятию предельного коэффициента усиления технических устройств, который определяется соотношением амплитуд выходного и входного сигналов и зависит от чувствительности системы. Высокая чувствительность нередко приводит к самовозбуждению подобных устройств, т.е. к снижению их абсолютной устойчивости. Аналогичная зависимость, судя по нашим опытам, наблюдается и в живых системах.

Закономерное падение абсолютной устойчивости с возрастом, очевидно, может проявляться не только по отношению к электрическому току, но и к другим факторам, воздействующим в первую очередь на нервную систему организма. Например, устойчивость различных видов рыб к фенолу — токсиканту, поражающему нервную систему, в целом убывает по мере онтогенетического развития и достигает минимума у половозрелых особей [16].

Таким образом, в процессе онтогенеза чувствительность леща, щуки и окуни к электрическому току возрастает, а абсолютная устойчивость падает. С достижением половозрелости происходит стабилизация этих характеристик организма на определенном уровне.

Рост электрочувствительности, по-видимому, обусловлен формированием и развитием периферической нервной системы, и в первую очередь боковой линии — основного аппарата электровосприятия неэлектрических рыб. Снижение устойчивости к электрическому току, выражающееся в уменьшении силы раздражителя, необходимой для обездвиживания животного, вероятно, также связано с повышением общей возбудимости организма и развитием синаптических структур, в результате чего облегчается произвольное сокращение мышц тела при раздражении эфферентных нейронов внешним электрическим полем.

Число возможных состояний, характеризующее относительную устойчивость биосистем, у рыб достигает максимума в мальковый период развития и в дальнейшем уменьшается с возрастом (рис. 3).

Обнаруженные закономерности возрастной динамики чувствительности и устойчивости к электрическим полям, очевидно, являющиеся универсальными для неэлектрических рыб, могут оказаться сходными и в отношении других факторов среды, преимущественно влияющих на нервную систему организма.

1. А н т о м о н о в Ю.Г. Моделирование биологических систем. Киев, 1977. 260 с.
2. Б о д р о в а Н.В., К р а ю х и н Б.В. О реакции рыб на воздействие электрическим током // Тр. совещ. по физиологии рыб. М., 1958. С. 124-131.
- 3 Б о д р о в а Н.В., К р а ю х и н Б.В. О роли рецепторов поверхности тела в механизме действия электрического тока на рыб // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. М.; Л., 1960. Вып. 3 (6). С. 266-272.
4. Б о д р о в а Н.В., К р а ю х и н Б.В. О видовых различиях перехода рыб от первичной реакции к стадии электронаркоза при воздействии на них электрическим током // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1962. № 13. С. 33-35.
5. Б о д р о в а Н.В., К р а ю х и н Б.В. Боковая линия рыб как аппарат восприятия электрического поля // Бионика. М., 1965. С. 264-269.
6. БСЭ. М., 1977. Т. 27. С. 130. 1978. Т. 29. С. 246.
- 7 Г а л ь п е р и н С.И. Физиология человека и животных. М., 1977. 653 с.
8. Г ю л ь б а д а м о в С.Б. Реакция морских рыб на электрический ток. М., 1959. 49 с.
9. Д и с л е р Н.Н. Органы чувств системы боковой линии и их значение в поведении рыб. М., 1960. 310 с.
10. Е р е м е е в а Е.Ф. Эталпы развития леща Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та морфологии животных. АН СССР. М., 1960. Вып. 28. С. 79-106.
11. К о г а н А.Б., Щ и т о в С.И. Техника физиологического эксперимента. М., 1967. 796 с.
12. К р а ю х и н Б.В., Л и т в и н о в а М.А. О роли нервной системы в механизме влияния электрического тока на рыб// Тр. Карадаг. биол. станции. АН УССР. Киев, 1950. Вып. 9. С. 64-69.
13. К р ы ж а н о в с к и й С.Г., Д и с л е р Н.Н., С м и р н о в а Е.Н. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidae) // Тр. Ин-та морфологии животных. АН СССР. М., 1953. Вып. 10. С. 3-138.
14. Л а п к и н В.В., З а й ц е в К.Н. Реакция рыб на электрическое поле различной частоты // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 30. С. 17-19.
15. Л у к а ш о в В.Н., У с а ч е в В.В. Поведение воблы, леща и судака в электрическом поле // Тр. Касп. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. М., 1963. Вып. 19. С. 3-10.
16. Л у к ь я н е н к о В.И. Токсикология рыб. М., 1967. 216 с.
17. М а л и н и н Л.К., Л а п к и н В.В., Р у к а в и ц ы н Г.И. Чувствительность неэлектрических рыб к постоянным электрическим полям // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 30. С. 19-21.

18. М е л ь н и к о в В.Н., П р е л ь Э.Т. Некоторые особенности действия электрического поля на рыбу // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 1 (126). С. 150-156.
19. П е р м и т и н И.Е. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. М.; Л., 1959. Вып. 2(5). С. 148-158.
20. Ш а м а р д и н а И.П. Этапы развития щуки // Тр. Ин-та морфологии животных. АН СССР. М., 1957. Вып. 16. С. 237-298.
21. Ш е н т я к о в а Л.Ф., Ш е н т я к о в В.А., С т е п а н о в В.С., С м и р н о в а Н.Ф., К у з ь м и н а В.В., Б а р о н к и н О.Ф., Б а е в а Г.Д., З а й ц е в К.Н. О влиянии переменного тока на рыб и водных беспозвоночных // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10, вып. 3(62). С. 506-518.
22. Ш у л ь м а н Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972. 368 с.
23. Э н ц и к л о п е д и ч е с к и й словарь медицинских терминов. М., 1984. Т. 3. С. 216, 278.
24. Э н ц и к л о п е д и я кибернетики. Киев, 1975. Т. 2. 619 с.
25. (A s h b y W.R.) Э ш б и У.Р. Конструкция мозга. М., 1964. 411 с.
26. L a m a r q u e P. Les reactions du poisson dans la peche electrique et Leur explication neurophysiologique // Nature Sci. progr. 1963. N 3336. P. 137-148.
27. S t e w a r c P.A.M. Catch selectivity by electrical fishing systems // J. Cons. intern. explor. mer. 1975. Vol. 36, N 2. P. 106-109.
28. W e g r z y n o w i c z R., R a d z i u n K., P o l u j a n o w s k i P. Tension changes in body of bream Abramis brama (L.) in homogeneous electric field in relation to flow direction of direct current and to total length of fish // Acta ichthyol. et piscator. 1978. Vol. 2, N 1. P. 101-108.
29. (Y u n i s I.I., G r e e n b e r g L.I., Y u n i s E.I.) Ю н и с И., Г р и н б е р г Л., Ю н и с Э. Генетические, онтогенетические и эволюционные аспекты продолжительности жизни // Иммунология и старение. М., 1980. С. 125-139.

ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА  
И ФАКТОРЫ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ

Угличский гидроузел на р. Волге сооружен в 1940 г. выше г. Углича. Подпор от плотины распространяется на 143 км – до Ивановской ГЭС. Угличское водохранилище относится к русловому типу, лишь приплотинную часть, где пойма затоплена до коренных склонов, можно отнести к доливному. Площадь зеркала при нормальном горизонте 249 км<sup>2</sup>. Полный объем 1.2 км<sup>3</sup>, полезный 0.8 км<sup>3</sup>. Средняя глубина 5.4 м. Коэффициент водообмена 9.7.

Питание водохранилища осуществляется в основном трансформированными волжскими водами, поступающими из Ивановского водохранилища (68% от суммарного поступления), и за счет незарегулированных боковых притоков. В среднем за год боковая приточность составляет 32% от суммарного поступления. В отдельные периоды, например весной, их вклад может возрастать до 40%.

К наиболее крупным притокам относятся Дубна, Медведица, Нерль, сток которых составляет соответственно 9.7, 11 и 6% от суммарной приточности. На долю малых правобережных притоков, включая Хотчу и Жабню, приходится 2.7%, левобережных, в том числе и Кашинку, – 3% [9]. Боковая приточность по длине водохранилища распределена равномерно. Дубна впадает на верхнем участке, принимающем волжские воды. Сток Медведицы, Нерли, Кашинки принимает средний участок.

В настоящем сообщении обобщены материалы по гидрохимическому режиму Угличского водохранилища и его притоков, собранные в 1974–1980 гг. в мае, июле–августе и октябре. Два года из наблюдаемых характеризовались аномальным распределением стока с обильными летними паводками.

В водохранилище отбор проб производили на русловых станциях, расположенных ниже Ивановской ГЭС, ниже г. Кимры (2–3 км), выше Калязина, у с. Прилуки и выше Угличской ГЭС (Грехов ручей), а также ниже Угличской плотины. В связи с существенным вкладом боковой приточности в водный баланс Угличского водохранилища значительное внимание уделяли изучению химического состава малых рек. На крупных притоках (Дубна, Медведица, Нерль) пробы отбирались в 10–15 км от устья, на малых (Кашинка, Хот-

ча, Жабня) – в 7–8 км. Обычно отбор проб производился с горизонта 1 м от поверхности, в глубоководном приплотинном плёсе с двух горизонтов – поверхностного и придонного. Определение химического состава проводилось в натуральной нефильтрованной воде по общепринятым методикам [12], аммонийного азота – микродиффузионным методом [17].

#### С о л е в о й   с о с т а в

Волжским водам, питающим Угличское водохранилище, свойственна довольно значительная амплитуда сезонных колебаний общей минерализации, несмотря на зарегулирование стока. Это обусловлено высокой проточностью Ивановского водохранилища, связанной со значительным превышением объема половодья над объемом водоема. В годы наблюдений содержание солей изменялось от 150 весной до 380 мг/л зимой. Ионный состав волжских вод представлен в основном ионами  $\text{HCO}_3$ , Ca и Mg.

Воды боковых не зарегулированных притоков более минерализованы (табл. 1), за исключением короткого периода половодья. Сумма ионов в них от весны к зиме увеличивалась в среднем на 300–350 мг/л. Несмотря на более высокую минерализацию вод притоков, соотношение основных компонентов солевого состава близко к таковому волжской воды.

Из крупных притоков наиболее минерализована вода р. Дубны. Обычный для рек лесной зоны ход сезонных изменений соотношения компонентов солевого состава в ней нарушен: весной более интенсивного снижения концентрации карбонатных ионов по сравнению с сульфатами не наблюдается, тогда как в летнюю межень процентное содержание  $\text{SO}_4$  возрастает. Аналогичная ситуация отмечена и в р. Кашинке, где в летний период доля сульфатов также заметно увеличивается (табл. 2). Такой характер изменений солевого состава, по-видимому, обусловлен влиянием техногенного фактора. Современные данные по концентрации сульфатов в этих притоках в меженный период в 2 раза превышают значения, наблюдавшиеся в 60-е годы [15], что подтверждает высказанное предположение. В водах этих рек увеличение концентрации сульфатов сопровождалось повышенным содержанием хлоридов натрия.

Другие крупные притоки – Медведица и Нерль – несут воды с меньшим количеством солей (табл. 2). По соотношению главных ионов они довольно сходны между собой и, судя по компонентному составу, менее подвержены антропогенному воздействию: в летнюю межень процентное содержание сульфатов и хлоридов в них значительно ниже, чем в Волге. (Антропогенное влияние на солевой состав Ивановского водохранилища, состоящее в повышении сульфатов и хлоридов, отмечалось ранее [7]). Таким образом, влияние на водохранилище вод притоков, подверженных антропогенному воздействию, нивелируется поступлением стока рек, химический состав которых близок к природному уровню. В результате соотношение

Т а б л и ц а 1

Солевой состав вод Угличского водохранилища (1974-1980 гг.)

Район наблюдений	Единица измерения	$\Sigma$ ионов	$\text{Ca}^{2+}$	$\text{Mg}^{2+}$
				В е с н а
Р. Волга	мг/л	<u>149.2-170.6</u> 161.7	<u>22.3-31.6</u> 28.9	<u>4.3-6.4</u> 5.7
	% экв.	100	32.9	10.7
Боковые притоки	мг/л	<u>205.8-329.8</u> 268.7	<u>31.4-59.0</u> 45.5	<u>7.6-15.6</u> 12.1
	% экв.	100	31.4	13.9
Водоохранилище	мг/л	<u>155.2-182.6</u> 165.5	<u>22.3-30.8</u> 28.7	<u>5.1-7.4</u> 6.2
	% экв.	100	32.3	11.5
Выше Угличской ГЭС	мг/л	<u>155.2-182.5</u> 165.9	<u>22.3-30.2</u> 28.0	<u>5.1-7.2</u> 6.5
	% экв.	100	31.6	12.0
Ниже Угличской ГЭС	мг/л	<u>129.5-197.4</u> 158.2	<u>22.0-29.8</u> 26.9	<u>5.0-9.5</u> 6.8
	% экв.	100	30.7	12.8
				Л е т о
Р. Волга	мг/л	<u>170.8-210.5</u> 194.3	<u>31.4-35.2</u> 33.7	<u>6.0-8.3</u> 7.1
	% экв.	100	32.6	11.2
Боковые притоки	мг/л	<u>208.8-661.7</u> 351.3	<u>35.6-81.6</u> 53.1	<u>8.3-28.1</u> 14.2
	% экв.	100	29.0	12.8
Водоохранилище	мг/л	<u>177.5-221.8</u> 199.8	<u>31.2-37.8</u> 34.7	<u>6.4-10.0</u> 7.9
	% экв.	100	31.9	12.0
Выше Угличской ГЭС	мг/л	<u>177.5-219.4</u> 197.3	<u>31.2-37.8</u> 34.3	<u>6.4-9.6</u> 7.8
	% экв.	100	32.1	12.0
Ниже Угличской ГЭС	мг/л	<u>182.0-193.0</u> 188.7	<u>30.4-32.2</u> 31.4	<u>7.2-8.5</u> 7.8
	% экв.	100	31.0	12.7

	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>
	<u>4.9-6.2</u> 5.0	<u>1.9-2.6</u> 2.3	<u>77.5-102.5</u> 90.7	<u>17.3-28.3</u> 23.2	<u>4.7-6.3</u> 6.0
	5.0	1.4	34.8	11.2	4.0
	<u>3.0-9.1</u> 5.8	<u>2.0-9.7</u> 3.7	<u>119.0-209.2</u> 163.7	<u>13.0-53.2</u> 27.6	<u>4.8-16.5</u> 10.3
	3.5	1.1	37.8	8.1	4.1
	<u>4.1-5.8</u> 4.8	<u>2.2-3.0</u> 2.5	<u>77.5-116.5</u> 90.8	<u>12.8-32.3</u> 26.1	<u>5.0-7.4</u> 6.4
	4.8	1.4	33.2	12.8	4.0
	<u>4.1-5.4</u> 4.8	<u>2.3-3.0</u> 2.6	<u>77.5-116.5</u> 95.9	<u>12.8-32.3</u> 21.8	<u>5.0-7.4</u> 6.3
	4.8	1.6	35.7	10.3	4.0
	<u>3.2-6.2</u> 4.9	<u>2.5-3.1</u> 2.7	<u>62.2-128.7</u> 92.0	<u>12.6-30.0</u> 18.8	<u>4.6-7.6</u> 6.1
	4.8	1.6	36.4	9.5	4.1
	<u>3.7-7.8</u> 6.2	<u>1.8-2.8</u> 2.1	<u>98.8-123.2</u> 113.1	<u>17.3-36.0</u> 24.3	<u>6.3-9.6</u> 7.8
	5.2	1.0	35.9	9.9	4.2
	<u>2.7-46.0</u> 14.7	<u>2.1-7.5</u> 4.4	<u>130.1-336.7</u> 203.4	<u>17.3-97.8</u> 43.4	<u>5.6-64.4</u> 18.1
	7.0	1.2	35.1	9.5	5.4
	<u>4.6-8.0</u> 6.3	<u>2.0-2.8</u> 2.3	<u>96.4-128.1</u> 113.3	<u>19.7-42.6</u> 26.3	<u>6.5-10.4</u> 9.0
	5.0	1.1	34.9	10.3	4.8
	<u>4.9-6.6</u> 5.8	<u>2.1-2.6</u> 2.3	<u>96.4-128.1</u> 111.4	<u>19.7-42.6</u> 27.5	<u>6.5-10.4</u> 8.2
	4.7	1.2	34.7	10.9	4.4
	<u>5.2-6.1</u> 5.8	<u>2.0-2.8</u> 2.3	<u>98.9-111.0</u> 108.8	<u>20.6-30.8</u> 25.9	<u>6.2-7.6</u> 6.7
	5.0	1.2	35.5	10.7	3.8



Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Район наблю- дений	Единица измере- ния	$\Sigma$ ионов	$\text{Ca}^{2+}$	$\text{Mg}^{2+}$
О с е н ь				
Р. Волга	мг/л	<u>215.0-228.1</u>	<u>37.2-39.2</u>	<u>7.2-8.9</u>
		222.6	37.6	8.1
	% экв.	100	31.6	11.3
Боковые притоки	мг/л	<u>378.4-544.0</u>	<u>55.2-70.8</u>	<u>16.2-31.6</u>
		426.6	65.4	21.9
	% экв.	100	28.6	15.8
Водохранилище	мг/л	<u>216.7-244.2</u>	<u>37.6-42.4</u>	<u>6.9-9.7</u>
		226.5	38.8	8.6
	% экв.	100	32.0	11.6
Выше Угличской ГЭС	мг/л	<u>216.7-228.8</u>	<u>37.6-38.4</u>	<u>6.9-9.4</u>
		222.2	37.9	8.3
	% экв.	100	31.9	11.5
Ниже Угличской ГЭС	мг/л	<u>208.3-218.7</u>	<u>34.0-37.4</u>	<u>7.8-8.4</u>
		214.9	35.5	8.2
	% экв.	100	31.6	12.0

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3, 4, 6: над чертой - пределы

Т а б л и ц а 2

Солевой состав боковых притоков, мг/л

Река	$\Sigma$ ионов	$\text{Ca}^{2+}$	$\text{Mg}^{2+}$	$\text{Na}^+$	$\text{K}^+$	$\text{HCO}_3^-$	$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{Cl}^-$
С п а д п о л о в о д ь я (м а й 1 9 8 0 г.)								
Дубна	328.0	54.6	51.1	9.1	4.2	192.2	39.0	13.9
Кашинка	284.5	42.8	14.5	6.0	9.7	170.2	24.7	16.5
Медведица	229.7	40.2	9.7	3.7	2.0	147.0	17.3	9.9
Нерль	234.8	42.0	8.2	6.0	2.2	151.0	18.6	6.8
Л е т н и й п а в о д о к (и ю л ь 1 9 8 0 г.)								
Дубна	211.9	35.6	8.3	5.6	5.0	130.1	17.3	10.1
Кашинка	318.6	45.6	12.9	6.4	5.9	203.8	27.6	16.8
Медведица	208.8	36.2	8.4	2.7	2.6	132.5	20.9	5.6
Нерль	242.3	40.6	8.9	3.9	2.3	149.0	31.8	5.9

$\text{Na}^+$	$\text{K}^+$	$\text{HCO}_3^-$	$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{Cl}^-$
<u>5.7-9.7</u> 8.5	<u>1.2-2.7</u> 2.1	<u>134.8-142.7</u> 137.9	<u>16.2-25.5</u> 20.4	<u>7.5-8.8</u> 8.0
6.3	0.8	38.8	7.2	4.0
<u>4.9-25.8</u> 12.6	<u>2.7-6.0</u> 4.1	<u>206.8-326.4</u> 257.6	<u>39.8-58.6</u> 47.0	<u>6.8-43.6</u> 18.1
4.7	0.9	37.0	8.6	4.4
<u>4.5-9.4</u> 7.4	<u>1.3-3.2</u> 2.5	<u>133.0-146.4</u> 138.5	<u>17.7-29.7</u> 22.7	<u>7.4-9.0</u> 8.0
5.3	1.0	38.2	7.9	3.9
<u>4.5-9.4</u> 7.9	<u>1.3-3.2</u> 2.3	<u>133.0-140.3</u> 136.6	<u>17.7-21.6</u> 21.0	<u>7.7-9.0</u> 8.2
5.8	0.8	38.5	7.5	4.0
<u>5.3-8.2</u> 6.9	<u>2.2-3.1</u> 2.5	<u>125.1-142.7</u> 131.6	<u>13.6-30.4</u> 22.8	<u>6.6-8.4</u> 7.4
5.4	1.0	38.0	8.3	3.7

колебаний, под чертой – среднее значение.

Таблица 2 (продолжение)

Река	$\Sigma$ ионов	$\text{Ca}^{2+}$	$\text{Mg}^{2+}$	$\text{Na}^+$	$\text{K}^+$	$\text{HCO}_3^-$	$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{Cl}^-$
Л е т н я я    м е ж е н ь    ( а в г у с т   1 9 7 6   г . )								
Дубна	552.1	80.3	21.3	36.0	6.0	290.4	90.8	27.3
Кашинка	661.7	81.2	28.1	46.0	7.5	336.7	97.8	64.4
Медведица	285.5	53.8	10.2	9.0	4.3	171.4	30.8	6.1
Нерль	329.1	52.0	15.2	7.8	2.1	213.5	30.1	8.4
О с е н н я я    м е ж е н ь    ( о к т я б р ь   1 9 8 0   г . )								
Дубна	442.4	70.8	21.4	11.1	4.7	262.3	58.6	13.5
Кашинка	544.0	70.8	31.6	25.8	6.0	326.4	39.8	43.6
Медведица	378.4	64.6	18.2	4.9	2.7	234.8	46.5	6.8
Нерль	340.9	55.2	16.2	8.2	3.0	206.8	43.2	8.3

основных компонентов солевого состава в целом для боковой приточности оказывается близким к таковому волжской воды.

Сезонные изменения суммы солей в водах Угличского водохранилища аналогичны таковым в волжских водах. Это относится ко всем его плёсам, в том числе и к приплотинному. Обнаружить влияние притоков на солевой состав водохранилища не удалось, что отчасти связано с довольно равномерным распределением притоков по длине водоема, способствующим более полному смешению вод в период половодья, когда боковая приточность составляет около 40% от суммарной. В меженный период удельный вес боковой приточности в водном балансе снижается до 25%, а отношение его к объему водохранилища уменьшается в 3–8 раз. В это время воды малых рек могут распределяться в прибрежных районах и не оказывать заметного влияния на воды русловой части водохранилища.

#### Прозрачность и содержание взвешенных веществ

По содержанию взвеси и прозрачности воды крупных притоков мало отличаются от поступающих из Ивановского водохранилища волжских вод. Весенний максимум взвесей в волжских водах (створ Ивановской ГЭС) колеблется в широких пределах, достигая 60 мг/л [6]. В незарегулированных притоках пик мутности заметно выше – 93 мг/л в Нерли, 270 мг/л – в Дубне [11], однако он очень кратковременен, обычно несколько дней, и уже на спаде половодья количество взвешенных веществ в притоках составляет 6–14 мг/л (табл. 3). Исключением является р. Кашинка, характеризующаяся высоким содержанием взвешенных веществ (табл. 3) и соответственно малой прозрачностью.

В водохранилище большую часть года величины мутности колеблются в пределах 2.5–13 мг/л. Несмотря на малое количество автохтонного материала, снижение содержания взвеси и увеличение прозрачности от верховьев к плотине происходит незначительно (11–35%), что в основном обусловлено высокой проточностью водохранилища.

#### Органическое вещество

Как для волжских вод, так и для боковых притоков характерно высокое содержание органического вещества гумусовой природы (табл. 4). Однако в притоках, подверженных антропогенному воздействию (реки Дубна, Кашинка), преобладает органическое вещество с повышенным содержанием легкоусвояемых соединений. Водам этих рек свойственны высокие величины БПК<sub>5</sub> и более низкое соотношение перманганатной и бихроматной окисляемости.

Т а б л и ц а 3

Некоторые физические свойства воды Угличского водохранилища  
и содержание в ней кислорода (1974-1980 гг.)

Район наблюдений	Температура, °C	Взвесь, мг/л	Прозрачность, см	рН	O <sub>2</sub>	
					мг/л	% насыще- ния
В е с н а						
Р. Волга	<u>8.8-12.4</u> 10.5	<u>6.5-18.4</u> 12.3	<u>95-110</u> 102	<u>7.15-7.85</u> 7.52	<u>9.20-9.55</u> 9.34	<u>78-88</u> 83
Боковые притоки	<u>6.2-16.0</u> 10.1	<u>5.6-30.0</u> 12.2	<u>58-130</u> 93	<u>7.20-8.35</u> 7.64	<u>7.32-10.66</u> 8.91	<u>65-98</u> 78
Водохранилище	<u>8.2-13.4</u> 10.8	<u>6.0-13.1</u> 9.2	<u>100-150</u> 118	<u>7.10-7.80</u> 7.60	<u>8.93-10.74</u> 9.53	<u>81-91</u> 86
Выше Угличской ГЭС	<u>8.2-13.3</u> 10.6	<u>6.1-11.5</u> 8.5	<u>115-150</u> 125	<u>7.10-7.80</u> 7.57	<u>8.93-10.74</u> 9.60	<u>81-91</u> 87
Ниже Угличской ГЭС	<u>7.4-11.6</u> 9.3	<u>5.8-11.0</u> 8.7	<u>90-115</u> 101	<u>7.09-8.60</u> 7.70	<u>9.86-10.39</u> 10.07	<u>82-94</u> 86
Л е т о						
Р. Волга	<u>15.3-23.2</u> 19.4	<u>3.3-12.1</u> 7.9	<u>85-125</u> 107	<u>7.15-7.75</u> 7.54	<u>6.28-8.32</u> 7.25	<u>61-94</u> 76
Боковые притоки	<u>14.6-20.8</u> 16.9	<u>2.8-23.2</u> 10.6	<u>38-220</u> 100	<u>6.95-8.10</u> 7.48	<u>2.90-9.20</u> 5.95	<u>31-88</u> 59

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Район наблюдений	Температура, °С	Взвесь, мг/л	Прозрачность, см	рН	О <sub>2</sub>	
					мг/л	% насыще- ния
Водохранилище	<u>15.3-23.2</u> 17.3	<u>2.9-10.3</u> 7.8	<u>90-175</u> 126	<u>6.95-8.30</u> 7.47	<u>3.77-11.46</u> 7.08	<u>40-129</u> 72
Выше Угличской ГЭС	<u>15.3-23.2</u> 18.2	<u>2.9-9.7</u> 7.0	<u>100-175</u> 127	<u>6.95-8.30</u> 7.50	<u>3.77-11.46</u> 7.45	<u>40-129</u> 77
Ниже Угличской ГЭС	<u>17.1-22.8</u> 21.1	<u>9.3-15.4</u> 11.4	<u>75-120</u> 98	<u>7.00-9.06</u> 7.75	<u>6.59-9.25</u> 7.67	<u>67-104</u> 84
О с е н ь						
Р. Волга	<u>7.4-12.4</u> 9.9	<u>8.7-11.2</u> 9.8	<u>85-180</u> 130	<u>7.55-7.65</u> 7.60	<u>8.23-9.55</u> 8.85	<u>76-79</u> 77
Боковые притоки	<u>5.9-6.2</u> 6.1	<u>3.0-16.3</u> 7.3	<u>65-230</u> 150	<u>7.65-7.95</u> 7.75	<u>9.16-10.16</u> 9.76	<u>73-81</u> 78
Водохранилище	<u>5.8-13.0</u> 9.0	<u>2.5-6.0</u> 4.1	<u>115-210</u> 156	<u>7.35-7.61</u> 7.47	<u>8.52-9.60</u> 9.09	<u>76-80</u> 78
Выше Угличской ГЭС	<u>5.8-13.0</u> 9.7	<u>3.6-6.0</u> 6.2	<u>115-210</u> 168	<u>7.35-7.61</u> 7.44	<u>8.52-9.41</u> 8.96	<u>76-80</u> 78
Ниже Угличской ГЭС	<u>7.2-12.0</u> 9.6	<u>5.8-6.8</u> 6.3	<u>115-200</u> 158	<u>7.35-7.61</u> 7.48	<u>9.03-9.85</u> 9.44	<u>81-92</u> 87

Река	БПК <sub>5</sub> , мг O <sub>2</sub> /л			Бихроматная окисляемость, мг O/л			(ПО : БО) · 100%		
	У	УII-УIII	Х	У	УII-УIII	Х	У	УII-УIII	Х
Дубна	2.7	2.5	2.4	57.6	45.5	33.9	34	36	38
Кашинка	2.4	3.4	1.4	30.2	60.8	29.0	39	19	17
Медве- дица	1.0	1.2	0.6	50.4	48.2	31.9	55	45	47
Нерль	1.8	1.4	0.5	40.4	43.5	43.7	43	50	-

В водохранилище в мае наблюдается снижение цветности и перманганатной окисляемости по направлению к Угличской плотине, что вряд ли можно объяснить деструкцией органического вещества в водной массе водоема. Своего всего, это обусловлено присутствием в нижней части водохранилища вод более ранней фазы половодья, смешанных с зимними водами Иваньковского водохранилища, о чем свидетельствует более высокая минерализация воды в створе Угличской ГЭС. Наличием вод различных гидрологических фаз, по-видимому, объясняется отсутствие снижения окрашенной органики к плотине и в летне-осенний период (табл. 4).

Некоторое представление о превращениях органического вещества в водохранилище дают расчеты, основанные только на смешении волжской воды и вод боковых притоков в среднем за год, и сопоставление расчетных величин с фактически наблюдаемыми в нижнем створе водохранилища.

	Расчетная величина	Фактическая величина
Цветность, градусы	86	78
Перманганатная окисляемость, мг O/л	17.1	15.2
Бихроматная окисляемость, мг O/л	38.3	38.9
БПК <sub>5</sub> , мг O <sub>2</sub> /л	1.44	0.98

Приведенные данные свидетельствуют о незначительной трансформации гуминовых соединений, небольших количествах органического вещества, синтезируемого в водоеме, и существенном преобладании деструкционных процессов над продукционными. На невысокую продукционную способность водохранилища указывает также более низкое, чем в Иваньковском водохранилище, содержание органического вещества в донных отложениях [9, 18]. Причиной этому служат морфометрические особенности Угличского водохранилища и его гидрологический режим.

Т а б л и ц а 4

Показатели содержания органического вещества  
в Угличском водохранилище (1974–1980 гг.)

Район наблюдений	Цветность, градусы	Окисляемость, мг О/л		БПК при 20 °С, мгО <sub>2</sub> /л
		перманганатная	бихроматная	
В е с н а				
Р. Волга	<u>77-90</u> 82	<u>14.4-15.4</u> 14.9	<u>29.6-42.0</u> 33.9	<u>1.16-1.43</u> 1.30
Боковые притоки	<u>60-145</u> 110	<u>11.5-29.4</u> 20.5	<u>25.2-68.5</u> 47.2	<u>0.89-3.26</u> 1.84
Водохранилище	<u>63-83</u> 77	<u>11.4-16.0</u> 14.2	<u>27.4-45.7</u> 37.8	<u>0.80-1.65</u> 1.31
Выше Угличской ГЭС	<u>63-77</u> 73	<u>11.4-14.6</u> 13.5	<u>27.4-42.2</u> 36.5	<u>1.03-1.65</u> 1.21
Ниже Угличской ГЭС	<u>55-70</u> 64	<u>7.4-16.5</u> 11.1	<u>28.8-38.7</u> 34.3	<u>0.92-2.41</u> 1.67
Л е т о				
Р. Волга	<u>55-135</u> 79	<u>17.3-20.2</u> 18.9	<u>33.4-50.5</u> 41.0	<u>0.97-2.29</u> 1.81
Боковые притоки	<u>50-180</u> 105	<u>10.1-31.0</u> 19.6	<u>33.0-71.0</u> 49.2	<u>0.72-4.61</u> 2.11
Водохранилище	<u>55-110</u> 92	<u>15.9-22.3</u> 18.7	<u>36.4-50.9</u> 43.7	<u>0.88-2.18</u> 1.20
Выше Угличской ГЭС	<u>60-110</u> 89	<u>15.9-21.7</u> 18.1	<u>36.4-50.9</u> 44.6	<u>0.88-1.38</u> 1.14
Ниже Угличской ГЭС	<u>65-105</u> 82	<u>14.0-17.1</u> 16.0	<u>29.7-40.2</u> 34.8	<u>1.37-3.86</u> 2.62
О с е н ь				
Р. Волга	<u>50-100</u> 66	<u>10.2-17.3</u> 14.6	<u>25.7-37.2</u> 32.6	<u>0.64-1.42</u> 1.03
Боковые притоки	<u>30-100</u> 68	<u>4.9-15.1</u> 11.3	<u>29.0-43.7</u> 34.6	<u>0.49-2.37</u> 1.20
Водохранилище	<u>45-105</u> 76	<u>11.5-18.1</u> 14.8	<u>27.5-50.8</u> 36.6	<u>0.46-0.62</u> 0.54
Выше Угличской ГЭС	<u>45-105</u> 71	<u>11.5-17.1</u> 14.0	<u>27.5-50.8</u> 35.5	<u>0.55-0.62</u> 0.59
Ниже Угличской ГЭС	<u>52-95</u> 74	<u>14.2-17.3</u> 15.8	<u>32.2-36.8</u> 35.0	<u>0.47-0.80</u> 0.64

По ряду показателей, таких как прозрачность воды (более 1 м), содержание взвешенных веществ (до 10 мг/л), БПК<sub>5</sub> (менее 2 мг О/л), основную глубоководную часть Угличского водохранилища следует отнести к категории чистых водоемов [5].

Высокие цветность и концентрация гумусовых веществ обусловлены природными свойствами водосбора. Интенсивный водообмен водохранилища не способствует снижению этих показателей.

**Р а с т в о р е н н ы й   к и с л о р о д**

В весенних водах боковых притоков, богатых гуминовыми соединениями, насыщение воды кислородом составляло обычно 73–80% и мало зависело от степени антропогенного воздействия. Примерно таким же было содержание кислорода в весенних волжских водах. Недонасыщение кислородом в основном обусловлено расходом его на окисление органического вещества, поступающего с водосбора. Однако в период обильных летних паводков в реках Дубне и Кашинке кислорода содержалось еще меньше.

Река	Цветность, градусы	БПК <sub>5</sub> , мг О <sub>2</sub> /л	Содержание О <sub>2</sub> мг/л    % насыщения	
Дубна	145	2.47	2.9	31
Кашинка	75	2.18	5.3	53
Нерль	180	1.21	4.8	49
Медведица	170	1.63	6.8	71

Летом в волжских водах содержание кислорода не падало ниже 60% насыщения и не зависело от количества гуминовых соединений.

Цветность, градусы	65	65	70	95	110	135
О <sub>2</sub> , % насыщения	84	67	94	61	79	69

Это свидетельствует о существенном влиянии на кислородный режим органического вещества, образующегося в Ивановском водохранилище.

Для Угличского, как и для других водохранилищ Верхней Волги, характерно недонасыщение воды кислородом в среднем на 14–28%, обусловленное преобладанием деструкционных процессов над продукционными. Минимальные летние концентрации О<sub>2</sub> относятся к придонным слоям приплотинного плёса, максимальные – к поверхностным (табл. 3). Однако перенасыщение воды кислородом в поверхностном горизонте и дефицит его в придонном – явление редкое и непродолжительное, наблюдаемое только в штилевую погоду.



По материалам предыдущих лет, зимой кислородный режим Угличского водохранилища относительно благоприятен, что объясняется особенностями почвенно-геологической структуры ложа и водосборной площади, а также низким накоплением органического вещества в илистых отложениях [9, 18]. Так, в феврале-марте содержание кислорода составляло 4.3-6.5 мг/л [13, 14]. Основным фактором, ухудшающим зимний кислородный режим этого водоема, является поступление обескислороженных вод из Ивановского водохранилища. Время поступления и продвижения их зависит от сочетания ряда гидрологических и метеорологических параметров. По наблюдениям, проведенным ниже Угличской ГЭС в 1960 и 1965 гг., воды с низким содержанием кислорода (2.5-1.3 мг/л) достигали этого участка в конце марта-апреле. В 70-е годы, после вступления в строй Конаковской ГРЭС, в связи с подогревом и аэрацией сбросных вод, кислородный режим приплотинного плёса Ивановского водохранилища существенно улучшился. Сравнительно высокое насыщение воды кислородом здесь сохраняется в течение всего зимнего периода. Так, в конце марта 1976 г. содержание кислорода у плотины как в поверхностном, так и в придонном слое составляло 9 мг/л [7]. Эти изменения положительно сказались на зимнем газовом режиме Угличского водохранилища.

### Биогенные элементы

По содержанию биогенных элементов воды боковых притоков существенно различались. Уровень содержания биогенных элементов в р. Медведице наиболее близок к природному, характерному для стока лесной зоны. Этот приток относительно беден соединениями фосфора и азота. Во время наблюдений содержание общего фосфора колебалось от 32 до 69 мкг/л с минимумом в меженьный период (32-39 мкг/л). Более 70% общего фосфора приходится на реактивный (фосфатный в нефильтрованной воде), из них 40% составляют растворенные фосфаты. Значительная часть фосфора как общего, так и реактивного связана с гумусовыми соединениями. Содержание общего азота составляет около 1 мг/л, при незначительных колебаниях по сезонам. Большая часть общего азота приходится на азот органических соединений (табл. 5). Такое же содержание общего азота и соотношение его форм, типичное для поверхностного стока лесной зоны, в весенних водах р. Жабни. В р. Нерль содержание общих фосфора и азота несколько выше, чем в водах исследуемых рек, что, вероятно, связано с особенностями ее питания, источником которого служит оз. Плещеево.

Максимальные концентрации биогенных элементов свойственны рекам Дубне и Кашинке, водосбор которых также расположен в лесной зоне, но значительно освоен в хозяйственном отношении. Реактивный фосфор и в этих реках составляет значительную долю от общего. Больше половины общего азота приходится на минеральные формы, преобладают нитраты. Органические соединения азота со-

Т а б л и ц а 5

Содержание биогенных элементов в боковых притоках

Река	P <sub>общ</sub>	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	N <sub>общ</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	Fe <sub>реакт</sub>	Si <sub>реакт</sub>
	мкг P/л		мг N /л				мг/л	
С п а д   п о л о в о д ь я   (м а й   1 9 7 9 - 1 9 8 0 гг.)								
Медведица	52	32	0.97	0.12	0.003	0.04	0.55	1.5
Жабня	95	48	1.08	0.05	0.005	0.04	0.72	1.9
Нерль	71	31	1.32	0.42	0.005	0.05	0.60	1.4
Дубна	159	100	3.32	1.70	0.028	0.31	0.72	2.7
Кашинка	167	91	1.55	0.55	0.013	0.19	0.74	2.0
Л е т н и й   п а в о д о к   (и ю л ь   1 9 8 0 г.)								
Медведица	69	34	1.06	0.05	0.005	0.37	0.43	2.1
Нерль	116	83	1.76	0.35	0.014	0.13	0.81	2.3
Дубна	275	257	3.18	1.44	0.070	0.28	1.14	2.8
Кашинка	159	123	2.08	0.75	0.036	0.36	0.42	2.6
Л е т н я я   м е ж е н ь   (а в г у с т   1 9 7 6 г.)								
Медведица	32	30	1.00	0.12	0.002	0.11	0.31	3.7
Нерль	95	60	0.81	0.01	0.002	0.09	0.04	2.7
Дубна	176	93	2.75	1.80	0.034	0.07	0.20	5.7
Кашинка	293	200	2.76	0.60	0.156	0.94	0.30	1.7
О с е н н я я   м е ж е н ь   (о к т я б р ь   1 9 8 0 г.)								
Медведица	39	27	0.88	0.26	0.001	0.04	0.60	2.2
Нерль	72	66	1.12	0.47	0.003	0.06	0.44	2.2
Дубна	296	128	2.19	1.09	0.017	0.28	0.71	3.2
Кашинка	182	154	1.81	0.99	0.022	0.39	0.31	1.8

тавляют около 40% от общего азота (табл. 5). В р. Дубне преобладают органические вещества гумусовой природы, о чем свидетельствует высокая цветность в период половодья и паводков. В р. Кашинку органическое вещество, по-видимому, поступает преимущественно со сточными водами и характеризуется высокими величинами бихроматной окисляемости и биохимического потребления кислорода.

По содержанию общего фосфора волжские воды, трансформированные в Иваньковском водохранилище, несколько беднее, чем воды незарегулированного стока боковых притоков (табл. 6), но доля реактивного фосфатного фосфора в них почти такая же, как и в притоках: немногим более половины общего фосфора. Идентичность фракционного состава отчасти обусловлена наличием в годы наблюдений высоких летних паводков. Повышенное процентное содержание реактивного фосфора – общий признак гумифицированного поверхностного стока зоны избыточного увлажнения. Низкий уровень содержания хлорофилла во время летних паводков [1] при высоком содержании фосфатов и минеральных форм азота позволяет высказать

Т а б л и ц а 6

Содержание биогенных элементов в Угличском водохранилище (1974-1980 гг.)

Район наблюдений	P <sub>общ</sub>	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> реакт	N <sub>общ</sub>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	Fe <sub>реакт</sub>	St <sub>реакт</sub>
	мкг P/л		мг N/л					мг/л
В е с н а								
Р. Волга	<u>61-92</u> 77	<u>39-42</u> 41	<u>1.15-2.42</u> 1.76	<u>0.50-1.20</u> 0.84	<u>0.005-0.006</u> 0.005	<u>0.06-9.15</u> 0.12	<u>0.26-0.33</u> 0.30	<u>1.9</u> 1.9
Боковые притоки	<u>44-182</u> 100	<u>10-107</u> 53	<u>0.92-3.36</u> 1.75	<u>0.02-1.89</u> 0.63	<u>0.003-0.048</u> 0.010	<u>0.03-0.32</u> 0.11	<u>0.40-0.90</u> 0.60	<u>0.8-3.4</u> 1.8
Водохранилище	<u>50-101</u> 70	<u>31-53</u> 40	<u>1.40-2.38</u> 1.70	<u>0.60-1.45</u> 0.84	<u>0.006-0.012</u> 0.009	<u>0.05-0.26</u> 0.14	<u>0.22-0.33</u> 0.28	<u>1.5-2.1</u> 1.9
Выше Угличской ГЭС	<u>51-77</u> 69	<u>31-51</u> 39	<u>1.40-2.38</u> 1.76	<u>0.65-1.45</u> 0.90	<u>0.008-0.011</u> 0.009	<u>0.09-0.26</u> 0.15	<u>0.22-0.33</u> 0.27	<u>1.5-2.1</u> 1.9
Ниже Угличской ГЭС	<u>60-85</u> 74	<u>19-58</u> 41	<u>1.57-2.12</u> 1.80	<u>0.62-1.26</u> 0.81	<u>0.006-0.009</u> 0.008	<u>0.12-0.30</u> 0.18	<u>0.12-0.34</u> 0.26	<u>1.7-2.1</u> 1.9
Л е т о								
Р. Волга	<u>61-115</u> 86	<u>11-84</u> 37	<u>0.98-1.56</u> 1.30	<u>0.10-0.34</u> 0.20	<u>0.007-0.022</u> 0.014	<u>0.04-0.28</u> 0.17	<u>0.16-0.36</u> 0.26	<u>0.8-2.2</u> 1.7
Боковые притоки	<u>32-293</u> 152	<u>30-200</u> 110	<u>0.82-3.18</u> 1.93	<u>0.01-1.80</u> 0.64	<u>0.002-0.156</u> 0.040	<u>0.07-0.94</u> 0.29	<u>0.16-1.14</u> 0.43	<u>1.7-5.7</u> 3.3

18	Водохранилище	<u>62-112</u> 95	<u>18-82</u> 55	<u>1.06-1.98</u> 1.49	<u>0.00-0.75</u> 0.39	<u>0.004-0.035</u> 0.014	<u>0.05-0.27</u> 0.12	<u>0.04-0.34</u> 0.19	<u>0.9-2.5</u> 1.8
23	Выше Угличской ГЭС	<u>62-112</u> 86	<u>18-82</u> 48	<u>1.06-1.98</u> 1.50	<u>0.00-0.70</u> 0.39	<u>0.006-0.035</u> 0.014	<u>0.03-0.26</u> 0.08	<u>0.04-0.28</u> 0.17	<u>0.9-2.2</u> 1.7
29	Ниже Угличской ГЭС	<u>53-104</u> 75	<u>16-71</u> 34	<u>1.08-1.69</u> 1.30	<u>0.01-0.50</u> 0.29	<u>0.011-0.025</u> 0.018	<u>0.05-0.35</u> 0.20	<u>0.10-0.26</u> 0.17	<u>0.7-1.6</u> 1.1
О с е н ь									
Р. Волга		<u>62-80</u> 75	<u>44-57</u> 50	<u>1.07-1.52</u> 1.24	<u>0.25-0.50</u> 0.36	<u>0.003-0.013</u> 0.009	<u>0.09-0.22</u> 0.13	<u>0.15-0.34</u> 0.21	<u>0.7-1.6</u> 1.1
Боковые притоки		<u>39-296</u> 147	<u>27-154</u> 94	<u>0.88-2.19</u> 1.50	<u>0.26-1.09</u> 0.70	<u>0.001-0.022</u> 0.011	<u>0.04-0.39</u> 0.19	<u>0.31-1.14</u> 0.51	<u>1.8-3.2</u> 2.4
Водохранилище		<u>63-113</u> 83	<u>49-70</u> 64	<u>1.16-1.48</u> 1.33	<u>0.50-0.50</u> 0.50	<u>0.003-0.006</u> 0.005	<u>0.04-0.15</u> 0.10	<u>0.02-0.33</u> 0.16	<u>1.3-1.9</u> 1.8
Выше Угличской ГЭС		<u>63-113</u> 84	<u>49-70</u> 64	<u>1.16-1.48</u> 1.32	<u>0.50-0.50</u> 0.50	<u>0.003-0.006</u> 0.005	<u>0.04-0.15</u> 0.09	<u>0.02-0.25</u> 0.11	<u>1.3-1.9</u> 1.7
Ниже Угличской ГЭС		<u>66-85</u> 76	<u>53-59</u> 56	<u>1.40-1.42</u> 1.41	<u>0.20-0.60</u> 0.40	<u>0.002-0.005</u> 0.004	<u>0.06-0.07</u> 0.063	<u>0.06-0.26</u> 0.16	<u>0.1-1.6</u> 0.9

предположение о малой доступности реактивного фосфора, присутствующего в водах поверхностного стока.

В связи с этим представляет интерес оценка трофического статуса Угличского водохранилища, проведенная по числовой шкале индексов, предложенной Карлсоном [21] и модифицированной Айзаки [20]. Числовой индекс устанавливается по одному из параметров, которые тесно связаны с состоянием трофии водоема. К ним отнесены прозрачность по диску Секки, содержание хлорофилла, концентрация общего фосфора. Нами определены трофические индексы по хлорофиллу и общему фосфору. Индексы, рассчитанные по содержанию хлорофилла, составляли 23–37, фосфорные – изменялись от 64 до 70. Значительное превышение индексов, рассчитанных по фосфору, свидетельствует о недоступности соединений фосфора или воздействии факторов, тормозящих развитие фитопланктона.

Влияние зарегулирования волжского стока на содержание азота проявляется в меньшей амплитуде колебаний как органических его соединений, так и минеральных форм. Летние минимумы минеральных форм азота и фосфора в волжских водах связаны с более интенсивным по сравнению с притоками развитием фитопланктона в Иваньковском водохранилище.

Оценка роли притоков в формировании режима основных биогенных элементов водохранилища затруднена не только высокой проточностью водохранилища и расположением притока по всей длине водохранилища, но и одновременным присутствием в водоеме водных масс разных гидрологических фаз.

Более полное представление о влиянии боковых притоков могут дать балансовые расчеты, проведенные за период наблюдений. При составлении баланса азота и фосфора использовался усредненный водный баланс за 1974–1980 гг. [4, 10]. Водный сток наиболее крупных притоков (реки Медведица, Дубна, Нерль) определялся по доле каждого из них в суммарной боковой приточности [9]. Содержание биогенных элементов в малых правобережных притоках (2.7% от общего водного стока) рассчитывалось по р. Хотче и Жабне, в левобережных (3%) – по р. Кашинке.

Годовой баланс составлялся на основе сезонных (весна включала апрель и май, лето – июнь–август, осень – сентябрь–ноябрь, зима – декабрь–март). Среднесезонные концентрации биогенных элементов для входного и замыкающего створов приведены в табл. 4. Зимние данные для волжского стока в створе Иваньковского гидроузла относятся к январю–марту 1975 и 1976 гг., в створе Угличского гидроузла – к 1977, 1978 и 1981 гг. В связи с отсутствием наблюдений в апреле при составлении балансов использованы концентрации азота и фосфора в летний паводок аномального по водности 1980 г., когда воднобалансовые характеристики и содержание биогенных элементов были близки к апрельским.

Для расчета поступления с атмосферными осадками в образцах дождя и снега, собранных на территории Ярославской обл., нами анализировалось как общее содержание азота и фосфора, так и минеральные их формы.

Поступление биогенных элементов из донных отложений определялось на основе экспериментальных данных о скорости выделения соединений азота и фосфора из отложений разного типа в водохранилищах Верхней Волги [16, 18]. Материалы по распределению грунтов в Угличском водохранилище заимствованы из работы В.П. Курдина [8]. Расчеты показывают, что песчанистые и серые илы, занимающие 64% от общей площади, дают основной вклад в эту приходную статью баланса как для азота, так и для фосфора. Скорость выделения азота из этого типа илов составила  $7 \text{ мг}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ , соединений фосфора –  $0.69 \text{ мг}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ . Вклад хрящеватых и песчанистых грунтов незначителен –  $0.2\text{--}0.6 \text{ мг}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ .

Балансовые расчеты показывают, что весной боковые притоки приносят в водохранилище 264 т общего фосфора и 3750 т общего азота, что от общего поступления в этот период составляет 46 и 38.6% соответственно. Летом роль боковых притоков, как источника биогенных элементов, снижается до 31% как для азота, так и для фосфора. Зимой их вклад минимален – 16–18%. Таким образом, роль притоков в снабжении водохранилища биогенными элементами весьма существенна: в среднем за год – более 30% (табл. 7).

Из приведенных данных видно, что влияние боковой приточности в основном проявляется в половодье. В связи с высокой проточностью водохранилища, особенно в апреле, воды весеннего незарегулированного стока малых рек, богатые азотом и фосфором, почти не задерживаются в водохранилище и, смешиваясь с основным волжским потоком, поступают в Волжский плёс Рыбинского водохранилища. По мере продвижения весенних вод к Угличской плотине содержание биогенных элементов в них снижается в результате перехода взвешенной фракции в донные отложения. О масштабах этого процесса можно судить по величине аккумуляции, которая для фосфора составляет в среднем за год 22%. Аккумуляция соединений азота, мигрирующих в основном в растворенной форме, значительно ниже – около 7% (табл. 7). Часть общего фосфора, связанного со взвешенными частицами – продуктами эрозии почв, оседает в заливах, образовавшихся в устьевых участках рек (реки Медведица, Нерль, Кашинка). Здесь вследствие замедленного течения и незначительного изменения уровня воды в течение вегетационного периода создаются благоприятные условия для развития высшей водной растительности, о чем свидетельствуют результаты геоботанических исследований [19]. Заросли макрофитов в свою очередь служат барьером, отчасти препятствующим поступлению биогенов в русловую часть водохранилища. Исключение составляет р. Дубна, впадающая на верхнем проточном участке водоема, что способствует более полному смешению ее вод с волжскими. Таким образом, в течение безледного периода влияние вод боковых притоков на химизм Угличского водохранилища проявляется локально.

Режим биогенных элементов основной водной массы Угличского водохранилища определяется преимущественно волжскими водами, трансформированными в Иваньковском водохранилище, находящемся

Т а б л и ц а 7

Баланс азота и фосфора в Угличском водохранилище (1974–1980 гг.)

Элемент баланса	Водный сток, км <sup>3</sup>	Фосфор		Азот	
		т	% от общего поступления	тыс. т	% от общего поступления
Приход					
Приток через Иваньковский гидроузел	7.280	663.8	56.2	12.000	64.2
Боковая приточ- ность	3.350	423.0	37.5	5.952	31.8
Атмосферные осадки	0.142	5.4	0.5	0.086	0.5
Сточные воды	0.006	25.1	2.2	0.237	1.3
Выделение из донных отложений	-	40.1	3.6	0.420	2.2
<b>И т о г о</b>	<b>10.778</b>	<b>1127.4</b>	<b>100.0</b>	<b>18.695</b>	<b>100.0</b>
Расход					
Сброс через Угличский гид- роузел	10.205	871.1	77.3	16.892	90.3
Испарение	0.128	-	-	-	-
Потери на фильтрацию	0.126	11.4	1.0	0.573	3.1
<b>И т о г о</b>	<b>10.459</b>	<b>882.5</b>	<b>78.3</b>	<b>17.465</b>	<b>93.4</b>
Аккумуляция		244.9	21.7	1.230	6.6
Невязка баланса	0.318 (2.95%)				

под существенным антропогенным воздействием. Последнее способ-  
ствует поддержанию относительно высоких концентраций в нем био-  
генов. Как отмечалось выше, этот уровень практически сохраняет-  
ся и в Угличском водохранилище, хотя биомасса и первичная про-  
дукция в нем заметно ниже [3]. Это определяется совокупностью  
многих факторов. К ним, прежде всего относятся особенности мор-  
фометрии водохранилища (русловой тип, слаборасчлененный рельеф  
побережья, относительно большие глубины) и высокая интенсивность  
водообмена. Кроме того, гумифицированные воды поверхностного  
стока – основного источника питания Угличского водохранилища,  
претерпевают деструкционные изменения в вышележащем Иваньков-  
ском водохранилище, в результате которых утилизируется более  
доступная часть питательных веществ и соответственно возрастает  
доля стойких органических соединений. И наконец, в Угличском во-  
дохранилище нет такого мощного антропогенного источника легкоус-  
вояемых соединений фосфора и азота, как в Иваньковском [2].

В период половодья Угличское водохранилище заполняется водами как незарегулированного, так и трансформированного речного стока, при этом в апреле их количественные соотношения близки. Поскольку боковые притоки в это время несут много взвеси, а воды их богаты биогенными элементами, годовая аккумуляция, происходящая в основном в период половодья, в значительной мере определяется боковой приточностью.

В вегетационный период влияние вод притоков на содержание макрокомпонентов солевого состава, биогенных элементов, органического вещества носит локальный характер и практически не сказывается на гидрохимическом режиме центральной части водохранилища.

В ближайшей перспективе предполагается использовать Угличское водохранилище в качестве дополнительного источника питьевого водоснабжения. По ряду показателей, таких как содержание взвеси, прозрачность, концентрация растворенного кислорода, БПК<sub>5</sub>, основная водная масса Угличского водохранилища относится к водоемам удовлетворительной чистоты. Высокие окисляемость и цветность его вод обусловлены природными свойствами поверхностного стока лесного водосбора. Интенсивный обмен водохранилища не способствует снижению этих показателей.

Целесообразно проведение оздоровительных мероприятий в бассейне таких притоков, как Дубна и Кашинка, в настоящее время изменивших свой химический состав в результате интенсивного антропогенного воздействия.

## Л и т е р а т у р а

1. Былинкина А.А., Петухова Л.А., Лапирова Т.Б. Формы фосфора и кинетика поглощения фосфатов в водохранилищах Верхней Волги // Гидрохимические исследования верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1982. С. 49-61.
2. Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Круговой оборот биогенных элементов и проблемы качества воды водохранилищ Волги // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 259-270.
3. Волга и ее жизнь. Л., 1978. 350 с.
4. Государственный водный кадастр. Горький, 1981. Ч. 2, т. 4, вып. 1-3. 105 с. То же. 1982. Ч. 2, т. 4, вып. 1-3. 111 с.
5. Драчев С.М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.; Л., 1964. 272 с.



6. З и м и н о в а Н.А., К у р д и н В.П. О режиме взвесей в Угличском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 10. С. 71-75.
7. И в а н ь к о в с к о е водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.
8. К у р д и н В.П. Условия формирования грунтового комплекса Угличского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1963. Вып. 5(8). С. 322-328.
9. К у р д и н а Т.Н. Элементы гидрологического режима и водный баланс Угличского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 2(5). С. 231-245.
10. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах. Горький, 1975. Т. 4, вып. 1-3. 275 с. То же. 1977. Т. 4, вып. 1-3. 214 с. То же. 1978. Т. 4, вып. 1-3. 226 с.
11. Р е с у р с ы поверхностных вод СССР. М., 1973. Т. 10, кн. 1. 475 с.
12. Р у к о в о д с т в о по химическому анализу поверхностных вод суши. Л., 1977. 541 с.
13. С е б е н ц о в Б.М., М е й с н е р Е.В. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища // Тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. Воронеж, 1947. Т. 4. С. 25-71.
14. Т р и ф о н о в а Н.А. Гидрохимическая характеристика Угличского водохранилища по материалам 1955-1958 гг. // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1961. Вып. 4 (7). С. 321-327.
15. Т р и ф о н о в а Н.А. Гидрохимические материалы к характеристике санитарного состояния Верхней Волги // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966. С. 49-61.
16. Т р и ф о н о в а Н.А. Содержание и выделение соединений азота донными отложениями Рыбинского водохранилища // Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974. С. 68-89.
17. Т р и ф о н о в а Н.А. Об определении аммонийного азота в природных водах // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 43. С. 70-75.
18. Т р и ф о н о в а Н.А., Б ы л и н к и н а А.А. О влиянии донных отложений на содержание биогенных элементов в воде // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977. С. 74-90.
19. Э к з е р ц е в В.А. Изменения в зарастании и продукции водной растительности Угличского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 18. С. 24-28.
20. A i z a k i M., O t s u k i A., F u k u s h i m a T., H o s o m i M., M u r a o -

- k a K. Application of Carlson's trophic state index and other parameters // Verh. Intern. Vereinig. theor. and angew. Limnol. 1981. Vol. 21, pt 1. P. 675-681.
21. C a r l s o n R.E. A trophic state index for lakes // Limnol., Oceanogr. 1977. Vol. 22, N 2. P. 361-369.

С и г а р е в а Л. Е., Д е в я т к и н В. Г. Содержание фотосинтетических пигментов в перифитоне Рыбинского водохранилища ....	3
Е л и з а р о в а В. А. О составе и биомассе фитопланктона Волжского плёса Рыбинского водохранилища .....	19
Г е н к а л С. И. Морфология и таксономия некоторых видов диатомовых водорослей рода <i>Cyclotella</i> Kutz. ....	27
К р а с н о в а А. Н. К систематике рогоза широколистного ( <i>Typha latifolia</i> L.) на территории СССР .....	43
Л а п т е в а Н. А. Микробиологическая характеристика озер Селверо-Двинской водной системы .....	60
Ж у к о в Б. Ф., М ы л ь н и к о в А. П. Новые и редкие виды бесцветных жгутиконосцев в фауне европейской части СССР .....	70
Ш и р к и н а Н. И. Морфология и жизненный цикл <i>Thaumatomonas lauterborni</i> De Saedeleer ( <i>Mastigophora</i> Diesing) .....	87
З о л о т а р е в В. А. Простейшие перифитона водоемов различной сапробности .....	108
М ы л ь н и к о в а З. М. Структура и динамика протозойного перифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища .....	120
У м о р и н П. П. Взаимоотношения водорослей, бактерий и простейших в процессах самоочищения и формирования качества воды ....	132
К о р г и н а Е. М. Фауна турбеллярий Иваньковского водохранилища .....	149
Г а г а р и н В. Г. Виды рода <i>Monhystera</i> Bastian, 1865 пресных водоемов европейской части СССР .....	156
М а р к е в и ч Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Локомоция и локомоторное поведение .....	175
С к а л ь с к а я И. А. Мшанки волжских водохранилищ .....	191
М а л и н и н Л. К., П о д д у б н ы й А. Г., С м е т а н и н М. М., Т е р е щ е н к о В. Г., Ю д а н о в К. И. Основные закономерности распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона .....	207
Л а п к и н В. В., И з в е к о в Е. И., С о к о л о в В. А. Возрастная динамика чувствительности и устойчивости рыб к полю электрического тока .....	232
Б ы л и н к и н а А. А., Т р и ф о н о в а Н. А. Гидрохимический режим Угличского водохранилища и факторы его формирования .....	250

С и г а р е в а Л.Е., Д е в я т к и н В.Г. Содержание фотосинтетических пигментов в перифитоне Рыбинского водохранилища // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 3-18.

Содержание хлорофилла в фитоценозах обрастаний искусственных субстратов, устанавливаемых в открытом прибрежье с сильным течением, в 2-3 раза выше, чем в закрытой литорали со спокойной водой. Деревянные брусья обрастают интенсивнее, чем стекла, независимо от типа мелководной зоны. Удельное содержание хлорофилла в единице биомассы водорослей на деревянном субстрате (1.4-2.0%) несколько выше, чем на стеклах (1.1-1.4%). Библиогр. - 10 назв. Ил. - 7. Табл. - 2. \*

УДК 574.583(285.2) : 581

Е л и з а р о в а В.А. О составе и биомассе фитопланктона Волжского плёса Рыбинского водохранилища // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 19-26.

В 1977 г. в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища биомасса фитопланктона освещенного слоя в среднем за вегетационный сезон составляла  $4.6 \text{ г/м}^3$ . Отчетливо выделялись две ее вспышки: преобладающая весенняя и вдвое ей уступающая летняя. Весной господствовали диатомовые. Особенно выделялись представители рода *Stephanodiscus*. По сравнению с началом десятилетия в плёсе изменился состав весеннего доминирующего комплекса. В него вошел *S. hantzschii*, что указывает на обогащение воды питательными веществами. Библиогр. - 13. Ил. - 2. Табл. - 4.

УДК 582.26 : 581.4

Г е н к а л С.И. Морфология и таксономия некоторых видов диатомовых водорослей рода *Cyclotella* Kutz. // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 27-42.

Впервые приводятся результаты электронно-микроскопического изучения морфологии панциря массовых для волжских водохранилищ представителей рода *Cyclotella*: *C. meneghiniana*, *C. atomus* и *C. pseudostelligera*. Впервые обнаружен удивительный феномен - разнотворчатость панциря, что позволило свести в синонимику несколько видов. Рассматриваемые виды проявляют значительную изменчивость по всему комплексу морфологических признаков, используемых в диагностике водорослей. Библиогр. - 28 назв. Ил. - 5.

УДК 582.522.1 (47 + 57)

К р а с н о в а А.Н. К систематике рогоза широколистного (*Typha latifolia* L.) на территории СССР // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 43-59.

На основании обработки гербарного материала и собственных сборов с территории СССР описываются новые виды и гибриды рода *Typha latifolia* L. Редким гибридом, образовавшимся вследствие контакта нетипичных популяций рогозов, широколистного и узколистного, является рогоз Кузьмичева. Не менее интересным гибридом выступает рогоз русский, стабилизация и прогрессивное расселение которого связано с искусственными водоемами европейской части СССР. Библиогр. – 11 назв. Ил. – 4.

УДК 579.68(285.2) + 579.8

Л а п т е в а Н.А. Микробиологическая характеристика озер Северо-Двинской водной системы // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 60–69.

Для озер Северо-Двинской водной системы характерны низкие прозрачность воды и продукция органического вещества фитопланктона. Общая численность бактерий колеблется от 0.4 до 2 млн. кл./мл, сапрофитов – от десятков до сотен клеток на 1 мл, факультативно-олигокарбофилов – от 10 до 1000 тыс. в 1 мл воды. Величины темновой ассимиляции варьируют от 0.6 до 10 мкг С/(л·сут). Факультативно-олигокарбофильные бактерии, в основном, относятся к *Caulobacter*, *Micrococcus*, *Flavobacterium*. Библиогр. – 10 назв. Табл. – 5.

УДК 593.16

Ж у к о в Б.Ф., М ы л ь н и к о в А.П. Новые и редкие виды бесцветных жгутиконосцев в фауне европейской части СССР // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 70–86.

Приведены результаты исследований по фауне и биологии бесцветных жгутиконосцев, проведенных в последние годы в лаборатории биологии низших организмов ИБВВ АН СССР. Дается описание ряда новых для науки видов, редко встречающихся и неопределенного систематического положения. Библиогр. – 6 назв. Ил. – 5.

УДК 593.16

Ш и р к и н а Н.И. Морфология и жизненный цикл *Thaumatomonas lauterborni* De Saedeleer (*Mastigophora* Diesing) // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 87–107.

Описаны биология и ультраструктура своеобразного жгутиконосца, при первоописании которого было обнаружено, что он способен образовывать крупные многоядерные плазмодии. Изучение жизненного цикла позволило выделить ряд основных стадий развития жгутиконосца: слияние отдельных клеток, агрегацию, плазмодизацию и деплазмодизацию. Показано, что по целому ряду основных признаков *T. lauterborni* не соответствует своему настоящему положению в подотряде *Bodonina* и отряде *Kinetoplastida*. Библиогр. – 21 назв. Ил. – 8.

Золотарев В.А. Простейшие перифитона водоемов различной сапробности // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 108-119.

Изучены видовой состав и динамика численности жгутиконосцев и других простейших, заселяющих искусственный субстрат (стеклянные пластины) за 2-3 нед экспозиции в водоеме. Показаны характерные особенности развития отдельных групп простейших перифитона в водоемах различной сапробности. Библиогр. - 14 назв. Ил. - 1. Табл. - 2.

УДК 574.5(353)

Мильникова З.М. Структура и динамика протозойного перифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 120-131.

Приводятся данные исследований состава, сезонной динамики, особенностей развития перифитонных инфузорий на искусственных субстратах (предметных стеклах) в закрытом и открытом прибрежьях Рыбинского водохранилища в зависимости от длительности экспозиции субстрата, температуры и уровня воды в 1979-1981 гг. Дана оценка степени сапробности исследуемых участков водохранилища по составу и численности инфузорий. Приводится список видов перифитонных инфузорий. Библиогр. - 12 назв. Ил. - 3. Табл. - 2.

УДК 574.635 + 614.777

Уморин П.П. Взаимоотношения водорослей, бактерий и простейших в процессах самоочищения и формирования качества воды // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 132-148.

В экспериментах на проточных культурах изучалось влияние простейших на деструкцию растворенного органического вещества бактериями и их конкуренцию с водорослями за биогены. Проводилось также машинное экспериментирование с математической моделью. При высоких уровнях органического вещества и низких концентрациях биогенов бактерии могут вытеснять водоросли. Добавление простейших стабилизирует систему водоросли-бактерии. Обеспечивается высокая скорость деструкции органического вещества, что определяет эффективное самоочищение водоемов. Библиогр. - 16 назв. Ил. - 4. Табл. - 5.

УДК 595.1

Коргина Е.М. Фауна турбеллярий Иваньковского водохранилища // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 149-155.

В Иваньковском водохранилище обнаружены 47 видов турбеллярий. Максимальные численность и биомасса ресничных червей зарегистрированы в весенне-летний период. Доминировали *Bothrosostoma essenii*, *Macro-*

stomum distinguendum, Microstomum lineare, Gyratrix hermaphroditus. Осенью наблюдалось резкое обеднение фауны турбеллярий, появились холодолюбивые виды. В Мошковичском заливе, в зоне сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС, высокая температура летом угнетает развитие турбеллярий, а осенью – продлевает существование теплолюбивых форм. Библиогр. – 1 назв. Ил. – 3. Табл.–1.

УДК 595.132

Гагарин В.Г. Виды рода Monhystera Bastian, 1865 пресных водоемов европейской части СССР // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 156–174.

Приводятся иллюстрированное описание и дифференциальный диагноз 4 видов рода Monhystera: *M. paludicola*, *M. stagnalis*, *M. uncispiculata* и *M. lemani*. На обширном материале выявлены пределы внутривидовой морфологической изменчивости самок (по 13 признакам) и самцов (по 10 признакам) каждого из рассматриваемых видов. Библиогр. – 3 назв. Ил. – 4. Табл.–7.

УДК 591.17.5.08

Маркевич Г.И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Локомоция и локомоторное поведение // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 175–190.

Приводятся результаты проведенного изучения локомоторной активности коловраток. Установлено, что плавание коловраток происходит в областях переходных чисел  $Re$ , в связи с чем предложена принципиальная модель функционирования коловращательного аппарата, сводящая специфические особенности плавания коловраток к традиционным гидродинамическим силам. Указывается на „личиночный“ характер ресничного плавания коловраток. Обсуждается трансформация локомоторных форм в эволюции этой группы. Библиогр. – 7 назв. Ил. – 7. Табл. – 1.

УДК 574.586(28)

Скальская И.А. Мшанки волжских водохранилищ // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 191–206.

В водохранилищах Волги найдено 9 видов мшанок. Дается иллюстрированное описание колоний и статобластов данных видов. Анализируется распространение мшанок в водохранилищах и их притоках. Библиогр. – 16 назв. Ил. – 9. Табл.–1.

УДК 597–152(28)

Малинин Л.К., Поддубный А.Г., Сметанин М.М., Терешенко В.Г., Юданов К.И. Основные закономерности распределения рыб в водохранилищах Волги и Дона // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 207–231.

С помощью вероятностных методов проанализированы изменение плотности рыбного населения и его связь с факторами среды. Показано, что во время нагула рыбы распределяются не случайно, а образуют скопления, обеспечивающие оптимальный уровень поддержания численности и выживаемости. Проведенный анализ эхометрических и траловых съемок показал, что пространственную структуру распределения рыб можно характеризовать по показателям плотности, дисперсии, цикличности и корреляции с факторами среды. Это создает условия для разработки теории биоэкологического районирования водоемов. Библиогр. – 53 назв. Ил. – 5. Табл. – 4.

УДК 597-11(28)

Лапкин В.В., Извеков Е.И., Соколов В.А. Возрастная динамика чувствительности и устойчивости рыб к полю электрического тока // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 232-249.

Исследовались пороги возбуждения и электронаркоза леща *Abramis brama* (L.), щуки *Esox lucius* L. и окуня *Perca fluviatilis* L. к синусоидальному току частотой 50 Гц в широком интервале возрастов. Установлено, что в ходе онтогенеза чувствительность к току, как обратная величина порога возбуждения, повышается, а абсолютная устойчивость (порог реакции электронаркоза) – снижается. Отношение же порога электронаркоза к порогу возбуждения рыб с момента выклева увеличивается, достигая максимума в начале малькового периода, а затем убывает. Оно рассматривается как относительная устойчивость или число состояний живой системы. Библиогр. – 29 назв. Ил. – 3. Табл. – 1.

УДК 556.551.14

Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Гидрохимический режим Угличского водохранилища и факторы его формирования // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 250-270.

Рассматриваются изменения солевого состава, содержания органического вещества, растворенного кислорода и биогенных элементов в различные фазы гидрологического режима Угличского водохранилища. Оценивается роль притоков в формировании химического состава его вод. Приводятся баланс основных биогенных элементов. Дается оценка качества воды по химическим показателям. Библиогр. – 21 назв. Табл. – 7.



ФАУНА И БИОЛОГИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ  
ОРГАНИЗМОВ

Труды, вып. 54 (57)

Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних  
вод Академии наук СССР

Редактор издательства Л.И. Сметанкина  
Художник В.Н. Васильев  
Технический редактор Е.В. Поликтова  
Корректоры Е.А. Гинстлинг, Н.П. Кизим  
и Г.В. Семерикова

ИБ № 33042

Подписано к печати 14.07.87. М-17223. Формат 60 x 90 1/16. Бумага  
офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 17.50. Усл.кр.-от. 17.68.  
Уч.-изд. л. 17.84. Тираж 850. Тип. зак. № 1329. Цена 2 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени  
издательство „Наука“. Ленинградское отделение.  
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

---

Ордена Трудового Красного Знамени  
Первая типография издательства „Наука“.  
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

Книги издательства „Наука“ можно предварительно заказать в магазинах Центральной конторы „Академкнига“, в местных магазинах книготоргов или потребительской кооперации.

Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу:

- 117192 Москва, Мичуринский пр., 12, магазин „Книга – почтой“ Центральной конторы „Академкнига“;  
197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7, магазин „Книга – почтой“ Северо-Западной конторы „Академкнига“ или в ближайший магазин „Академкнига“, имеющий отдел „Книга – почтой“:
- 480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 („Книга – почтой“);  
370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13 („Книга – почтой“);  
232600 Вильнюс, ул. Университето, 4;  
690088 Владивосток, Океанский пр., 140;  
320093 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 („Книга – почтой“);  
734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 („Книга – почтой“);  
375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;  
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 („Книга – почтой“);  
420043 Казань, ул. Достоевского, 53;  
252030 Киев, ул. Ленина, 42;  
252142 Киев, пр. Вернадского, 79;  
252030 Киев, ул. Пирогова, 2;  
252030 Киев, ул. Пирогова, 4 („Книга – почтой“);  
277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 („Книга – почтой“);  
343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1 („Книга – почтой“);  
660049 Красноярск, пр. Мира, 84;  
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 („Книга – почтой“);  
191104 Ленинград, Литейный пр., 57;  
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;  
199004 Ленинград, 9 линия, 16;

220012 Минск, Ленинский пр., 72 („Книга – почтой“);  
103009 Москва, ул. Горького, 19а;  
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;  
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;  
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22 („Книга – почтой“);  
142284 Протвино Московской обл., „Академкнига“;  
142292 Пушкино Московской обл., МР „В“, 1;  
620151 Свердловск, ул. Мамкина-Сябрыка, 137 („Книга – почтой“)  
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;  
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;  
700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга – почтой“);  
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;  
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга – почтой“);  
450025 Уфа, Коммунистическая, 49;  
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга – почтой“);  
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга – почтой“).

