

БИОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ



«Наука»
Ленинградское отделение



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД им. И. Д. ПАПАШИНА

ТРУДЫ, ВЫП. 56 (59)

БИОЛОГИЯ,
СИСТЕМАТИКА
И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ
ПРЕСНОВОДНЫХ
ЖИВОТНЫХ



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

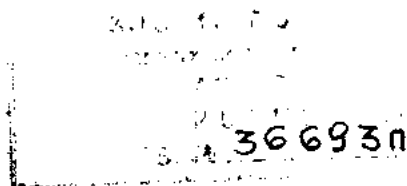
1989

Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — 307 с.

В сборник включены материалы по морфологии, систематике, жизненным циклам, развитию, составу пищи, обмену нематод, коловраток, мшанок, олигохет, ракообразных, хирономид. Дан эколого-фаунистический обзор турбеллярий, остракод бассейна Верхней Волги и хирономид озер Калининградской области. Рассматриваются особенности агрегированности олигохет, временной и пространственной структуры зооперифитона и зоопланктона.

Для зоологов, гидробиологов, студентов, аспирантов и преподавателей биологических факультетов университетов.

Ответственный редактор А. И. ШИЛОВА
Рецензенты: В. Р. МИКРЯКОВ, Н. Ю. СОКОЛОВА



Б 1903040100-660
055(02)-89-485-89

© Издательство «Наука», 1989 г.

ISBN 5-02-026540-3

ФАУНА ТУРБЕЛЛЯРИЙ ВОДОЕМОВ БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

В последние 40—50 лет экология и фауна турбеллярий Волги и водоемов ее бассейна не исследовались.

В бассейне Верхней Волги известны 3 вида ресничных червей, найденных на участке реки в районе будущего Рыбинского водохранилища [2]. Почти полное отсутствие данных по экологии и биологии турбеллярий не позволяет оценить их роль в водных экосистемах.

Цель настоящей работы — изучение видового состава червей, их экологических характеристик, биологии и численности. Исследования проводились на Рыбинском, Ивановском водохранилищах и 5 малых водоемах (на 3 прудах, временном водоеме и обвалованном мелководье Рыбинского водохранилища). Подробные характеристики этих водохранилищ приводятся в специальных монографиях [1, 3].

Пруд, находящийся в парковой зоне пос. Борок Ярославской обл. и именуемый Барским, имеет площадь зеркала приблизительно 300 м² и среднюю глубину до 1.5 м. Берега его сильно заросли водной растительностью. Грунт — грубодетритный ил с большим количеством разлагающихся остатков наземных и водных растений. Другие 2 пруда также расположены в окрестностях посёлка. Один из них (№ 1) площадью 70 м² и глубиной 1 м зарос макрофитами (осока, рогоз, ряска), грунт — грубодетритный ил с большим количеством разлагающихся растительных остатков. Другой (№ 2), более молодой, с акваторией около 70 м² и средней глубиной 1.5 м характеризуется незначительным зарастанием макрофитами и слабозаиленным донным песком.

Временный водоем заливается водой из водохранилища в конце весны, постоянный уровень воды в нем поддерживается в течение всего летнего периода, осенью он понижается — и большая часть дна остается оголенной. Акватория водоема около 300 м², глубина 0.5—1.5 м. Грунт — заиленный песок.

Обвалованное мелководье находится на берегу Рыбинского водохранилища, отгорожено от него земляной дамбой и заливается во время паводка водой из водохранилища. Это — обширное мелководье со средней глубиной 1.5—2 м, площадью до 20 тыс. м², обильно заросшее макрофитами.

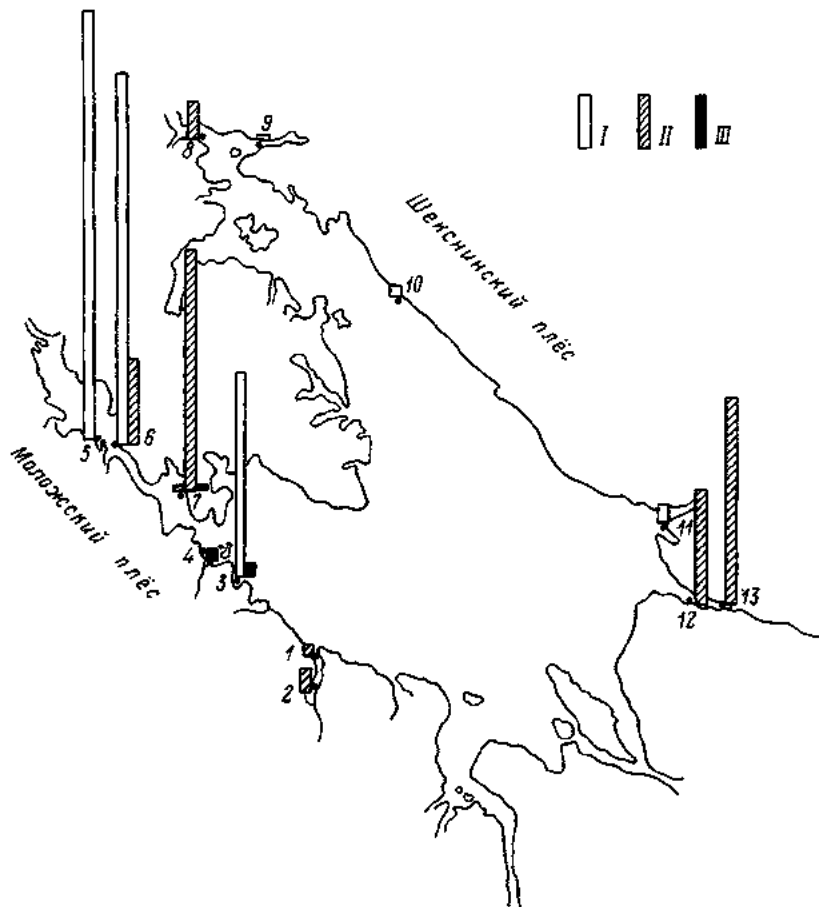


Рис. 1. Численность турбеллярий в Рыбинском водохранилище.

Станции: 1 — р. Сить, устье; 2 — то же, в 4 км от устья; 3 — р. Первомайка; 4 — р. Себаз, устье; 5 — у г. Васьегонска; 6 — напротив г. Васьегонска; 7 — у пос. Борок Дарвинский; 8 — р. Сула, устье; 9 — р. Шексна, у г. Череповца; 10 — у с. Мякса; 11 — у г. Пошехонье-Володарск; 12 — р. Ухра, устье; 13 — то же, в 3 км от устья. Численность: I — весной; II — летом, III — осенью. Высота столбика соответствует 500 экз./м³.

На 3 прудах материал отбирали стратометром «С-1» по 5 подъемов. Пробы промывали через сито из газа № 43. Расчет численности производили на 1 м². На водохранилищах, во временном водоеме и обвалованном мелководье отбор проб осуществляли следующим образом: воду взмучивали, перемешивали и 50 л ее профильтровывали через сито № 43. Численность турбеллярий рассчитывали на 1 м³. Живых турбеллярий выбирали под биноклем МБС-1 путем просмотра всего объема пробы в камере Богорова. Червей определяли только в живом виде под микроскопом МБС-15. На Рыбинском водохранилище отбор проб проводили на 14 станциях

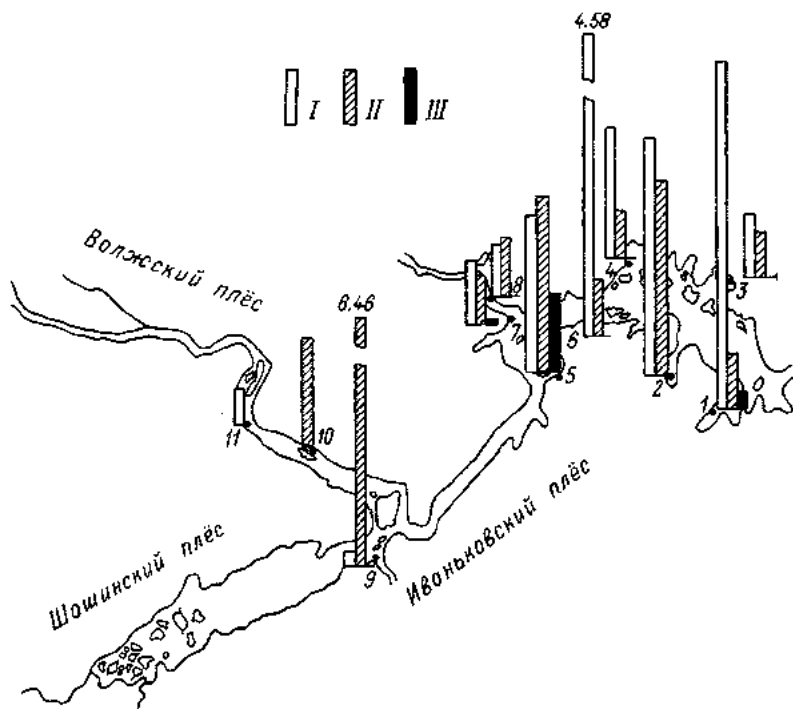


Рис. 2. Численность турбеллярий в Иваньковском водохранилище.

Станции: 1 — Коровинский залив; 2 — Федоровский; 3 — Омутнинский; 4 — Перетрусовский; 5 — Мошковицкий; 6 — Корчевский залив; 7 — зал. Бабня; 8 — р. Созь; 9 — у с. Безбородово; 10 — оз. Видогощь; 11 — у с. Городня. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

в августе 1981 г. и на 13 станциях в мае, июле и октябре 1982 г. (рис. 1); на Иваньковском водохранилище — в течение весенне-осеннего периода 1983 г. на 11 стандартных станциях (рис. 2).

Фауну турбеллярий мелких водоемов изучали с 1976 по 1984 г. Материал собирали через 5—7 сут в теплое время года и через 10 сут в холодный период. В работе приводятся результаты обработки более 200 проб.

Всего выявлено 70 видов турбеллярий (см. таблицу) из 5 отрядов: 53 вида относятся к Neorhabdocoela, 7 — Macrostromida, 5 — Seriata, 4 — Catenulida, 1 — Lecithoepitheliata. Из них 67 видов впервые указываются для Верхней Волги; 16 видов — *Macrostromum obtusum*, *M. tuba*, *Castrada affinis*, *C. instructa*, *Tetracelis marmorosa*, *Mesostoma platygastricum*, *M. rhynchotum*, *M. punctatum*, *Stenostomum grabbskogense*, *Macrostromum hamatum*, *Provortex pallidus*, *Castrada borealis*, *Strongylostoma simplex*, *Phrynosomostoma lutheri*, *Opisthomum fuscum*, *O. immigrans* — впервые найдены в бассейне Волги; последние 8 — новые для фауны турбеллярий Советского Союза.

Видовой состав, встречаемость и численность турбеллярий

Вид	Ивань- ковское водохра- нилище	Рыбин- ское водохра- нилище	Барский пруд	Пруд № 1	Пруд № 2	Обвало- ванное мелко- водье	Времен- ный водоем
<i>Catenulida</i>							
<i>Stenostomidae</i>							
<i>Stenostomum leucops</i> Duges	$\frac{21}{39}$	$\frac{6}{6}$	—	$\frac{75}{9769}$	$\frac{59}{904}$	$\frac{76}{351}$	$\frac{67}{191}$
<i>S. unicolor</i> O. Schmidt	$\frac{2}{6}$	—	—	—	—	—	—
<i>S. grabbskogense</i> Luther	—	—	—	—	$\frac{6}{570}$	—	—
<i>Stenostomum</i> sp.	—	$\frac{4}{1}$	—	—	—	—	—
<i>Macrostomida</i>							
<i>Microstomidae</i>							
<i>Microstomum lineare</i> Müller	$\frac{55}{283}$	$\frac{26}{85}$	$\frac{58}{4720}$	$\frac{13}{188}$	—	$\frac{33}{59}$	$\frac{33}{98}$
<i>Macrostomidae</i>							
<i>Macrostomum rostratum</i> Papi	$\frac{20}{10}$	$\frac{9}{15}$	—	$\frac{13}{146}$	—	$\frac{14}{10}$	—
<i>M. distinguendum</i> Papi	$\frac{36}{17}$	$\frac{11}{16}$	$\frac{5}{350}$	$\frac{6}{21}$	—	$\frac{14}{7}$	—
<i>M. obtusum</i> Vejdovsky	—	—	—	$\frac{13}{125}$	—	$\frac{5}{4}$	—
<i>M. hamatum</i> Luther	—	*	—	—	—	—	—
<i>M. tuba</i> Graff	$\frac{3}{58}$	—	—	—	—	—	—
<i>Macrostomum</i> sp.	—	$\frac{11}{2}$	—	—	—	—	—
<i>Lecithoepitheliata</i>							
<i>Prorhynchidae</i>							
<i>Prorhynchus stagnalis</i> M. Schultze	$\frac{14}{3}$	—	—	—	—	—	—
<i>Proseriata</i>							
<i>Otomesostomidae</i>							
<i>Otomesostoma auditivum</i> Plessis	$\frac{3}{2}$	$\frac{4}{1}$	—	—	—	—	—
<i>Tricladida</i>							
<i>Planariidae</i>							
<i>Planaria torva</i> O. F. Müller	$\frac{5}{1}$	—	—	—	—	—	—
<i>Polycelis</i> sp.	$\frac{4}{5}$	—	—	—	—	—	—

Таблица (продолжение)

Вид	Ивань- ковское водохра- нилище	Рыбин- ское водохра- нилище	Барский пруд	Пруд № 1	Пруд № 2	Обвалю- ванное мелко- водье	Времен- ный водоем
Dendrocoelidae							
<i>Dendrocoelum lacteum</i> O. F. Müller	$\frac{2}{1}$	—	—	—	—	—	—
<i>Dendrocoelum</i> sp.	$\frac{4}{1}$	$\frac{3}{2}$	—	—	—	—	—
Neorhabdocoela							
Polycystidae							
<i>Gyatrix hermaphroditus</i> Ehrenberg	$\frac{45}{122}$	$\frac{28}{18}$	$\frac{84}{8810}$	$\frac{6}{21}$	—	$\frac{24}{90}$	$\frac{33}{53}$
Provorticidae							
<i>Provortex pallidus</i> Luther	—	—	—	—	$\frac{6}{20}$	—	—
Dalyelliidae							
<i>Microdalyellia armigera</i> O. Schmidt	$\frac{12}{4}$	$\frac{14}{16}$	$\frac{5}{40}$	—	$\frac{6}{79}$	$\frac{5}{1}$	$\frac{21}{114}$
<i>M. microphthalma</i> Vejdovsky	$\frac{3}{1}$	—	—	—	—	—	—
<i>M. fusca</i> Fuhrmann	$\frac{3}{8}$	$\frac{4}{1}$	—	—	—	—	—
<i>M. fairchildi</i> Graff	$\frac{3}{4}$	—	—	—	—	—	—
<i>M. brevispina</i> Hofsten	$\frac{8}{10}$	$\frac{*}{*}$	—	—	—	—	—
<i>M. brevimana</i> Beklemishev	$\frac{26}{26}$	—	$\frac{47}{840}$	—	—	—	—
<i>M. picta</i> O. Schmidt	$\frac{4}{5}$	—	—	—	—	$\frac{10}{752}$	—
<i>M. rossi</i> Graff	$\frac{8}{4}$	$\frac{3}{4}$	—	—	—	—	—
<i>M. nanella</i> Beklemishev	$\frac{3}{1}$	—	—	—	—	—	—
<i>Dalyellia penicilla</i> M. Braun	$\frac{2}{1}$	$\frac{3}{3}$	—	—	—	—	—
<i>Dalyellia</i> sp.	—	$\frac{3}{3}$	—	—	—	—	—
		качест- венная проба					
<i>Gieysztoria cuspidata</i> O. Schmidt	$\frac{11}{2}$	$\frac{10}{14}$	—	—	—	$\frac{24}{133}$	$\frac{63}{558}$
<i>G. expedita</i> Hofsten	$\frac{7}{3}$	—	—	—	—	$\frac{57}{359}$	$\frac{46}{250}$

Таблица (продолжение)

Вид	Ивань- ковское водохра- нище	Рыбин- ское водохра- нище	Барский пруд	Пруд № 1	Пруд № 2	Обвало- ванное мелко- водье	Времен- ный водоем
<i>G. chlynovica</i> Nasonov	—	—	—	$\frac{32}{1023}$	—	—	—
<i>G. rubra</i> Fuhrmann	$\frac{8}{1}$	—	—	—	—	—	—
<i>G. infundibuliformis</i> Fuhr- mann	$\frac{2}{\text{качест-веннаяпроба}}$	—	—	—	—	—	—
<i>Castrella truncata</i> Abildgaard	$\frac{22}{17}$	$\frac{28}{19}$	$\frac{5}{40}$	$\frac{63}{4926}$	$\frac{44}{609}$	$\frac{62}{209}$	$\frac{25}{8}$
Typhloplanidae							
<i>Typhloplana viridata</i> Abild- gaard	—	—	—	$\frac{6}{63}$	$\frac{6}{314}$	—	—
<i>Castrada lanceola</i> M. Braun	$\frac{13}{5}$	$\frac{3}{3}$	—	—	—	—	—
<i>C. borealis</i> Steinböck	$\frac{5}{4}$	—	—	—	—	—	—
<i>C. hofmanni</i> M. Braun	$\frac{22}{29}$	$\frac{9}{132}$	$\frac{5}{40}$	$\frac{13}{105}$	$\frac{6}{59}$	$\frac{71}{5088}$	$\frac{46}{339}$
<i>C. instructa</i> Hofsten	—	*	—	—	—	—	—
<i>C. affinis</i> Hofsten	$\frac{2}{\text{качест-веннаяпроба}}$	—	—	—	—	—	—
<i>C. intermedia</i> Volz	—	—	—	—	—	$\frac{10}{51}$	$\frac{38}{491}$
<i>C. viridis</i> Volz	$\frac{8}{4}$	$\frac{3}{\text{качест-веннаяпроба}}$	—	$\frac{19}{835}$	$\frac{13}{138}$	—	—
<i>C. armata</i> Fuhrmann	—	$\frac{4}{50}$	—	—	—	—	—
<i>Castrada</i> sp.	—	$\frac{6}{1}$	$\frac{11}{70}$	—	—	$\frac{5}{2}$	—
<i>Tetracelis marmorosa</i> Müller	$\frac{25}{26}$	$\frac{14}{11}$	—	—	—	—	—
<i>Strongylostoma radiatum</i> O. F. Müller	$\frac{10}{3}$	$\frac{3}{\text{качест-веннаяпроба}}$	$\frac{5}{40}$	—	—	$\frac{24}{44}$	$\frac{58}{124}$
<i>S. elongatum</i> Hofsten	—	$\frac{13}{38}$	—	—	—	—	—
<i>S. simplex</i> Meixner	$\frac{3}{1}$	—	—	—	—	—	—
<i>Rhynchomesostoma rostra- tum</i> Müller	—	$\frac{3}{\text{качест-веннаяпроба}}$	—	$\frac{6}{84}$	—	$\frac{10}{10}$	$\frac{50}{198}$

Таблица (продолжение)

Вид	Ивань- ковское водохра- нилище	Рыбин- ское водохра- нилище	Барский пруд	Пруд № 1	Пруд № 2	Обвало- ванное мелко- водье	Времен- ный водоем
<i>R. lutheri</i> Papi	—	$\frac{16}{6}$	—	—	—	—	—
<i>Dochmiotrema limicola</i> Hofsten	—	$\frac{3}{1}$	—	—	—	—	—
<i>Olisthaneella truncula</i> O. Schmidt	$\frac{13}{7}$	—	—	—	—	$\frac{24}{51}$	$\frac{21}{8}$
<i>O. obtusa</i> M. Schultze	—	$\frac{*}{*}$	—	$\frac{6}{334}$	—	$\frac{5}{2}$	—
<i>Mesostoma ehrenbergii</i> Focke	$\frac{2}{1}$	$\frac{22}{56}$	—	—	—	—	—
<i>M. productum</i> O. Schmidt	—	—	—	—	—	—	$\frac{4}{2}$
<i>M. lingua</i> Abildgaard	$\frac{27}{127}$	$\frac{35}{51}$	—	—	—	$\frac{29}{32}$	$\frac{29}{51}$
<i>M. punctatum</i> M. Braun	—	$\frac{3}{2}$	—	—	—	—	—
<i>M. platygasticum</i> Hofsten	$\frac{6}{1}$	—	—	—	—	—	—
<i>M. rhynchotum</i> M. Braun	$\frac{2}{2}$	—	—	—	—	—	—
<i>Bothromesostoma persona-</i> <i>tum</i> O. Schmidt	$\frac{8}{1}$	$\frac{16}{3}$	—	—	—	$\frac{29}{77}$	—
<i>B. essentii</i> M. Braun	$\frac{37}{129}$	$\frac{43}{120}$	$\frac{16}{180}$	$\frac{57}{751}$	$\frac{25}{196}$	$\frac{14}{11}$	$\frac{67}{235}$
<i>Phaenocora unipunctata</i> Ørsted	$\frac{2}{1}$	$\frac{10}{166}$	—	—	—	$\frac{5}{1}$	$\frac{4}{4}$
<i>P. typhlops</i> Vejdovsky	$\frac{7}{5}$	$\frac{10}{7}$	—	—	—	—	—
<i>P. rufodorsata</i> Sekera	$\frac{6}{5}$	—	—	—	$\frac{6}{79}$	—	—
Opistominae							
<i>Opisthomum pallidum</i> O. Schmidt	—	$\frac{4}{2}$	—	—	—	—	—
<i>O. arsenii</i> Nasonov	$\frac{3}{1}$	—	—	$\frac{6}{125}$	—	—	—
<i>O. immigrans</i> Ax	—	$\frac{4}{2}$	—	—	—	—	—
<i>O. fuscum</i> Weise	—	$\frac{*}{*}$	—	—	$\frac{6}{39}$	—	—

Примечание. Над чертой — встречаемость, %, под чертой — численность, экз./м² в прудах Барском, № 1, 2 и экз./м³ в остальных водоемах. Звездочкой обозначены виды, найденные в 1981 г.

Фауна ресничных червей водохранилищ более разнообразна, чем таковая мелких водоемов, что связано с большим разнообразием биотопов в водохранилищах. В Ивановском водохранилище зарегистрировано 47 видов червей, в Рыбинском — 41, в то время как в прудах и обвалованном мелководье их значительно меньше (10—23).

В Рыбинском водохранилище обнаружены четкие сезонные различия в составе и численности турбеллярий. В мае видовой состав червей богат и разнообразен — 19 видов. Наиболее многочисленны *Castrada armata*, *Strongylostoma elongatum*, *Mesostoma ehrenbergii*, *Bothromesostoma essenii*, *Phaenocora unipunctata*. Доля 2 последних видов в общей численности червей превышала 50 %. Виды *Microdalyellia fusca*, *Gieysztorina cuspidata*, *Opisthomum pallidum*, *O. immigrans* зарегистрированы только в весеннее время.

Весной наиболее разнообразна фауна ресничных червей в защищенном мелководье и на заиленном побережье Моложского плёса (ст. 3, 5, 6) (рис. 1). Здесь при средней температуре воды 14.9 °С зарегистрировано 8—9 видов. Большинство из них относится к сем. Typhloplanidae. Самый распространенный из них *Bothromesostoma essenii* (встречаемость 58 %). Наибольшая численность червей наблюдалась на этих же станциях и была равна соответственно 2, 4.4, 3.7 тыс. экз./м³ (рис. 1).

В это же время на участке открытого побережья Шекснинского плёса (в районах г. Череповец, с. Мякса, г. Пошехонье-Володарск) зарегистрированы ресничные черви: 2 вида рода *Opisthomum* и 2 вида рода *Microdalyellia*. Численность турбеллярий в этом районе (ст. 9, 10, 11) была ниже (соответственно 0.02, 0.12, 0.16 тыс. экз./м³), чем на участках Моложского плёса (рис. 1).

Летом при прогреве воды до 22 °С и интенсивном росте макрофитов в водохранилище обнаружены 24 вида. В этот период появляются фитофильные виды родов *Castrada* и *Mesostoma*. Наиболее часто (30—90 %) встречаются *M. lingua*, *M. ehrenbergii*, *Bothromesostoma essenii*, *Microstomum lineare*, *Castrella truncata*, *Castrada hofmanni*. Доминируют *Microstomum lineare*, *Castrada hofmanni* и *Mesostoma lingua*, численность их составляет соответственно 0.3, 0.4, 0.1 тыс. экз./м³. На станциях с заиленным песком и богатых зарослями высшей водной и наземной растительности в районах г. Весегонска и устья р. Суды (ст. 6, 8) зарегистрировано до 15 видов турбеллярий. Наибольшая плотность турбеллярий отмечалась в устьевых участках рек или защищенных от волнобоя заливах (ст. 6, 7, 12, 13), численность их была равна соответственно 0.9, 2.4, 1.2, 2 тыс. экз./м³ (рис. 1). Наиболее бедными были участки восточного песчано-каменистого побережья водохранилища с редкими зарослями макрофитов. На некоторых участках (ст. 9, 10, 11) турбеллярии вообще не были встречены. В июле при общем качественном разнообразии повышения средней численности червей не наблюдалось (1 тыс. экз./м³).

Осенью количество видов и численность ресничных червей резко снизились. В октябре выявлено 6 видов турбеллярий. В ре-

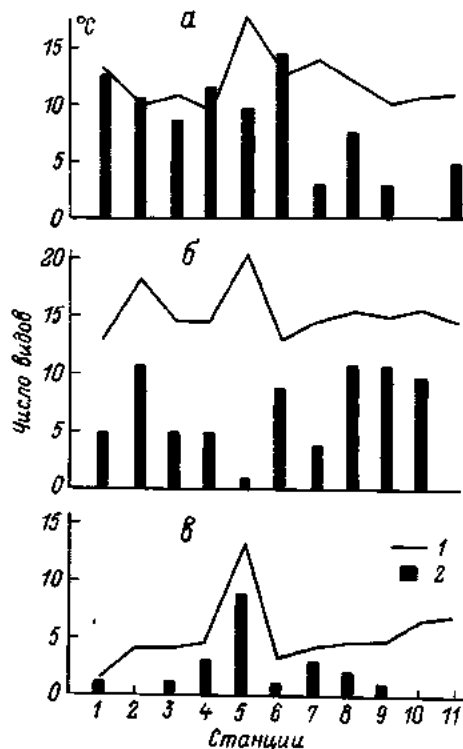


Рис. 3. Видовое разнообразие турбеллярий в Ивановском водохранилище в зависимости от температуры воды.

а — весна; б — лето; г — осень. 1 — температура; 2 — число видов.

зультате снижения уровня воды, понижения температуры до 5—6 °С и отмирания гидрофитов произошло обеднение фауны турбеллярий в основном за счет выпадения из ее состава теплолюбивых фитофильных видов. В состав осенней фауны входили *Otomesostoma auditivum*, *Tetracelis marmorosa*, развитие которых, по-видимому, приурочено к низким температурам, а также эвритермный *Gyratrix hermaphroditus*, встречающийся в течение всего исследуемого сезона. Турбеллярий не было в открытом прибрежье Шекснинского плёса. Только на ст. 3, 4, 7 Моложского плёса обнаружено по 2—4 вида со средней численностью для данного времени года 60 экз./м³ (рис. 1).

В Ивановском водохранилище, богатом многочисленными защищенными от ветровых течений заливами с меньшими колебаниями уровня воды, видовой состав ресничных червей богаче, чем в других водоемах.

В е с н о й в прибрежной зоне при прогреве воды до 15 °С фауна турбеллярий была разнообразна (33 вида). Обычными и многочис-

ленными в этот период были *Bothromesostoma essenii*, *Mesostoma lingua*, *Gyratrix hermaphroditus*, встречаемость которых составила соответственно 81, 63, 75 % и численность 0.36, 0.37, 0.35 тыс. экз./м³. Обычным, но малочисленным был *Macrostomum distinguendum*.

Богатая фауна отмечалась на защищенных мелководьях Иваньковского плёса (ст. 1—6) (рис. 3, а). Наибольшее число видов (15) и высокая плотность популяции червей (4.58 тыс. экз./м³) зарегистрированы в Корчевском заливе (ст. 6) (рис. 2; 3, а). В этом же районе найдены редкие для данного водоема виды: *Microdalyellia picta*, *M. rossi*, *Castrella truncata*, *Phaenocora typhlops*, а также не отмеченная ранее *Gieysztoria infundibuliformis*.

Бедна фауна турбеллярий в районе с. Безбородово (ст. 9 — 3 вида) и в проточном Волжском плёсе (рис. 3, а). В районе оз. Видогощь (ст. 10) турбеллярии вообще не были обнаружены, в районе с. Городня (ст. 11) найдено 5 видов червей с численностью 0.34 тыс. экз./м³. Средняя плотность популяции в весенний период составила 1.42 тыс. экз./м³.

Летом в водохранилище зарегистрировано 29 видов. В это время наиболее распространены *Microstomum lineare*, *Macrostomum rostratum*, *Gyratrix hermaphroditus*, встречаемость их равна соответственно 90, 50, 50 %. Максимальное число видов (10—11) найдено на ст. 2, 8, 9, 10; 9 видов турбеллярий обнаружены на ст. 6 (рис. 3, б). Максимальная численность (6.46 тыс. экз./м³) отмечена на ст. 9 за счет массового развития *Microstomum lineare*. Большая плотность червей отмечена также на ст. 2, 5, 10 — 1.96, 1.74, 1 тыс. экз./м³ соответственно (рис. 2). Средняя плотность популяции червей летом составила 1.43 тыс. экз./м³ и по сравнению с таковой в весенний период почти не изменялась.

В Иваньковском водохранилище отмечено влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на фауну турбеллярий. В летний период, когда температура воды в зоне сброса на 6—7 °С превышает естественный прогрев, происходит угнетение фауны в данном районе. Так, летом в Мошковичском заливе в массе (1.74 тыс. экз./м³) развивался единственный теплолюбивый вид *Macrostomum tuba* (рис. 2; 3, б).

Осенью же, когда в водохранилище температура воды снижалась, подогретые воды ГРЭС способствовали развитию турбеллярий в заливе и количество живущих здесь видов было значительно больше (9), чем в открытой части водохранилища (3) (рис. 3, в). Плотность популяции червей была также относительно высокой (0.74 тыс. экз./м³) по сравнению с таковой вне зоны прогрева. В это время в заливе сохранялись летние формы: *Mesostoma lingua*, *Bothromesostoma essenii*, виды рода *Phaenocora*. В районах, не подверженных влиянию теплых вод, выявлены 1—4 вида: *Microstomum lineare*, *Tetracelis marmorosa*, *Stenostomum leucops* и *Prorhynchus stagnalis*. Последний, холодолюбивый, встречался только при низких температурах воды в весенний и осенний пе-

риоды. Средняя численность червей по станциям в октябре значительно снизилась и составила 100 экз./м³.

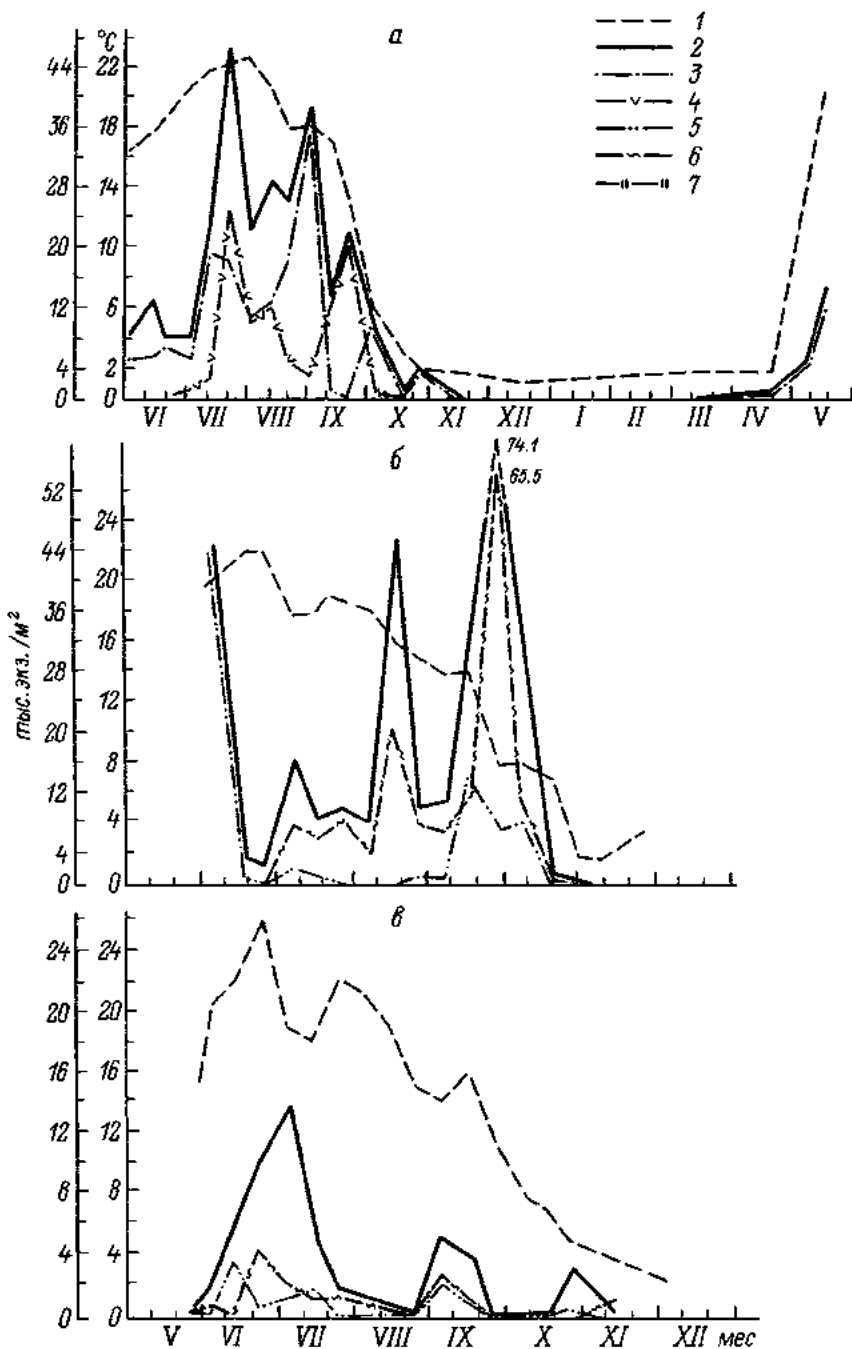
В Барском пруду зарегистрировано 10 видов червей. Наиболее обычны *Gyratrix hermaphroditus*, *Microstomum lineare*, *Microdalyelia brevimana* (см. таблицу).

Летом (июнь 1976 г.) численность турбеллярий составила 12,7 тыс. экз./м². Во второй половине июля наблюдалось их общее максимальное значение (46,7 тыс. экз./м²) (рис. 4, а). Такое возрастание плотности червей было обусловлено увеличением численности *Gyratrix hermaphroditus* (19,4 тыс. экз./м²) и *Microstomum lineare* (24,2 тыс. экз./м²). В течение августа количество ресничных червей снизилось наполовину, а в конце месяца наблюдался второй его пик (38,7 тыс. экз./м²), основу которого (до 35 тыс. экз./м²) составлял *Gyratrix hermaphroditus*. Температура воды в это время оставалась еще высокой.

Осенью, во второй половине сентября, с понижением температуры наблюдался небольшой пик возрастания плотности популяции в основном за счет *Microstomum lineare* (до 20,7 тыс. экз./м²). Однако в начале октября численность особей этого вида резко сократилась, а к середине месяца он исчез. В начале октября плотность *Gyratrix hermaphroditus* после резкого снижения ее во второй половине сентября возросла. В октябре этот вид был единственным в пруду. Затем исчез. Снова появился он в водоеме в конце апреля следующего года при температуре воды 3—4 °С и до середины мая был единственным представителем фауны ресничных червей. Затем, к середине мая, когда вода прогрелась до 20—21 °С, численность турбеллярий возросла до 15 тыс. экз./м², в основном за счет увеличения числа особей *G. hermaphroditus* (12 тыс. экз./м²). Средняя плотность популяции в данном пруду составила 15,1 тыс. экз./м².

В пруду № 1 доминировали *Stenostomum leucops*, *Castrella truncata*, *Bothromesostoma essenii* (см. таблицу).

Наблюдались 4 пика численности турбеллярий. Первый — в начале июня (рис. 4, б) при температуре 23 °С — был обусловлен *Castrella truncata* (40,1 тыс. экз./м²). Второй, менее высокий пик (17,0 тыс. экз./м²), приходился на начало июля. В это время численность *C. truncata* снизилась и возросла роль *Stenostomum leucops*, который доминировал фактически до октября. Третье увеличение количества особей отмечалось в середине августа (46,4 тыс. экз./м² при температуре 15—17 °С). Осенью, в конце сентября—начале октября, численность ресничных червей (преимущественно *S. leucops*) достигла 74,1 тыс. экз./м², хотя вода в пруду охладилась до 8 °С. В это же время вновь возросла роль не встречавшейся в августе *Castrella truncata*. С дальнейшим понижением температуры резко упала и численность турбеллярий, а к началу ноября ресничные черви полностью выпали из состава фауны водоема. Средняя плотность популяции турбеллярий за исследуемый период равнялась 18,6 тыс. экз./м².



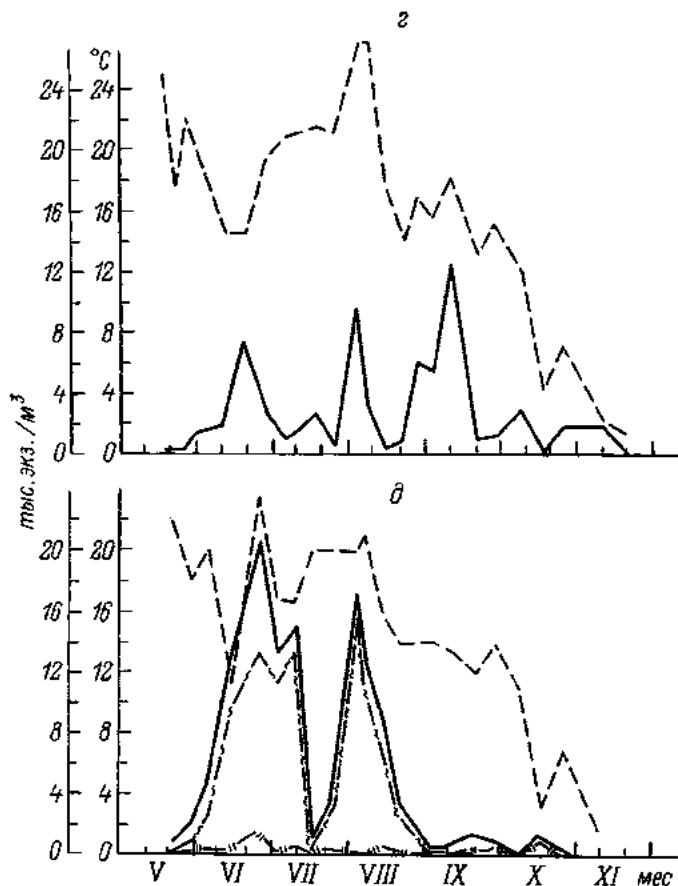


Рис. 4. Динамика численности турбеллярий в прудах Барском, № 1, 2, во временном водоеме, на обвалованном мелководье.

1 — температура; 2 — общая численность; 3 — *Gyratrix hermaphroditus*; 4 — *Microstomum lineare*; 5 — *Castrella truncata*; 6 — *Stenostomum leucops*; 7 — *Castrada hofmanni*.

Пруд № 2 характеризуется бедной фауной турбеллярий. Наиболее обычны *Stenostomum leucops* и *Castrella truncata* (см. таблицу). Общая численность червей возрастала 3 раза. Максимум ее (14 тыс. экз./м²) отмечался в конце июня—начале июля при температуре воды 25—26 °C (рис. 4, б). Доминирующими по числу особей, так же как и в пруду № 1, были *Stenostomum leucops* и *Castrella truncata*. Однако в отдельные сроки преобладали другие виды: в конце июня — *Typhloplana viridata*, в начале июля — *Stenostomum grabbskogense*. К концу августа численность ресничных червей снизилась, *Castrella truncata* встречался спорадически. Стал малочисленным и другой доминирующий вид — *Stenostomum leucops*. Два других незначительных повышения плотности червей

(до 5 и 2.7 тыс. экз./м²) отмечены в первой половине сентября и в конце октября (рис. 4, в). Средняя численность турбеллярий за исследуемый период составила 3 тыс. экз./м².

Во временном водоеме наиболее обычны *S. leucops*, *Bothromesostoma essenii*, *Gieysztoria cuspidata*, *Strongylostoma radiatum* (см. таблицу). В конце апреля—начале мая при низком уровне воды и температуре 18–24 °С видовой состав был ограничен 4 видами: *Bothromesostoma essenii*, *Mesostoma lingua*, *Gieysztoria cuspidata*, *Phaenocora unipunctata*.

В течение периода наблюдений отмечалось 3 больших и 2 незначительных пика численности червей (рис. 4, г). Наибольшая плотность и максимальное число видов (10–12) наблюдались в теплое время, когда температура воды не опускалась ниже 15 °С. Первое увеличение численности (7.5 тыс. экз./м³) зарегистрировано во второй половине июня. Основную долю его составили *Gieysztoria cuspidata*, *Phynchomesostoma rostratum*, *Microdalyellia armigera*.

В начале июля плотность популяции снизилась, небольшое повышение ее произошло в середине месяца за счет возрастания численности *Bothromesostoma essenii*. Второй пик (9.7 тыс. экз./м³) наблюдался в начале августа в период максимальных температур (27 °С). В это время более половины особей приходилось на представителей *Gieysztoria cuspidata*. Максимальная численность червей (12.6 тыс. экз./м³) отмечалась в первой половине сентября за счет *Castrada hofmanni* и *C. intermedia* (до 10.2 тыс. экз./м³). С октября и до середины ноября плотность популяции червей находилась в пределах 1.5–2 тыс. экз./м³. Поддерживалась она за счет особей еще оставшихся видов — *Microstomum lineare*, *Stenostomum leucops*, *Gyratrix hermaphroditus*. Со второй половины ноября, когда температура воды опускалась ниже 2 °С, турбеллярии из водоема исчезали.

Для обвалованного мелководья обычны *Stenostomum leucops*, *Castrada hofmanni*, *Castrella truncata*, *Gieysztoria expedita* (см. таблицу). Единично встречались *Macrostomum obtusum*, *Olisthanella obtusa*, *Phaenocora unipunctata*.

За исследованный период наблюдалось 2 пика численности турбеллярий (рис. 4, д). Первый пик (20.7 тыс. экз./м³) отмечался со второй декады июня до начала июля при 20–23 °С, второй — в первых числах августа и достигал 17.1 тыс. экз./м³. В остальное время плотность ресничных червей оставалась невысокой, и со второй половины октября они исчезали из водоема. Основная доля приходилась на доминирующий вид *Castrada hofmanni*, колебания численности которого повторяли кривую общей плотности популяции турбеллярий. Максимальная плотность этого вида (16.2 тыс. экз./м³) отмечена 3 августа при температуре воды 18–20 °С. Со второй половины сентября вид из водоема исчез. На протяжении всего периода исследования в обвалованном мелководье присутствовал *Stenostomum leucops*, но плотность его оставалась невысокой. Максимальная численность этого вида отмечена в конце июня (1.6 тыс. экз./м³). Средняя плотность ресничных червей за исследованный период составляет 5.7 тыс. экз./м³.

Таким образом, водохранилища в отличие от мелких водоемов характеризуются более разнообразным видовым составом и более низкой плотностью червей. Следует отметить, что на некоторых биотопах водохранилищ плотность ресничных червей бывает соизмеримой с таковой в прудах. Как в водохранилищах, так и в мелких водоемах наибольшее число видов и высокая численность червей наблюдаются в весенне-летний период. Динамика их численности зависит главным образом от колебания плотности отдельных видов доминантов.

Среди турбеллярий имеются как эвритермные (*S. leucops*, *Microstomum lineare*, *Gyratrix hermaphroditus*, *Castrella truncata*, *Castrada hofmanni*), так и стенотермные виды. Большинство стенотермных видов термофильны: *Macrostomum tuba*, *Microdalyellia nanella*, *M. fairchildi*, *M. fusca*, *M. microphthalmia*, *Mesostoma punctatum*, *Bothromesostoma personatum*, *Castrada lanceola*, а виды *Pro-rhynchus stagnalis* и *Tetracelis marmorosa* предпочитали низкие температуры. Все фитофильные турбеллярии, многие виды родов *Mesostoma*, *Bothromesostoma*, *Dalyellia*, *Microdalyellia*, *Castrada*, *Strongylostoma*, *Rhynchomesostoma* теплолюбивы.

Литература

1. *Иваньковское водохранилище и его жизнь*. Л., 1978.
2. Кордэ Н. В. О зависимости между микробентосом и потамопланктоном // Тр. биол. ст. Борок. М.: Л., 1950. Т. 1.
3. *Рыбинское водохранилище*. Л., 1972.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПРЕСНОВОДНЫХ НЕМАТОД

Нематоды морфологически изменчивы. Изучение свободноживущих почвенных и водных червей показало, что особи одного вида из разных популяций по ряду признаков могут сильно различаться между собой [2, 3, 5]. Установлено [5—7], что общепринятые для описания нематод индексы де Мана («a» — отношение длины тела к его ширине, «b» — отношение длины тела к длине пищевода, «c» — отношение длины тела к длине хвоста, «V» — отношение участка тела от переднего конца тела до полового отверстия самки к общей длине тела, выраженное в процентах) из-за их сильной вариабельности мало приемлемы в качестве диагностических признаков. Наиболее стабильным является положение полового отверстия самки относительно тела, сравнительно мало колеблется абсолютная и относительная длина пищевода. Длина хвоста как абсолютная, так и относительная наиболее изменчива. При культивировании почвенных форм нематод на разных ксенических средах выявлено, что размеры органов червей, особенно длина хвоста, существенно зависят от условий среды [4, 7].

Целью наших исследований было изучение морфологической изменчивости свободноживущих пресноводных нематод. В качестве объектов выбраны 3 наиболее распространенных и обычных в пресных водах вида — *Eumonhystera filiformis* (Bastian, 1865) из отряда Monhysterida и сем. Monhysteridae; *Monhystera puldicola* de Man, 1881 из этих же отряда и семейства; *Tobrilus helveticus* (Hofmaenner, 1914) из отряда Enoplida и сем. Tobrilidae.

Выборки червей для измерения брали в августе 1984—1986 гг. из р. Ильдь, пруда и искусственного канала на постоянных станциях (площадь 1 м²), расположенных около берега на глубине 0.5 м. В р. Ильдь, малом притоке Рыбинского водохранилища, материал собирали в среднем течении, в 7 км от пос. Борок, грунт — заиленный песок. Пруд расположен в с. Григорово (1 км от пос. Борок), акватория около 600 м², средняя глубина 1.5 м, грунт — грубый детрит растительного происхождения (дю). Канал находится в районе пос. Борок, грунт — слегка заиленный песок. Пробы брали сачком, спшитым из газа № 43, фиксировали 4 %-ным

Соотношение доминирующих видов нематод, %

Вид	Р. Ильдъ			Пруд			Канал		
	1984 г.	1985 г.	1986 г.	1984 г.	1985 г.	1986 г.	1984 г.	1985 г.	1986 г.
<i>Tobrilus helveticus</i> (Hofmaenner)	12.2	11.1	33.0	45.1	30.3	1.5	25.5	14.1	3.1
<i>Brevitobrilus stefanskii</i> (Micoletzky)	8.3	8.1	8.6	4.9	1.5	33.8	1.0	6.1	25.0
<i>Semitobrilus longicaudatus</i> (Hofmaenner)	1.4	—	2.6	—	5.9	37.4	—	—	9.0
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	12.3	7.4	16.6	11.1	6.3	4.7	1.5	31.3	26.8
<i>Monhystera paludicola</i> de Man	22.1	11.8	17.6	3.1	6.7	1.5	4.5	2.5	1.3
<i>Eumonhystera filiformis</i> (Bastian)	6.0	13.2	1.1	9.3	2.8	5.1	18.6	1.0	—
<i>Plectus cirratus</i> Bastian	17.2	2.0	2.7	10.0	10.1	4.0	4.1	2.1	1.9

формалином. Нематод выбирали из грунта под бинокулярном МБС-9; монтировали временные глицериновые препараты, подкрашенные метиленовой синькой. Промеры червей проводили под микроскопом МБИ-15.

Так как видовой состав нематод в обследованных водоемах в течение 3 лет менялся (табл. 1), то не всегда удавалось набрать необходимое для анализа число особей каждого вида (30 экз.). Иногда приходилось довольствоваться меньшим количеством червей (4—14 экз.).

Промеряли только половозрелых самок. Измеряли общую длину тела (L) и отдельные его участки: длину пищевода (Ph), расстояние от конца пищевода до полового отверстия ($Ph-V$), расстояние от полового до анального отверстия ($V-A$), длину хвоста (C). Данные обработаны математически. При сравнении морфологической изменчивости червей из разных популяций по совокупности пластических признаков применен один из методов многомерного анализа — кластерный, основанный на дивергенции Кульбака и позволяющий учитывать различия не только средних значений признаков, но и их дисперсии [1]. Достоверность морфологических различий между выделенными группами определяли по критерию Хоттелинга (Т-критерий). Все расчеты выполнены на ЭВМ «Минск-22».

Eumonhystera filiformis. Наиболее стабильный признак тела у особей из всех популяций — длина хвоста (табл. 2). Наиболее вариабельны 2 средних отдела, связанных с половым отверстием. Это можно объяснить тем, что в этих участках расположена половая система и ее рост и развитие в какой-то степени влияют на размеры участков (их длину и ширину).

Связь между размерами тела нематод и плотностью популяций червей в водоеме не прослежена. Так, в 1984 г. в канале отмечена наиболее многочисленная популяция червей (табл. 1). Естественно предположить, что это связано с благоприятными условиями,

Морфологическая характеристика нематод из разных водоемов

Водоем	<i>Eumonhystera filiformis</i>				
	<i>L</i>	<i>Ph</i>	<i>Ph-V</i>	<i>V-A</i>	<i>C</i>
1984 г.					
Р. Ильдъ ($n=5, 30, 14$)	593.7 ± 26.5	107.8 ± 4.2	273.0 ± 16.2	87.1 ± 4.0	125.8 ± 3.6
	10.0	8.7	13.3	10.3	6.4
Пруд ($n=24, 6, 30$)	595.6 ± 14.6	101.1 ± 2.9	270.0 ± 8.1	92.1 ± 3.1	131.8 ± 3.2
	11.2	13.3	13.8	15.3	11.2
Канал ($n=30, 30, 30$)	617.3 ± 10.7	114.7 ± 1.8	277.0 ± 5.8	94.2 ± 2.0	131.4 ± 2.5
	9.5	8.6	11.6	11.7	10.5
1985 г.					
Р. Ильдъ ($n=25, 22, 13$)	611.9 ± 8.0	106.8 ± 1.7	288.2 ± 4.4	94.1 ± 1.5	122.8 ± 1.7
	6.5	7.9	7.7	8.0	6.8
Пруд ($n=6, 10, 26$)	643.1 ± 36.2	106.4 ± 6.3	292.8 ± 18.5	99.0 ± 6.4	144.9 ± 6.9
	13.8	14.4	15.4	15.8	11.7
Канал ($n=0, 4, 25$)	—	—	—	—	—
1986 г.					
Р. Ильдъ ($n=14, 26, 30$)	645.0 ± 11.3	118.0 ± 2.4	299.2 ± 6.6	100.0 ± 2.2	128.3 ± 1.9
	6.5	7.5	8.1	8.1	5.6
Пруд ($n=16, 7, 5$)	620.1 ± 17.4	110.3 ± 3.3	289.0 ± 10.9	95.1 ± 2.6	126.0 ± 3.4
	11.3	11.9	15.1	10.7	10.8
Канал ($n=0, 0, 6$)	—	—	—	—	—

Таблица 2 (продолжение)

Водоем	<i>Monhystera paludicola</i>				
	<i>L</i>	<i>Ph</i>	<i>Ph-V</i>	<i>V-A</i>	<i>C</i>
1984 г.					
Р. Ильдъ ($n=5, 30, 14$)	905.0 ± 9.7	155.7 ± 1.4	384.5 ± 5.6	189.4 ± 2.8	175.2 ± 2.0
	5.8	5.0	8.0	8.1	6.3
Пруд ($n=24, 6, 30$)	1043.0 ± 31.0	159.3 ± 6.4	472.1 ± 10.2	208.1 ± 9.7	203.5 ± 10.1
	7.5	9.8	5.3	11.4	12.2
Канал ($n=30, 30, 30$)	1026.1 ± 9.7	169.7 ± 1.3	446.4 ± 5.4	221.9 ± 3.4	188.2 ± 2.3
	5.1	4.4	6.6	8.4	6.8
1985 г.					
Р. Ильдъ ($n=25, 22, 13$)	929.4 ± 14.6	153.9 ± 2.5	419.3 ± 9.6	191.6 ± 4.0	164.6 ± 3.4
	7.4	7.7	10.7	9.8	9.6
Пруд ($n=6, 10, 26$)	966.9 ± 19.1	157.2 ± 4.0	408.3 ± 9.9	204.4 ± 6.5	197.0 ± 3.3
	6.3	8.0	7.7	10.0	5.4
Канал ($n=0, 4, 25$)	871.5 ± 11.2	143.2 ± 3.3	375.7 ± 12.5	204.8 ± 7.5	147.8 ± 8.1
	2.6	4.5	6.7	7.3	11.0
1986 г.					
Р. Ильдъ ($n=14, 26, 30$)	947.1 ± 10.1	157.3 ± 1.5	424.0 ± 5.4	190.1 ± 4.3	176.0 ± 1.8
	5.4	4.8	6.5	11.6	5.3
Пруд ($n=16, 7, 5$)	956.0 ± 16.6	154.2 ± 3.4	432.1 ± 13.3	190.0 ± 7.3	181.0 ± 3.4
	4.6	6.9	8.2	10.1	5.0
Канал ($n=0, 0, 6$)	—	—	—	—	—

Таблица 2 (продолжение)

Водоем	<i>Tobrilus helveticus</i>				
	<i>L</i>	<i>Ph</i>	<i>Ph-V</i>	<i>V-A</i>	<i>C</i>
1984 г.					
Р. Ильдъ (<i>n</i> =5, 30, 14)	1361.0±31.0 8.5	289.2±5.4 6.9	334.7±8.5 9.4	533.5±16.0 11.2	203.5±3.7 7.0
Пруд (<i>n</i> =21, 6, 30)	1356.1±26.0 10.6	266.5±4.5 9.3	325.3±8.0 13.5	557.4±13.8 13.5	207.1±3.4 9.2
Канал (<i>n</i> =30, 30, 30)	1468.0±30.2 11.1	290.7±3.9 7.2	370.4±8.6 12.6	600.0±13.3 12.1	207.1±4.1 10.6
1985 г.					
Р. Ильдъ (<i>n</i> =25, 22, 13)	1487.0±53.0 13.0	293.2±5.9 8.3	379.5±15.6 14.9	600.0±26.8 16.1	214.3±5.9 10.1
Пруд (<i>n</i> =6, 10, 26)	1442.0±16.2 5.8	277.5±3.5 6.5	337.9±6.4 9.6	598.2±9.2 7.9	228.1±4.5 10.0
Канал (<i>n</i> =0, 4, 25)	1288.1±17.1 6.8	257.5±3.6 7.0	324.1±9.8 15.0	501.7±9.5 9.5	205.3±3.1 7.6
1986 г.					
Р. Ильдъ (<i>n</i> =14, 26, 30)	1369.0±16.8 6.6	268.1±3.2 6.6	340.0±6.5 10.4	564.2±8.6 8.3	196.0±2.2 6.2
Пруд (<i>n</i> =16, 7, 5)	1435.1±56.7 8.9	276.0±6.3 5.1	377.2±23.4 13.9	572.0±27.9 10.9	209.3±6.0 6.4
Канал (<i>n</i> =0, 0, 6)	1407.2±41.6 7.3	271.0±7.6 6.9	368.0±11.5 7.7	556.2±27.6 12.2	211.0±9.5 11.0

Примечание. Над чертой — средняя арифметическая и ее ошибка, под чертой — коэффициент вариации, %, *n* — количество промеренных особей *Emonhystra filiformis* (первая цифра), *Monhystra paludicola* (вторая цифра), *Tobrilus helveticus* (третья цифра)

сложившимися в данном водоеме, а раз так, то и отдельные особи должны быть крупными, как это наблюдается в эксперименте [4]. Но особи были среднего размера (табл. 2). В 1986 г. плотность речной популяции была самой низкой, а черви наиболее крупными.

Размеры пищевода и последующих 2 отделов тела (*Ph-V*, *V-A*) тесно связаны с общей длиной тела нематод (табл. 3). Как правило, длина хвоста не зависит от длины тела нематод. Если принять во внимание, что она является и наименее изменчивым отделом тела (табл. 2), то напрашивается вывод, что именно размеры хвоста наиболее верно отражают морфологическую изменчивость червей в популяции.

Отмечено постепенное, из года в год, увеличение общей длины тела нематод в речной популяции (рис. 1). Увеличение общего размера тела не связано с резким ростом какого-нибудь отдела тела, но идет за счет незначительного увеличения длины всех его отделов. Следует отметить, что особи из речной популяции имеют более длинный пищевод, чем особи из других водоемов. У особей прудовой популяции отмечено резкое увеличение общего размера тела

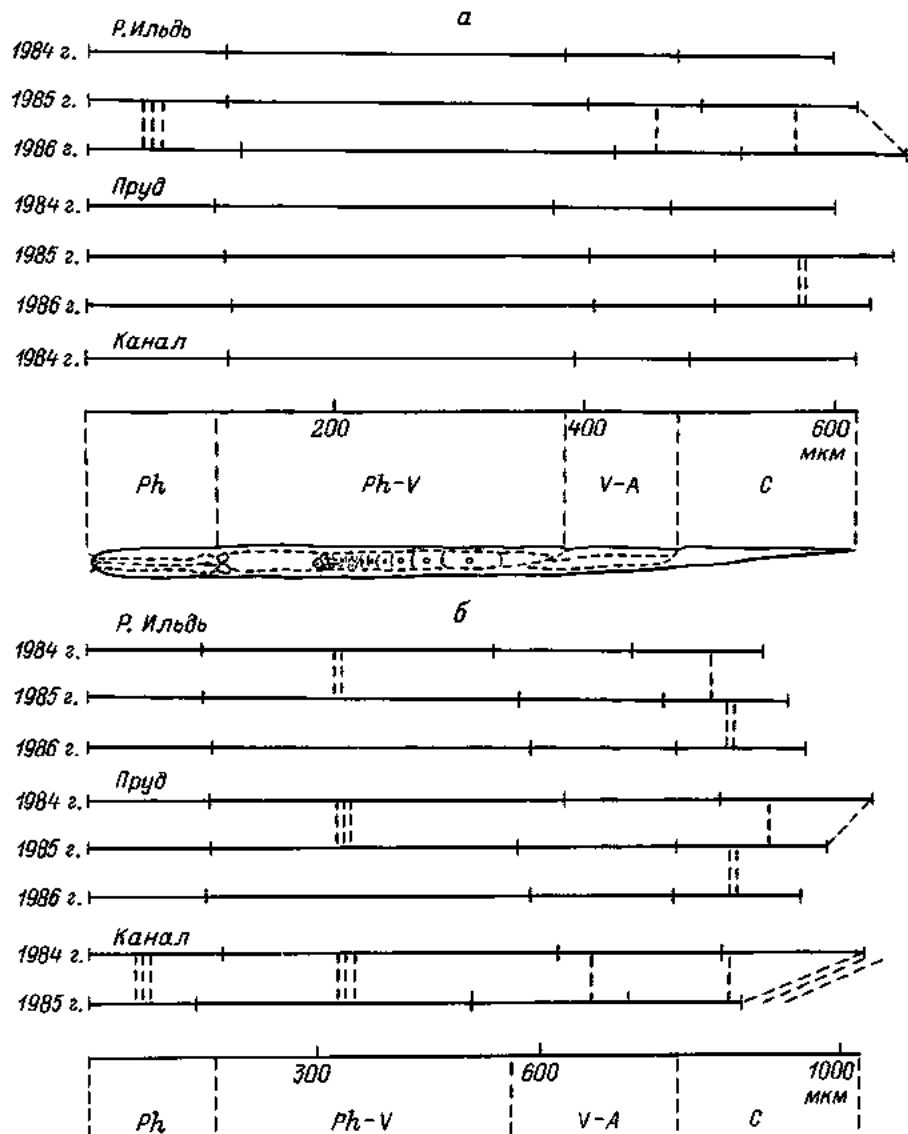


Рис. 1. Длина отделов тела *Eumonhystera filiformis* (а), *Monhystera paludicola* (б), *Tobrilus helveticus* (в) из разных водоемов в разные годы.

Ph — пищевод; Ph-V — расстояние от конца пищевода до полового отверстия; V-A — расстояние от полового отверстия до ануса; C — хвост. Одна пунктирная линия — различия достоверны при уровне значимости 0.95, две — при уровне значимости 0.99, три — при уровне значимости 0.999.

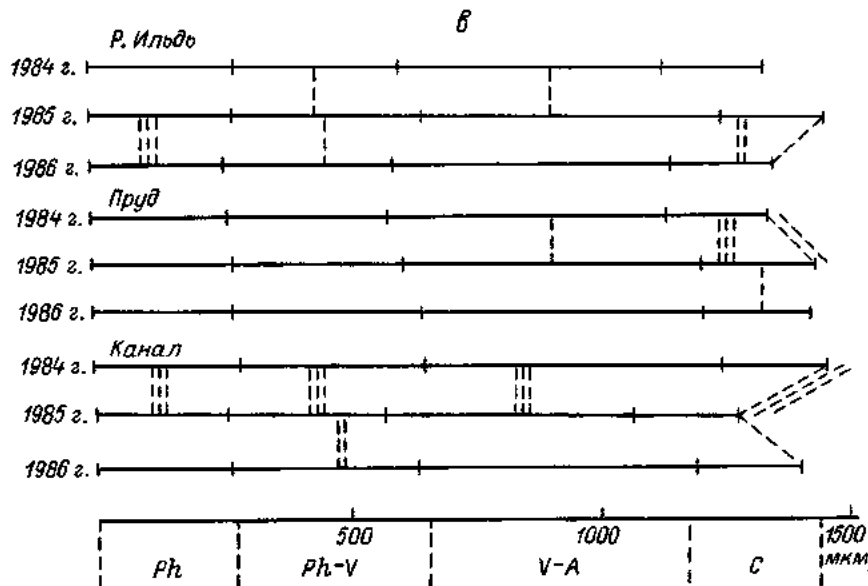


Рис. 1 (продолжение).

в 1985 г., в основном за счет удлинения хвоста. Уже в 1986 г. размеры червей уменьшились, и опять-таки за счет сокращения длины хвоста. Особи из канала по своим морфологическим признакам наиболее близки к прудовой популяции 1986 г. (рис. 1, а).

Речная популяция червей по 4 пластическим признакам резко обособлена от популяций червей из 2 других водоемов (см. рис. 2). Различия достоверны при уровне значимости 0.999. Популяции из пруда и канала морфологически сходны. Можно предположить, что близость данных водоемов способствует обмену генофондом этих популяций.

***Monhystera paludicola*.** У нематод данного вида наиболее вариабельны средние отделы тела ($Ph-V$, $V-A$), наиболее устойчивы общая длина тела, длина пищевода и хвоста (табл. 2).

Заметной связи между размерами тела нематод и плотностью популяции червей в водоемах не имеется (табл. 1, 2).

У нематод данного вида по сравнению с предыдущим видом наблюдается слабая связь между общей длиной тела и длиной отдельных его отделов. Более скоррелировано с длиной тела расстояние от конца пищевода до полового отверстия, менее — длина хвоста (табл. 3).

Особи в популяциях показывают большую морфологическую изменчивость. Нематоды из речной популяции мельче, чем черви из 2 других водоемов (рис. 1, б). Кроме того, в речной популяции ежегодно наблюдается укрупнение общего размера особей, в основном за счет увеличения второго отдела тела ($Ph-V$) и длины

Коэффициент корреляции между общей длиной тела нематод
и разными ее отделами

Водоем	Год	n	Ph	Ph-V	V-A	C
<i>Eumonhystera filiformis</i>						
Р. Ильдъ	1984	5	0.93 *	0.98 *	0.99 *	0.78 ****
	1985	25	0.73 *	0.97 *	0.81 *	0.75 *
	1986	14	0.80 *	0.98 *	0.80 *	0.64 **
Пруд	1984	21	0.69 *	0.91 *	0.85 *	0.79 *
	1985	6	0.94 *	0.99 *	0.97 *	0.83 ***
	1986	14	0.89 *	0.98 *	0.89 *	0.70 **
Канал	1984	30	0.81 *	0.93 *	0.84 *	0.83 *
<i>Monhystera paludicola</i>						
Р. Ильдъ	1984	30	0.70 *	0.92 *	0.69 *	0.76 *
	1985	22	0.85 *	0.88 *	0.39 ****	0.62 **
	1986	26	0.76 *	0.86 *	0.84 *	0.56 **
Пруд	1984	6	0.98 *	0.52 ****	0.52 ****	0.86 ***
	1985	10	0.67 ***	0.94 *	0.79 **	0.63 ***
	1986	7	0.23 ****	0.77 ***	0.40 ****	0.78 ***
Канал	1984	30	0.49 **	0.85 *	0.83 *	0.54 **
	1985	4	0.89 ****	0.67 ****	0.14 ****	0.15 ****
<i>Tobrilus helveticus</i>						
Р. Ильдъ	1984	14	0.92 *	0.92 *	0.97 *	0.64 ***
	1985	13	0.86 *	0.96 *	0.95 *	0.51 ****
	1986	30	0.68 *	0.86 *	0.88 *	0.40 ***
Пруд	1984	30	0.74 *	0.89 *	0.93 *	0.82 *
	1985	26	0.61 *	0.56 **	0.64 *	0.51 **
	1986	5	0.92 *	0.97 *	0.99 *	0.10 ****
Канал	1984	30	0.81 *	0.94 *	0.95 *	0.80 *
	1985	25	0.52 **	0.70 *	0.48 ***	0.57 **
	1986	6	0.68 ****	0.89 **	0.94 *	0.05 ****

* $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.05$; **** $P > 0.05$.

хвоста (рис. 1, б). В пруду и канале, наоборот, с годами особи в популяции мельчают, как правило за счет сокращения длины хвоста и отдела тела от конца пищевода до вульвы ($Ph-V$).

При сравнении изменчивости популяции нематод данного вида были использованы только крупные выборки ($n=22-30$). Речная популяция в этом случае оказалась резко обособлена от таковых из пруда и канала (рис. 2). Все 4 пластических признака внесли примерно одинаковую долю (19—39 %) в разделение популяций.

Tobrilus helveticus. Наименее подвержены колебаниям у нематод данного вида общая длина тела, длина пищевода и хвоста, наиболее изменчивы 2 средних отдела тела ($Ph-V$, $V-A$), связанные с половым отверстием (табл. 2).

Размеры особей в популяциях не зависят от плотности популяций червей в водоемах (табл. 1, 2).

У нематод данного вида первые 3 отдела тела (Ph , $Ph-V$, $V-A$) скоррелированы с его общей длиной (табл. 3). Размеры хвоста слабо зависят от общей длины тела.

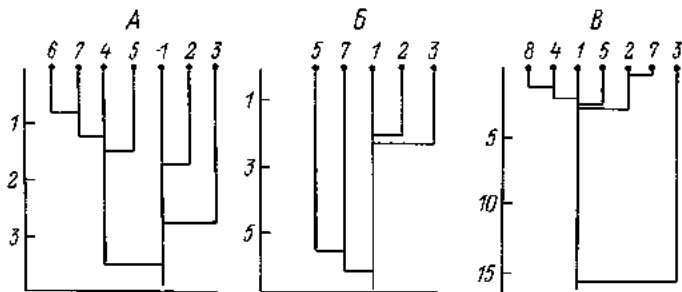


Рис. 2. Дендрограмма сходства популяции 3 видов нематод.

А — *Eumonhystera filiformis*; Б — *Monhystera paludicola*; В — *Tobrilus helveticus*. 1 — река, 1984 г.; 2 — река, 1985 г.; 3 — река, 1986 г.; 4 — пруд, 1984 г.; 5 — пруд, 1985 г.; 6 — пруд, 1986 г.; 7 — канал, 1984 г.; 8 — канал, 1985 г.

Нематоды во всех популяциях проявляют значительную морфологическую изменчивость, которая выражается как в изменении общего размера тела, так и длины отдельных его участков, причем достоверность этих различий часто высокая (уровень достоверности 0.99—0.999) (рис. 1, в).

Сравнение популяций данного вида по 4 пластическим признакам не дало ясной картины. Резко обособилась от остальных речная популяция 1986 г., причем наибольшую долю в ее отделение внесли 2 признака: длина хвоста — 34 %, длина пищевода — 29 % (рис. 2).

Итак, у обследованных видов нематод наиболее вариабельны средние отделы тела, связанные с половым отверстием ($Ph-V$, $V-A$); наиболее стабильна длина хвоста.

Размеры особей не зависят от плотности популяций в водоеме.

Размеры первых 3 отделов тела нематод (Ph , $Ph-V$, $V-A$) тесно связаны с общей длиной тела. Длина хвоста слабо скоррелирована с длиной тела.

Монхистериды (*Eumonhystera filiformis* и *Monhystera paludicola*) менее морфологически изменчивы, чем *Tobrilus helveticus*, что, вероятно, связано с более мелкими размерами первых.

Примененный метод многомерного анализа (дивергенции Кулбака) позволил по 4 меристическим признакам выделить речную популяцию *Eumonhystera filiformis* и *Monhystera paludicola*. Для *Tobrilus helveticus* данный метод не дал ясной картины сходства и различий между популяциями.

Литература

1. Андреев В. А. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
2. Гагарин В. Г. Виды рода *Monhystera* Bastian, 1985 пресных водоемов европейской части СССР // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987.

3. Чесунов А. В., Краснова Е. Д. К морфологии, изменчивости и синонимии свободноживущей нематоды *Chromadoropsis vivipara* (Chromadoria, Desmodorida, Spiriniidae) из Белого моря // Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 3.
4. Boström S., Gydemo R. Intraspecific variability in *Acrobeloides nanus* (de Man) Anderson (Nematoda, Cephaloidae) and a note on external morphology // Zool. scr. 1983. Vol. 12, N 4.
5. Geraert E. Morphometric relation in nematodes // Nematologica. 1968. Vol. 14, N 1.
6. Geraert E. Growth and form in nematodes: IV. Tail length and vulva position // Nematologica. 1979. Vol. 25, N 2.
7. Geraert E. Morphology and morphometry of *Mesodiplogaster pseudohetitieri* n. sp. (Nematoda: Rhabditida) // Nematologica. 1983. Vol. 29, N 3.

МОРФОЛОГИЯ И ПРИНЦИПИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СКЛЕРИТНОЙ СИСТЕМЫ МАСТАКСА КОЛОВРАТОК

Уникальность плана организации коловраток во многом обуславливается спецификой строения и функционирования их трофических систем. Наиболее характерные компоненты локомоторно-трофического комплекса ротаторий — челюстной и коловращательный аппараты — рассматриваются в качестве ключевых структур и в современной систематике этой группы, и в развивающихся в настоящее время представлениях об эколого-морфологическом характере эволюции коловраток [4—7, 9, 11, 14, 23].

Филогенетика и систематика ротаторий базируются в основном на особенностях строения специфических структур, среди которых исключительная роль принадлежит челюстному аппарату — мастаксу. Строение этого органа служит важнейшим, а подчас и единственным диагностическим признаком при определении большинства коловраток. Другой характерный для группы аппарат — коловращательный — имеет меньшее значение для систематики и используется лишь для выделения крупных таксонов, так как его морфологическое изучение возможно только на живом, а не на фиксированном или коллекционном материале, с которым на практике и приходится иметь дело специалистам [6]. Таким образом, знание особенностей морфологической организации челюстного аппарата чрезвычайно важно для построения естественной системы коловраток и выяснения их филогенетических связей с другими группами червей. Однако морфологическое изучение мастакса осложняется микроскопически малыми размерами его деталей, зачастую лежащих за пределами разрешения световой микроскопии, а также необычайной сложностью трехмерной организации совершенно прозрачных скелетных элементов [16].

Первые попытки использовать растровую электронную микроскопию для исследования тонкого строения мастаксов 2 видов коловраток были предприняты Келером и Хайсом [24, 25]. Впоследствии методы электронной микроскопии привлекались для исследования тонкого строения склеритов челюстного аппарата лишь нескольких видов рода *Asplanchna* [19, 29]. Принципиально новых результатов по сравнению с данными светооптических наблюдений эти исследования не дали. В то же время исключи-

тельная сложность препарирования мастаксов, применявшегося этими авторами, существенно ограничивала дальнейшее использование растровой микроскопии в данной области и служила источником ошибочных выводов [9, 10]. Разработка специальных методов мацерации мягких тканей и отмывки склеритов от реактивов на фильтре-подложке открыла широкие возможности для реализации преимуществ высокоразрешающей электронной оптики при морфологическом изучении внутренних скелетных элементов червей [8, 12]. Эти методы впервые позволили провести широкое сравнительное исследование тонкой организации скелетных элементов мастакса у представителей различных групп коловраток [3, 9, 10]. При растровомикроскопическом изучении скелетных комплексов челюстных аппаратов были обнаружены многие неизвестные прежде детали строения склеритов, проясняющие природу их образования и закономерности морфологических трансформаций скелетной системы в целом [9, 11]. Вскрытое структурное разнообразие скелетных аппаратов определяет необходимость его описания и терминологической унификации всей системы обозначений. Именно эти цели и ставятся в данной работе.

Приводимые в статье сведения о тонкой организации скелетного комплекса основаны на растровомикроскопическом изучении склеритов мастакса у 123 видов ротаторий, представляющих все известное для пресноводных коловраток разнообразие морфофункциональных типов их челюстных аппаратов.

СТРОЕНИЕ СКЛЕРИТНОЙ СИСТЕМЫ МАСТАКСА КОЛОВРАТОК ПО ДАННЫМ СВЕТОВОЙ МИКРОСКОПИИ

Более чем за вековую историю исследования челюстного аппарата ротаторий сложилась традиционная терминология в обозначении отдельных скелетных частей, которые нам представляется более правильным назвать склеритами, если конкретизация их принадлежности к какому-либо типу элементов не дается [9]. Названия отдельных склеритов мастакса, их частей и звеньев были введены в ротаториологию работами ряда авторов [13, 20, 21, 27]. В скелетных комплексах челюстных аппаратов обычно выделяются обязательные, постоянно присутствующие склериты, и дополнительные. Первые, к числу которых относятся парные ункусы, манубрии, рамусы и непарный фулькрум, могут включать в свой состав придаточные элементы, которые мы называем необязательными (рис. 1).

У н к у с ы (uncі, крючки) — плоские пластинки, куда входит различное число элементов, обычно именуемых зубами.¹ В ряде случаев ункусная пластинка может быть снабжена группой мелких преункусных зубчиков.

¹ Следуя точному переводу, ункусы правильнее называть крючками. Однако термин зуб для обозначения ункусного элемента уже прочно вошел в литературу по коловраткам, в связи с чем считаем возможным сохранить его в данной работе.

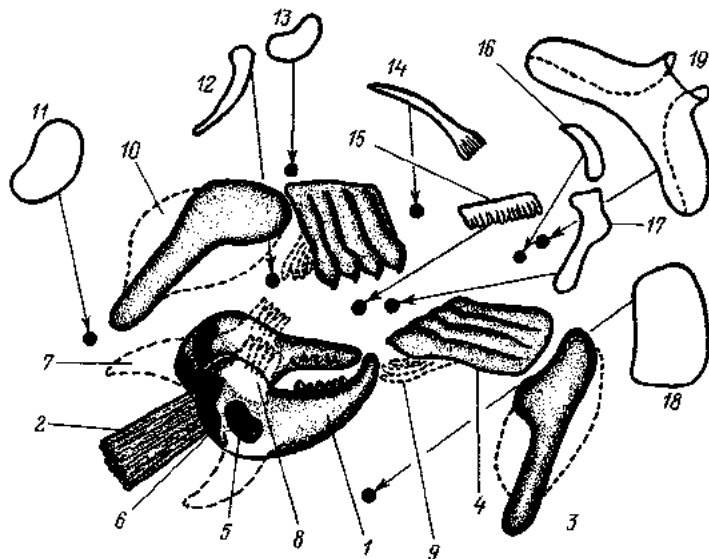


Рис. 1. Схема строения склеритной системы челюстного аппарата коловраток (по данным световой микроскопии).

1 - рамус; 2 - фулькрум; 3 - манубрий; 4 - ункус; 5 - дистальная ямка; 6 - проксимальная ямка; 7 - аляла; 8 - базальные апофизы; 9 - преункус; 10 - базальная пластинка; 11 - оральная пластинка; 12 - супраманубрий; 13 - интрамаллеусы; 14 - преураляльная палочка; 15 - субункус; 16 - псевдомаллеус; 17 - супраамус; 18 - гиофарингеальная пластинка; 19 - зифаринкс. Точки, вынесенные стрелками, — места локализации склеритов; штриховка — обязательные элементы; пунктир — необязательные элементы; сплошная контурная линия — дополнительные элементы.

М а н у б р и и (manubria, рукоятки) — пластинчатые или стержневидные склериты разнообразного строения, в которых принято различать расширенную базальную и суженную каудальную части. В качестве необязательных элементов манубрии могут иметь базальные пластинки, часто разделенные на камеры. Занимая в мاستаке латеральное положение, манубрии подвижно сочленяются с соответствующими унками и вместе с ними образуют пару двухсклеритных звеньев — молоточков (malleus). Относительно характера артикуляции склеритов в маллеусе единое мнение отсутствует. В своем виртуозном по тщательности и по гистологической технике исполнения исследовании анатомии *Epiphanes* Мартини [27] указывает, что элементы молоточков сочленяются при помощи сустава с соединительнотканным заполнением. Бошан [14] считает, что ункус и манубрий сочленяются посредством настоящего сустава. Келер и Хайс [24, 25] признают это мнение ошибочным и, основываясь на данных трансмиссионной электронной микроскопии, отмечают наличие эластичной лигаментной связи между склеритами. Последнее, впрочем, не снимает данного вопроса, так как изученные ими 2 вида, относящиеся к родам *Philodina* и *Asplanchna*, не имеют достаточно развитых маллеусов, а при-

водимые ими иллюстративные материалы в данном аспекте мало убедительны.

Рамусы (*rami*, ветви) — склериты пластинчатой, прутьевидной или пирамидообразной формы, различающиеся сложностью своей конфигурации и значительным разнообразием строения. В челюстном аппарате они занимают центральное положение и в ряде случаев оказываются самыми крупными склеритами мастакса. В рамусе Мартини [27] предлагает выделять пузырьковый отдел (*bulla*) и лопатку, или стволлик (*scapa*).

На обращенных друг к другу поверхностях склеритов некоторые авторы отмечают наличие скульптурированности или разного рода вооружения, обозначаемого как насечки, тонкая зубчатость, ворсистость. Единая терминология для описания внутрирамусных структур отсутствует. Мартини отмечает обширные полости и отверстия в пузырьковом отделе рамусов. Здесь часто имеются выросты — базальные апофизы и крылышки (*alulae*). Первые представляют собой широкие зубчатые пластинки, ориентированные обычно под прямым углом к поверхности основного склерита. Вторые имеют вид заостренных отростков рамуса, отходящих латерально от его нижней стороны. Рамусы, и особенно алюла, у ряда видов коловраток резко асимметричны. В случаях, когда отростки рамусов развиты слабо, как например у представителей рода *Asplanchna*, однозначно интерпретировать их как алюла или базальные апофизы не удается [17, 18].

Фулькрум (*fulcrum*, ножка) — непарный склерит, обычно пластинчатой или стержневидной формы, расположен в основании обоих рамусов. Для последних фулькрум служит единственной скелетной опорой. Основание фулькрума (*fundus*), связанное с рамусами, от остальной пластинки (*lamina*) отличается строением [27]. Рамусы, подвижно сочленяясь с фулькромом, образуют пинцетовидное звено — наковальню (*incus*). Таким образом, набор обязательных склеритов мастакса объединяется в 3 основных и относительно самостоятельных звена: центральное и 2 латеральных. Между собой эти звенья связываются парными лигамен-тами — *ligamentum incudiuncicum* и *ligamentum ramouuncicum* [27]. Указанные склериты и их звенья представлены в большинстве челюстных аппаратов, и их гомологичность, обычно не вызывающая сомнений, принимается большинством ротаториологов [5, 14, 22, 28]. У некоторых коловраток обязательные элементы челюстных аппаратов могут срастаться друг с другом в различных комбинациях [5, 14, 28].

Дополнительные склериты, развивающиеся, как принято считать, из дифференцированной кутикулы глотки, надежной гомологизации практически не поддаются. Именно они, в различных сочетаниях сопровождающие обязательные элементы, делают проблематичной любую попытку сравнительного анализа скелетных частей мастаксов. Действительно, возможность легкого продуцирования кутикулой глотки новых склеритов, не ограниченных ни в сложности своей конфигурации, ни в пространственной лока-

лизации, ставит под сомнение и возможность истинных гомологий обязательных склеритов.

По внешнему строению и местонахождению в челюстном аппарате среди дополнительных склеритов принято различать субункусы, интрамаллеусы, супрарамусы, супраманубрии, эпифаринкс, псевдомаллеусы, псевдоункусы, плеуральные палочки, оральные и гипофарингеальные пластинки.

Субункусы (subuncus) — парные, большей частью пластинчатые элементы, часто тонко скульптурированные, лежащие между ункусами и рамусами.

Интрамаллеусы (intramallei) — склериты разнообразной формы, располагающиеся между манубриями и ункусами.

Супраманубрии (supramanubria) — заостренные, обычно палочковидные склериты, топографически связанные с интрамаллеусами, вместе с которыми образуют дополнительное звено.

Супрарамусы (supragamus) — широкие парные пластинки, лежащие обычно над рамусами. Иногда образуют куполовидное объединение.

Эпифаринкс (epipharynx) — парные пластинчатые склериты, располагающиеся на своде глотки. Так же как и супрарамусы могут сливаться в конические или сводчатые структуры. В ряде челюстных аппаратов эпифарингеальные склериты представлены парами стержневидных образований, получивших название псевдоункусов и псевдомаллеусов [13, 21].

Оральные пластинки традиционно принято считать совместным производным кутикулы глотки и тела [5]. Они располагаются по обеим сторонам рта и передней части глотки. Срастаясь между собой и с другими частями аппарата, способны образовывать префарингеальные трубки.

Плеуральные палочки — парные, прямые или несколько изогнутые стержневидные склериты с пластинчатым односторонним расширением. В челюстном аппарате локализируются вблизи базальных отделов рамусов. Склонны к слиянию между собой с образованием кольцеобразных структур.

Особенности строения дополнительных склеритов и характер их наборов в мастаксах различных представителей коловраток хорошо известны и неоднократно обсуждались ранее [5, 26, 28, 30].

СТРОЕНИЕ СКЛЕРИТНОЙ СИСТЕМЫ МАСТАКСА ПО ДАННЫМ РАСТРОВОЙ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

Предшествующий анализ особенностей тонкой организации и функционирования челюстных аппаратов позволил вскрыть внутреннее аллометрические преобразования скелетного комплекса, его пространственную и морфофункциональную переориентацию, названную раматизацией [9, 11]. Понятно, что различное положение мастаксов в теле коловраток, несоответствие основных осей

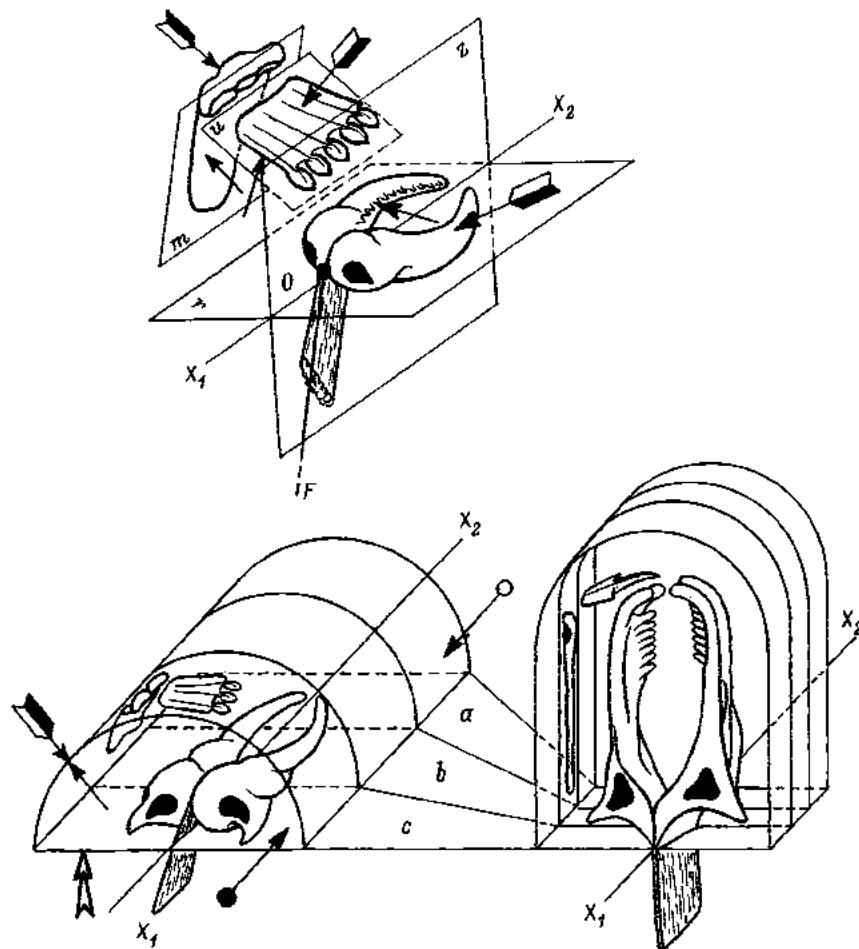


Рис. 2. Принимаемая в данной работе система координат и обозначений в мандаксе.

X_1X_2 — главная ось; O — центр мандакса; OF — фулькральная ось. Плоскости мандакса: z — зеркальная; r — главная; u — уникальная; m — манубриальная. Отделы вдоль главной оси: c — суббазальный, b — базальный; a — апикальный. Оперенные стрелки — экстернальные поверхности, неоперенные — интернальные. Двойная стрелка — инфлекционная поверхность. Стрелка с заштрихованной точкой — положение суббазальной поверхности, с незаштрихованной — апикальной.

в самом челюстном аппарате чрезвычайно осложняют сопоставление склеритных систем мандакса у представителей разных групп коловраток. Устранить эти затруднения удастся лишь введением однозначной координатной системы и некоторых дополнительных обозначений, представленных на рис. 2.

Условимся в качестве главной оси всего челюстного аппарата принимать ось, проходящую через фулькральное сочленение раму-сов и продолжающуюся между ними, обычно вдоль их наибольшей

длины. В редких случаях, как например у *Discanophoridae*, направление главной оси не совпадает с наибольшим удлинением рамусов. Уверенно определить направление главной оси мастакса позволяет ее неизменное положение относительно ункусных склеритов: они всегда располагаются над ней, причем сами ункусные ряды ей параллельны, а продольные оси зубов — перпендикулярны. Соответственно плоскость, включающую эту ось, обозначим как главную плоскость мастакса. За редким исключением, именно в этой плоскости будут располагаться рамусные склериты. Перпендикулярная ей плоскость, проходящая по той же самой оси, будет обозначаться как зеркальная плоскость челюстного аппарата. Ось, располагающуюся вдоль наибольшей длины фулькрума и лежащую в плоскости зеркального отражения, мы определили как фулькральную. Пересечение главной и фулькральной осей примем за центр склеритной системы мастакса.

К числу дополнительных отнесем плоскости ункусов с обращенным к зеркальной плоскости дистальным (зубчатым) краем и проксимальным (сочленовным) отделом. Другая дополнительная плоскость — манубриальная — будет включать в себя одновременно продольную линию сочленовной канавки (проксимальный отдел) и вершину рукоятки манубрия (дистальный отдел). Таким образом, сустав маллеуса принимается в качестве самостоятельного центра ункусно-манубриального звена.

Поверхности плоскостей, а следовательно и склеритов, на них располагающихся, обозначим как интернальные и экстернальные. Первые обращены к главной оси склеритного комплекса и лежат над основной плоскостью мастакса. Противоположные же интернальным стороны плоскостей будут соответствовать экстернальным поверхностям склеритов. Наконец, сторона рамусных склеритов, отвечающая нижней поверхности главной плоскости мастакса, обозначается как инфернальная. Существенная дифференциация склеритной системы вдоль главной оси челюстного аппарата заставляет вводить соответствующее разделение всего скелетного комплекса на суббазальный, базальный и апикальный отделы. «Торцевые» стороны склеритов в этом случае назовем апикальными и суббазальными поверхностями.

Безусловно, вводимая система опорных координат и обозначений несколько осложняет описание челюстного аппарата. Однако иным, менее сложным путем, не удастся достаточно строго отразить особенности тонкой организации склеритных аппаратов, составные элементы которых демонстрируют многогранные композиционные перестройки. Морфологический анализ мастакса невозможен без учета специфики его функционирования, а также принципов его конструктивной организации и «технологических» приемов построения склеритной системы. Это в свою очередь влечет необходимость обращаться к инженерно-технической терминологии, широко используемой в работах по функциональной морфологии.

Отряд Bdelloida. Тонкое строение склеритных систем мастаксов у представителей 6 изученных видов оказалось принципиально сходным. Основными их конструктивными элементами служат многочисленные ункусные метамеры, большинство которых дисковидно уплощено вдоль главной оси мастакса (рис. 3, А—Е). Эти склериты, названные нами копьевидными планками, имеют наибольшую ширину в первой дистальной трети своей длины. Расширение планок во всех случаях сопровождается их характерным продольным расщеплением (рис. 3, Д, Е). Дистально планки оканчиваются отчетливо обособленными зубчиками, форма которых чаще всего когтеобразна. Планки арковидно изогнуты, и их организация несет явный отпечаток своей функциональной предназначенности: «смягченной», демпфированной передаче механических усилий манубрия на дистальные зубы планок. Уплощенность планок позволяет предполагать их большую жесткость на изгиб в поперечном ункусной плоскости направлении.

Кроме этих склеритов в состав ункуса обычно входят 1—3 отдельных крупных метамера. Они располагаются, как правило, в центральной части ункусного ряда. Эти элементы, названные долотовидными зубами, широкоокруглые в поперечном сечении. Дистально они снабжены массивными коническими зубцами. Долотовидные зубы ункуса обычно прямые, но у некоторых форм, таких как *Philodina citrina*, сохраняют характерный для копьевидных планок арковидный изгиб. Проксимальные отделы долотовидных зубов расширяются, образуя экстернальные пластинки (рис. 3, Д, Е). При длительном воздействии жавелевой воды матрикс проксимальных отделов крупных метамеров частично разрушается, обнажая их внутреннюю фибриллярную систему. Организация фибриллярной сети в толще долотовидного зуба и его экстернальной пластинки различна. В первом случае наблюдается плотная упаковка почти параллельных толстых фибрилл, в то время как во втором более тонкие склеротизированные тяжи образуют рыхлую хаотическую арматуру.

Экстернальная поверхность склеритов этого типа снабжена специфической бороздкой, названной нами экстернальным швом ункуса. Он берет начало на проксимальной пластинке и продолжается дистально вдоль долотовидного зуба на половину его длины. Не вызывает сомнений тесная связь между возникновением этих швов и своеобразной «плоскостной разверткой» объемных тел крупных ункусных метамеров. Увеличение зубов у изученных видов бделлоид выражено в неодинаковой степени. Так, у *Mniobia orta* дифференциация копьевидных планок выражена слабо (рис. 3, А, Б). В челюстных аппаратах еще не полностью сформированных молодых особей этого вида такое укрупнение практически незаметно. У взрослых особей *M. orta* с вполне развитым мастаксом отчетливо выявляется ритмическая дифференциация

ункусных метамеров (рис. 3, Б). Укрупнение, хотя и не столь сильное, как у других видов, здесь претерпевает каждый третий склерит, расположенный в срединной части ряда копьевидных планок. Число таких увеличенных элементов, входящих в состав одного ункуса, равно 5—6, причем крайние зубы из числа специализирующихся укрупняются менее значительно, чем срединные, и мало отличаются от недифференцированных копьевидных планок.

В распределении крупных зубов ункуса всех исследованных видов бделлоид ясно наблюдаются черты особого вида асимметрии, которая носит функциональный характер. Асимметрия этого рода заключается в поочередной относительно зеркальной плоскости мастакса специализации ункусных планок, при которой каждому более крупному зубу противолежат недифференцированные копьевидные планки другого ункуса.

Уникальной чертой тонкого строения ункуса бделлоид служит специфический способ интеграции множества отдельных ункусных элементов в функционально целостное образование. Все копьевидные планки и долотовидные зубы нанизаны на несколько тонких и прочных склерофибрилл, в разных направлениях проходящих вдоль ункусной плоскости (рис. 3, В, Д, Е). Понятно, что при такой «сшивной» интеграции каждый ункусный метамер сохраняет определенную степень свободы относительно соседних склеритов, однако локализация его в ункусе при этом оказывается жестко фиксированной.

Как отмечалось ранее, количество ункусных склеритов у разных видов бделлоидных коловраток неодинаково и возрастает в ходе эмбрионального развития [10]. Наибольшее число зубов (до 50 в каждом ряду) отмечалось у *M. orta*, а наименьшее (около 30) — у *Rotaria neptunia*. Максимальные размеры ункусных склеритов варьируют от 9.5 до 18 мкм (см. таблицу). Длина максимальных метамеров ункуса превосходит таковую минимальных в 2.8—6.5 раз. Несмотря на наибольшие различия экстремальных размеров ункусных зубов у *Mniobia orta*, вместе со слабой выраженностью дифференциации отмечается и самая высокая среди других изучавшихся бделлоид численность равновеликих склеритов. Параллельные ряды ункусных планок челюстного аппарата этого вида, наиболее полно отражающие структурную и размерную идентичность метамеров, по краям ограничены несколькими очень мелкими копьевидными планочками.

Отряд *Paedotrochida*. Склеритные системы мастаксов 3 изученных видов данной группы отличаются поразительным однообразием и простотой организации. По существу, единственными склеритами, сохраняющимися после мацерации, оказываются 2 пары отдельных ункусных метамеров.¹ В их строении

¹ Приводимое описание ункусов практически исчерпывает все сведения о строении склеритных комплексов мастаксов *Paedotrochidae*.

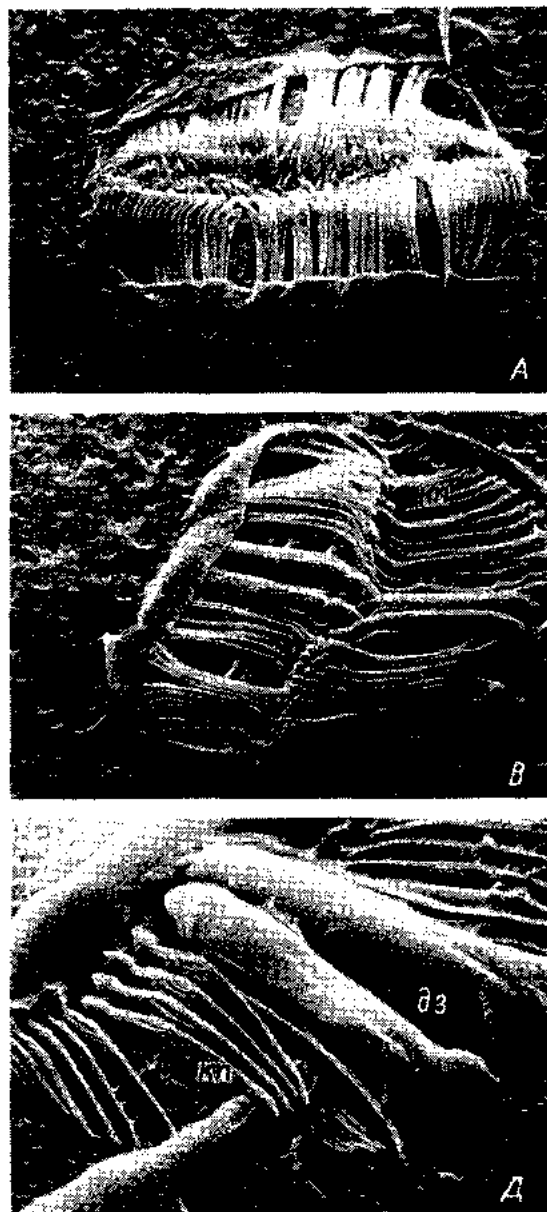


Рис. 3. Тонкое строение унксов бделлоидных коловраток.

А, Б — *Mniobia orta*; В — *Macrotrachela zickendrahti*; Г — *Rotaria tardigrada*; Д — *Philodina citrina*; Е — *Dissotrocha aculeata*, кп — колювидные планки; дз — долотовидные зубы; р — рамусы; м — манубрия; ск — склеропилли.

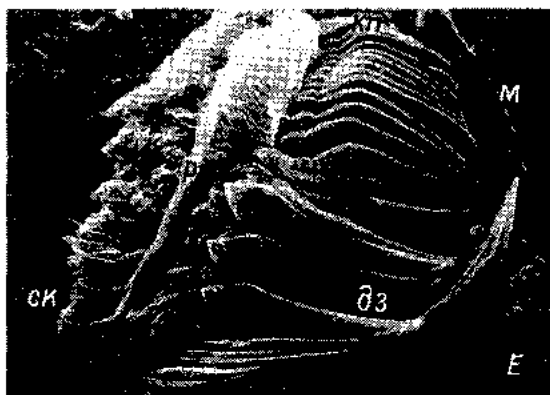
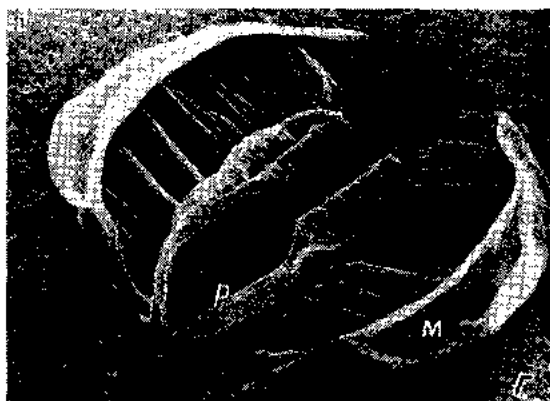


Рис. 3 (продолжение).

наблюдается ряд черт, сходных с таковыми ункусных склеритов бделлоид. Это в первую очередь отсутствие непосредственной морфологической связи между соседними зубами ункуса. Пластинки, объединяющей ункусные крючья, не обнаруживается. Отсутствуют даже проксимальные пластинчатые расширения отдельных склеритов, свойственные долотовидным зубам бделлоид. Нет также рудиментов или иных следов, указывающих на вторичную редукцию межзубных связей. Ункусные элементы всех изученных представителей *Paedotrochida* имеют аркообразный изгиб в направлении, перпендикулярном ункусной плоскости. По типу строения эти склериты занимают промежуточное положение между таковыми копьевидных планок и долотовидных зубов бделлоид. Характерное боковое уплощение, сужение проксимальных отделов, когтевидность дистальных зубчиков ункусных элементов *Paedotrochida* не оставляют сомнения в их гомологичности метамерам бделлоид. В пользу этого же свидетельствуют сходная локализация в мастаксе и идентичное функциональное назначение этих склеритов. Подробно останавливаться на очевидной гомологии ункусных элементов данных групп вынуждает, во-первых, принципиальная значимость неинтегрированных ункусных систем, а, во-вторых, отсутствие у данных склеритов *Paedotrochida* некоторых ункусных маркеров, таких как экстернальные швы и продольная рассеченность. Ункусные зубы бделлоид ясно показывают связь между образованием экстернального шва и формированием проксимальных пластинок. Копьевидные планки и дистальные отделы долотовидных зубов такими швами не обладают. Специализация же ункусных планок, влекущая за собой их усиленную склеротизацию, закономерно приводит к утрате ими продольной рассеченности. Таким образом, некоторые отличия в строении ункусных зубов в мастаксах данных отрядов не нарушают обоснованности их взаимной гомологии. В тонкой организации ункусных зубов родов *Collotheca* и *Stephanoceros* обращает на себя внимание строение дистальных зубцов. Их когтевидная форма вполне сопоставима с таковой зубцов копьевидных планок бделлоид (рис. 4, А). На менее уплощенных ункусных зубах *Paedotrochida* отчетливо прослепается «характер» формирования когтевидных зубцов. Эти зубцы двувершинны, причем наиболее мощное вальковато-коническое завершение ункусного склерита направлено дистально вдоль длинной оси ункуса, в то время как менее развитая вершина ориентирована интернально. Между собой эти выступы соединяются более тонкой склеротизированной пластинкой, вогнутый свободный край которой и порождает некоторое сходство с когтем. Размеры ункусных элементов у исследованных *Paedotrochida* по хорде составляют 11—13 мкм (до 15 мкм по дуге). Из 2 склеритов ункусного ряда аникальный, как правило, меньше, но соотношение их максимальных длин лишь незначительно отличается от единицы (для *Collotheca ornata* — 1.17).

Отряд *Monimotrochida*. Исследовано 11 представителей. В тонком строении ункусов *Monimotrochida* отмечается ряд

принципиальных особенностей, указывающих на более высокий уровень развития их челюстного аппарата, чем у *Bdelloida* и *Pseudotrochida*. Число укусных зубов у различных видов монимотрохид неодинаково и колеблется от 7 до 18. Наиболее характерная черта в организации укусов, свойственных данной группе, — наличие настоящей морфологической связи между отдельными укусными зубами. Как правило, часть или, реже, все зубы срастаются между собой посредством экстеральной пластинки, что приводит к появлению единого составного склерита — пластинчатого укуса. Варианты объединения укусных элементов неодинаковы и позволяют выделить 2 главных их типа. Наиболее часто объединяются несколько базальных метамеров (рис. 4, Б—Е). Остальные зубы укусного ряда сохраняют свою обособленность друг от друга. Число метамеров, срастающихся в укусную пластинку, в родах *Sinantherina*, *Lacinularia*, *Conochilus*, *Conochiloides*, *Pompholyx* и *Hexarthra* составляет соответственно 3—4, 4, 6, 6—7, 3—5, 3—5. Интегративный процесс обычно ослабляется в апикальном направлении укусного ряда.

Как и проксимальные уплощения долотовидных зубов бделлоид, соединительные пластинки монимотрохид состоят из относительно гомогенного матрикса, армированного густой сетью склерофибрилл. Хотя в расположении последних наблюдается некоторая неупорядоченность, сходная с описанной выше склерофибриллярной хаотичностью в проксимальных пластинках долотовидных зубов бделлоид, большинство этих волокон простирается в направлении соседних укусных метамеров. Переплетаясь со встречными склерофибриллами других зубов, они образуют единую ажурную арматуру экстеральной межзубной пластинки, которая, заполняясь гомогенным матриксом, объединяет отдельные укусные зубы в целостный сложный склерит. Линия срастания пластинок отдельных укусных метамеров обычно хорошо различима и имеет вид тонкой углубленной канавки или цепочки мелких отверстий, перфорирующих пластинку. Такие швы срастания укусных зубов будем называть югальными (*jugal*is, соединительный). У монимотрохид ясно прослеживается связь между образованием пластинчатых перемычек, объединяющих укусные зубы, и формированием на этих склеритах экстеральных швов (рис. 4, В, Г, Е, Ж). Последние отсутствуют на зубах, не входящих в состав сложного пластинчатого укуса. Таким образом, экстеральные швы могут служить надежными реперами предшествующих интегративных процессов, захватывающих укусные ряды. Обособленные метамеры по своему строению (боковому уплощению, продольной рассеченности и арковидному изгибу) полностью подобны копьевидным планкам бделлоид.

Дифференциация метамеров вдоль укусного ряда инвариантна. Объединение склеритов сильнее выражено в базальной части мастакса. Напротив, отдельные копьевидные планки обнаруживаются только в апикальном отделе ряда. Сходство в расположении, а также безусловная гомологичность склеритов укуса

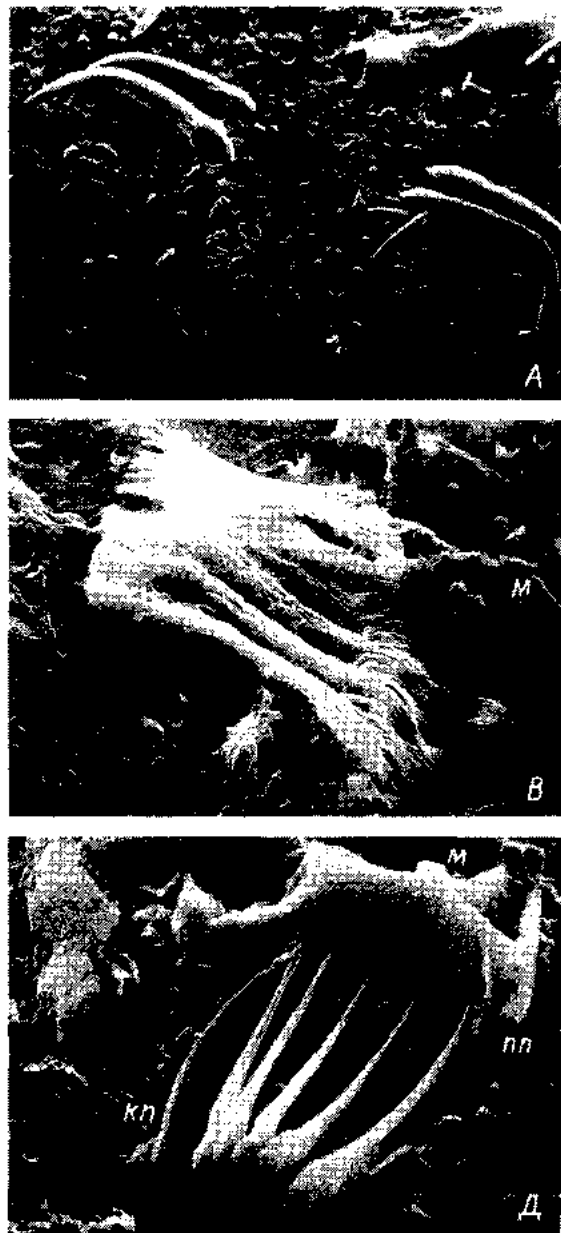


Рис. 4. Особенности строения ункусов у представителей отрядов Paedotrochida и Monimotrochida.

A — *Collothea campanulata*; *Б, Г* — *Conochiloides natans*; *В* — *Sinantherina semibullata*; *Д, Е* — *Hezarthra mira*; *Ж* — *Filinia longiseta*; *З* — *Testudinella patina*. *ун* — унксовая пластинка; *пп* — пальматифидальная пластинка; *су* — субункус. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

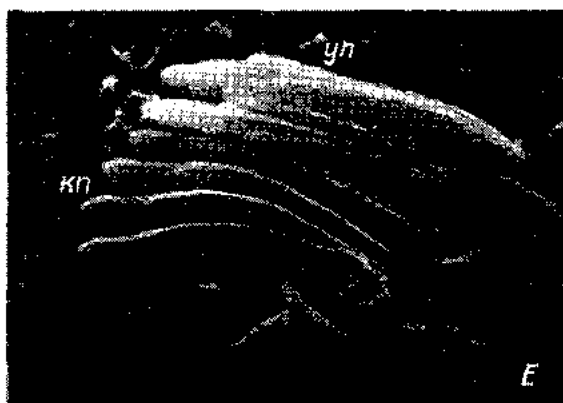
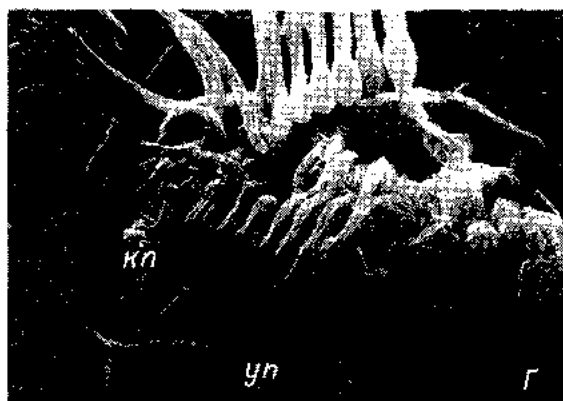
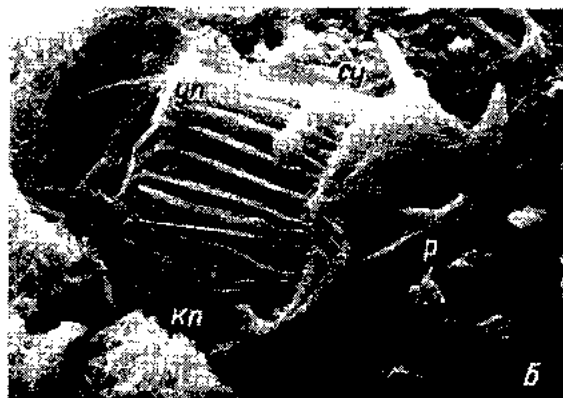


Рис. 4 (продолжение).

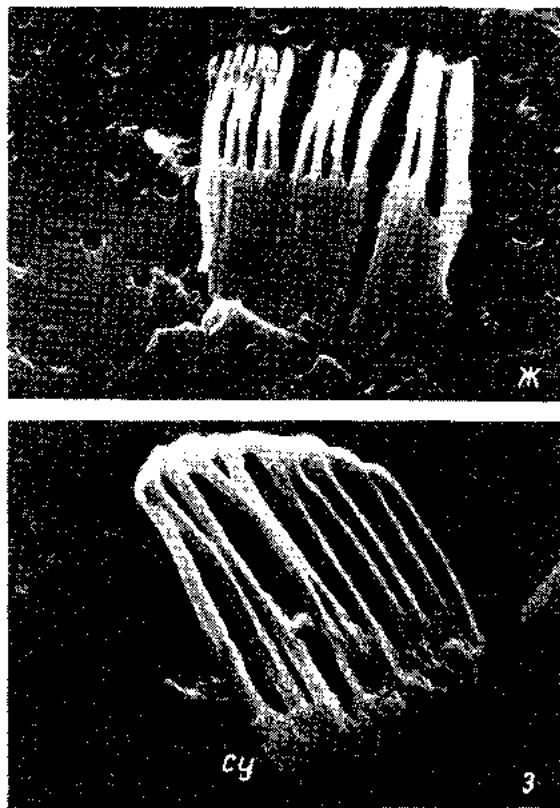


Рис. 4 (продолжение).

у мониметрохид и бделлоид ставят вопрос о наличии у первых гомологов суббазальной части ряда ункусных метамеров. Действительно, у бделлоид долотовидные зубы всегда развиваются в середине ункусного ряда, в то время как коньевидные планки располагаются по обеим сторонам от них. У мониметрохид коньевидные планки присутствуют только в апикальном отделе. Можно ли рассматривать подобное расхождение в локализации специализированных метамеров как смещение центра дифференциации зубов на суббазальный край ункусного ряда? Некоторые детали тонкого строения ункусов мониметрохид позволяют считать, что суббазальный фрагмент ункусного ряда полностью редуцирован. К числу таких деталей относятся небольшие пластинки с характерными пальчатыми выростами (рис. 4, Д). Эти пластинки, которые мы будем называть пальматифидальными (*palmatifidus*, пальчаторассеченный), продолжают ункусный ряд в суббазальном направлении. Пальматифидальные пластинки ясно выражены у *Sinantherina*, *Hexarthra* и в меньшей степени у других представителей отряда.

Кроме рассмотренного выше случая интеграции метамеров в базеоапикальном направлении ункусной плоскости у некоторых монимотрохид бывает иной способ формирования сложной склеритной пластинки. Так, *Filinia longiseta* и *Testudinella patina* имеют ряды ункусных зубов, полностью объединенных в сложные склериты (рис. 4, Ж, З). Механизм срастания отдельных ункусных элементов друг с другом не отличается от вышеописанного способа базеоапикального объединения. Югальные и экстернальные швы на таких пластинках выражены отчетливо. У *Filinia longiseta* межсклеритные пластинки развиваются только в проксимальной половине ункуса, в то время как дистальные отделы зубов сохраняют свою морфологическую автономность.

Дифференциация базальных зубов у этих видов выражена незначительно. Обычно 1—3 крайних базальных склерита несколько увеличены, однако по своему строению они мало отличаются от остальных элементов ункусного ряда. Внешние черты организации склеритов *Filinia* и *Testudinella* соответствуют таковым копьевидных планок бделлоид. Свободные дистальные отделы ункусных метамеров склонны группироваться в регулярные пакеты. Такое пакетирование внешне представляется естественным, хотя окончательно исключить возможность артефактов при мацерации после химического воздействия все же нельзя.

Функциональная асимметрия в супротивном расположении метамеров у Monimotrochida выражена отчетливо. При сведении ункусов дистальные вершины базальных склеритов оказываются ориентированными в межункусные промежутки зубов противоположного ряда.

С ункусами *Conochiloides natans* и *Testudinella patina* пространственно ассоциированы дополнительные скелетные структуры (рис. 4, Б, Г). Согласно своей локализации в мастаксе, а также общепринятой классификации данные склериты относятся к субункусам. У *Conochiloides natans* они представлены рядом совершенно отдельных, идентичных друг другу по строению склеритов и располагающихся в промежутках базальных метамеров ункусного ряда с интернальной стороны. Примечательно, что в челюстном аппарате этого вида субункусные элементы присутствуют только у левого ункуса, в то время как правый ряд их лишен. Эта асимметрия дополняется и различием размеров супротивных ункусных пластин. Длина зубов ункуса справа на 20 % превосходит таковую противоположащего, но в точности равна суммарной длине левых зубов и выступающих отделов соответствующих субункусов (рис. 4, Г'). Проксимально левая ункусная пластинка значительно сужена, и экстернальные швы веерообразно расходятся к зубчатому краю ункуса. Такое строение ункусно-субункусной системы позволяет отождествлять отдельные субункусные элементы с промежуточными метамерами, выклинившимися из ритмически дифференцирующегося ряда в дистально-интернальном направлении. Фактически левый ункус *C. natans* есть не что иное, как расслоившийся по «этажам» единый ряд ритми-

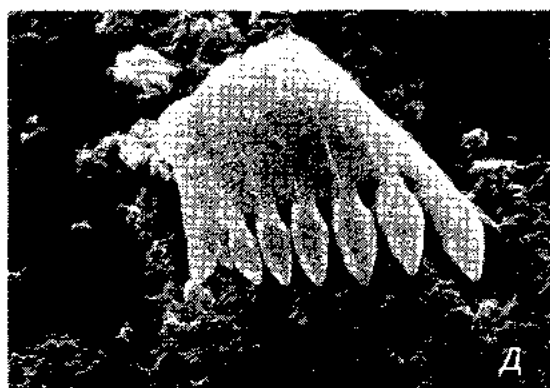


Рис. 5. Тонкое строение полимерных укусных пластинок Ploumida.

A — Cyrtonia tuba; Б — Proales doliaris; В — Trichotria curta; Г — Diplocephalus propatula; Д — Keratella quadrata; Е — Brachionus rubens; Ж — Notholca squamula; З — Eriophanes brachionus. гп — хитиновая пластинка; эш — экстернальный шов; юш — югальный шов.

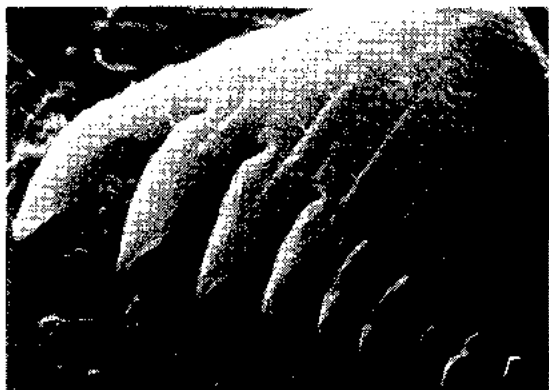
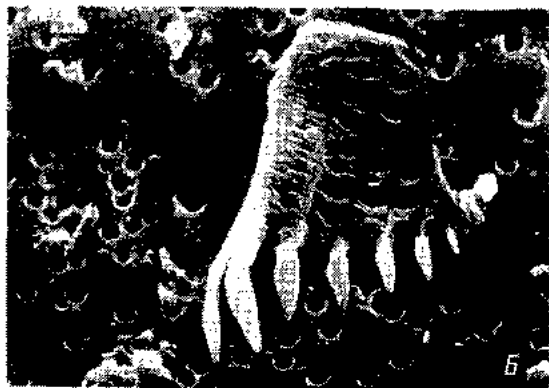


Рис. 5 (продолжение).



Рис. 5 (продолжение).

чески дифференцированных метамеров. Подобное послойное расхождение укусных элементов станем называть интернальным выклиниванием. Оно сопровождается и топографическим смещением этих рядов относительно друг друга в дистально-проксимальном направлении укусной плоскости. Субункусные элементы проксимально снабжены экстернальными пластинками, позволяющими предполагать их дальнейшее объединение в сложные склериты, подобные пластинчатым укусам. Такие единые субункусы обнаруживаются в мастаксах молодых *Testudinella patina* (рис. 4, 3). Последние дистально вооружены большим числом склеротизированных ворсинок, которые будем обозначать как склеровиллии (villus, ворс).

Морфологические различия между субункусами рассматриваемых видов, на наш взгляд, находят объяснение в неодинаковой ширине охвата интегративными процессами метамерных укусных рядов, вследствие чего у *T. patina* интернальному выклиниванию подвергается большее число укусных зубов. Нельзя также исклю-

чать и вероятность вторичной полимеризации отдельных метамеров, которая, как известно, часто проявляется в бахромчатом рассеении прежде олигомеризованных структур.

Отряд *Ploimida*. Исследованы челюстные аппараты у 104 видов. Мастаксы коловраток 3 предыдущих отрядов отвечают соответственно схемам 3 известных морфофункциональных типов: раматной, унцинатной и маллеораматной. Представителям плоимид присуще значительное разнообразие типов челюстных аппаратов, что и обусловило необходимость исследования большого числа представителей этой группы. В рамках *Ploimida* изучены тонкое строение и функционирование маллеатного, виргатного, кардатного, форципатного и инкудатного типов челюстных аппаратов.

Число зубов в ункусных рядах плоимид, как правило, много меньше, чем у монимотрохид, а сами ункусные зубы всегда объединены соединительными пластинками в сложные склериты, маркированные экстермальными и югальными швами (рис. 5, А—З; 6, А—З). Ункусы плоимид демонстрируют ясно выраженную тенденцию к уменьшению количества входящих в них зубов-метамеров вплоть до одного. Наибольшее число ункусных метамеров, входящих в состав сложного склерита, отмечено у *Cyrtonia tuba* (10). Различные представители семейств *Eriphanidae*, *Proalidae*, *Microcodonidae* и *Brachionidae* в составе своих ункусных склеритов содержат от 3 до 8 зубов, *Lecanidae* — 2 (рис. 5, А—З). До одиночного метамера сводятся ункусные ряды в семействах *Dicranophoridae*, *Asplanchnidae*, *Notommatidae* (частью), *Gastropodidae*. Как показано ранее, число зубов в ункусах плоимид определяется характером питания коловраток [9, 11]. Окончательный результат олигомеризации ункусных метамеров (одноэлементный ункус) в различных группах достигается независимо и осуществляется совершенно различными приемами: редукцией больших фрагментов ункусного ряда, интернальным выклиниванием, слиянием отдельных метамеров, отведением дистальных отделов зубов от специализирующегося склерита или, напротив, приведением к нему. Некоторые случаи таких завершающих этапов олигомеризации приводятся на рис. 6, А—З. Олигомеризация ункусных рядов у коловраток по своей полноте и многообразию способов осуществления представляет собой беспрецедентный материал для эволюционной морфологии и, безусловно, служит предметом специального рассмотрения. В рамках данной работы важны лишь морфологические последствия олигомеризационных преобразований метамерных рядов, к числу которых относятся различные варианты обособления ункусных дериватов.

У ряда видов семейств *Notommatidae* и *Brachionidae* удается обнаружить субункусы. В своем большинстве они снабжены многочисленными склеровиллиями, но в некоторых случаях, как например у *Brachionus angularis*, субункусы имеют вид слившихся ункусных зубцов, несущих на своей поверхности экстермальные швы (рис. 7, Г). Связь интернального выклинивания отдельных метамеров с образованием у плоимид склеровиллярного субункуса

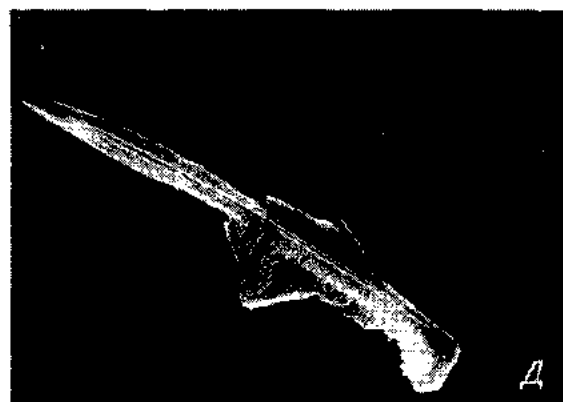
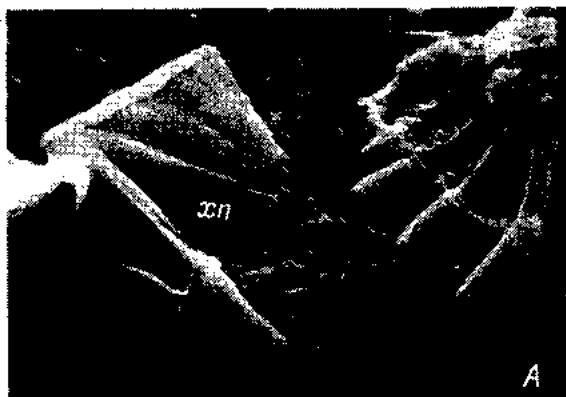


Рис. 6. Тонкое строение высоколигомерных ункусов Ploumida.

A — *Platyias polyacanthus*; Б — *Lecane lunaris*; В — *Notommata allantois*; Г — *Eosphora ehrenbergi*; Д — *Cephalodella gigantea*; Е — *Vipalpus hudsoni*; Ж — *Asplanchopeus multiceps*; З — *Dicranophorus forcipatus*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5.



Рис. 6 (продолжение).

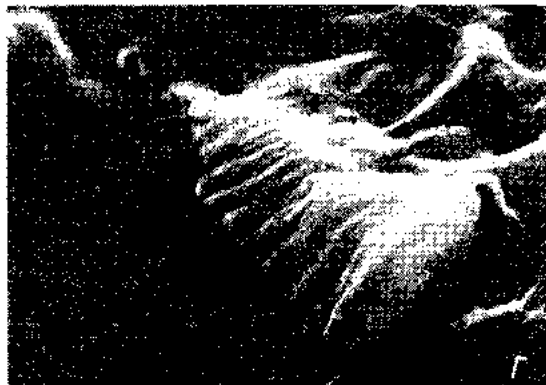


Рис. 7 (продолжение).

Основные размеры склеритов челюстных аппаратов
у некоторых изученных коловраток

Вид	Максимальные линейные размеры склеритов, мкм				Соотношение экстремальных длин укусных крючков
	укусные крючки	рамусы	манубрии	фулькрум	
<i>Rotaria tardigrada</i>	15.0	27.4	3.0	—	4.5
<i>R. neptunia</i>	18.0	23.8	6.2	—	5.0
<i>Macrotrachela zickendrahti</i>	10.3	20.0	5.0	—	5.6
<i>Dissotrocha aculeata</i>	16.0	26.0	3.5	—	2.77
<i>Philodina citriha</i>	9.6	17.4	3.0	—	4.0
<i>Mniobia orta</i>	9.5	31.2	3.8	—	6.5
<i>Notommata copeus</i>	27.7	33.8	46.9	53.8	1.89
<i>N. allantois</i>	34.6	23.1	57.7	43.1	2.15
<i>N. cerberus</i>	22.0	18.2	24.5	20.9	1.9
<i>N. cyrtopus</i>	15.8	21.4	42.9	32.9	1.48
<i>Cephalodella forficula</i>	14.2	19.2	24.3	21.7	—
<i>C. mus</i>	6.7	6.2	12.1	11.8	—
<i>C. gigantea</i>	45.0	55.2	67.1	47.5	—
<i>C. gibba</i>	9.7	12.0	25.0	21.1	—
<i>Monommata astia</i>	13.8	18.2	6.7	9.6	1.35
<i>Itura aurita</i>	16.2	18.5	26.9	15.4	1.81
<i>I. chamadis</i>	17.9	20.0	28.6	11.9	2.2
<i>Eothinia elongata</i>	15.0	33.3	41.7	28.3	—
<i>Eosphora ehrenbergi</i>	26.8	34.4	46.7	38.9	—
<i>E. najas</i>	16.6	22.6	24.9	15.6	—
<i>Enteroplea lacustris</i>	29.5	28.2	38.6	22.7	—
<i>Scaridium longicaudatum</i>	13.3	24.6	22.2	28.5	—
<i>Trichocerca sulcata</i>	15.8	25.6	41.7	33.3	2.4
<i>T. bicristata</i>	21.7	22.2	53.9	61.1	1.66
<i>Gastropus stylifer</i>	9.5	13.9	17.1	15.1	—
<i>Postclausa hyptopus</i>	8.3	11.4	27.3	11.3	—
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	14.4	6.7	18.9	16.7	—
<i>Synchaeta pectinata</i>	12.6	25.6	80.8	53.1	—
<i>Bipalpus hudsoni</i>	35.8	39.5	39.5	53.5	—
<i>Lindia torulosa</i>	16.2	16.2	26.2	14.6	2.1
<i>Tetrasiphon hydrocora</i>	33.3	78.3	68.5	10.2	—
<i>Dicranophorus forcipatus</i>	35.3	40.0	58.6	18.6	1.26
<i>D. grandis</i>	33.3	43.3	60.0	25.2	1.61
<i>Asplanchna herricki</i>	20.9	155.8	48.1	25.9	—
<i>A. priodonta</i>	14.3	51.0	6.3	8.0	—
<i>A. sieboldi</i>	19.0	98.3	20.0	18.3	—
<i>A. brightwelli</i>	44.2	148.8	22.6	15.7	—
<i>A. girodi</i>	—	54.0	8.3	12.0	—
<i>Harringia eupoda</i>	36.7	43.3	28.9	21.7	2.61
<i>Microcodon clavus</i>	6.8	15.7	12.9	5.7	1.78
<i>Lecane luna</i>	12.1	12.9	26.0	8.7	1.23
<i>L. tenuiseta</i>	6.8	6.1	22.0	5.6	1.22
<i>Cyrtonia tuba</i>	16.8	20.0	16.7	14.4	1.77
<i>Epiphanes brachionus</i>	25.0	38.3	19.2	10.7	1.56
<i>Trichotria truncata</i>	12.5	17.9	25.0	5.0	1.84
<i>T. curta</i>	28.3	28.3	46.2	10.0	2.31
<i>Mytilina mucronata</i>	17.5	21.5	30.8	4.6	1.61
<i>Lophocharis ozyterson</i>	9.7	10.8	11.6	6.2	1.62
<i>Lepadella patella</i>	10.3	10.2	20.2	4.4	2.14

Таблица (продолжение)

Вид	Максимальные линейные размеры склеритов, мкм				Соотношение экстремальных для ункусных крючков
	ункусные крючки	рамусы	манубрии	фулькры	
<i>Squatinella tridentata</i>	5.2	3.2	12.5	4.6	1.43
<i>Tripleuchlanis plicata</i>	17.4	19.4	24.7	8.9	1.74
<i>Euchlanis dilatata</i>	18.6	23.0	35.7	11.0	1.28
<i>Dipleuchlanis propatula</i>	14.4	17.3	18.8	6.8	1.94
<i>Eudactyloa eudactyloa</i>	10.2	19.3	20.8	7.9	1.8
<i>Brachionus quadridentatus</i>	20.0	36.7	35.6	6.7	1.42
<i>B. leydigii</i>	30.0	28.5	40.8	7.7	1.92
<i>B. bennini</i>	22.8	28.3	35.4	5.6	1.56
<i>B. urceus</i>	23.8	25.4	25.4	11.7	1.7
<i>B. rubens</i>	24.8	23.9	32.4	12.2	1.23
<i>B. plicatilis asplanchoidea</i>	17.9	30.8	25.3	7.5	1.3
<i>B. diversicornis</i>	30.0	28.9	41.1	6.0	1.5
<i>B. forficula</i>	22.3	18.5	22.3	4.4	1.75
<i>B. calyciflorus</i>	29.2	22.9	29.6	5.7	1.69
<i>B. angularis</i>	14.1	26.1	23.3	5.0	1.35
<i>Platygaster quadricornis</i>	26.7	30.0	30.1	15.1	2.0
<i>P. polyacanthus</i>	19.5	25.8	20.0	9.2	2.05
<i>P. patulus</i>	20.0	23.8	29.3	6.9	2.18
<i>Keratella cochlearis</i>	9.8	14.1	17.9	5.2	2.05
<i>K. serrulata</i>	16.1	17.1	20.0	3.9	2.16
<i>K. quadrata</i>	9.6	14.5	19.4	5.8	1.6
<i>Kellicottia longispina</i>	10.5	11.1	14.4	5.2	2.05
<i>Notholca squamula</i>	14.5	11.4	27.3	9.0	1.61
<i>N. acuminata</i>	18.1	17.3	24.1	7.8	2.16
<i>Anuraeopsis fissa</i>	6.8	9.8	11.6	6.1	1.81
<i>Sinantherina socialis</i>	18.0	29.8	16.0	11.2	1.39
<i>S. semibullata</i>	20.0	25.3	12.5	12.1	2.4
<i>Lacinularia ismailoviensis</i>	13.3	16.9	8.8	11.6	1.31
<i>Conochilus hippocrepis</i>	12.0	17.2	4.3	5.2	1.95
<i>Conochiloides natans</i>	22.5	34.4	10.0	17.8	2.15
<i>Testudinella patina</i>	10.7	12.4	5.2	4.8	1.39
<i>Pompholyx complanata</i>	7.2	8.6	4.4	3.7	1.55
<i>Filinia longiseta</i>	11.5	19.5	5.8	7.5	1.73
<i>Hexarthra mira</i>	15.8	15.0	6.7	9.2	2.11
<i>Collotheca ornata</i>	11.4	—	—	—	1.17

Примечание. Приведенные данные размерных характеристик представляют собой осредненные значения из 5—12 измерений. Ошибка средней для всех абсолютных значений не превышает 5 %.

ками у *Platygaster* (рис. 7, А) присутствуют и частично отделившиеся, как например у *Trichotria*, и полностью самостоятельные пластинки. В последнем случае, характерном для *Dicranophorus*, рядом с ункусом обнаруживаются дополнительные склериты, традиционно считавшиеся самостоятельно возникающими плеуральными палочками. Исследование тонкой морфологии таких структур у *Dicranophorus*, *Itura* и *Ascomorphella* снимает вопрос о независимом появлении плеуральных палочек в склеритном

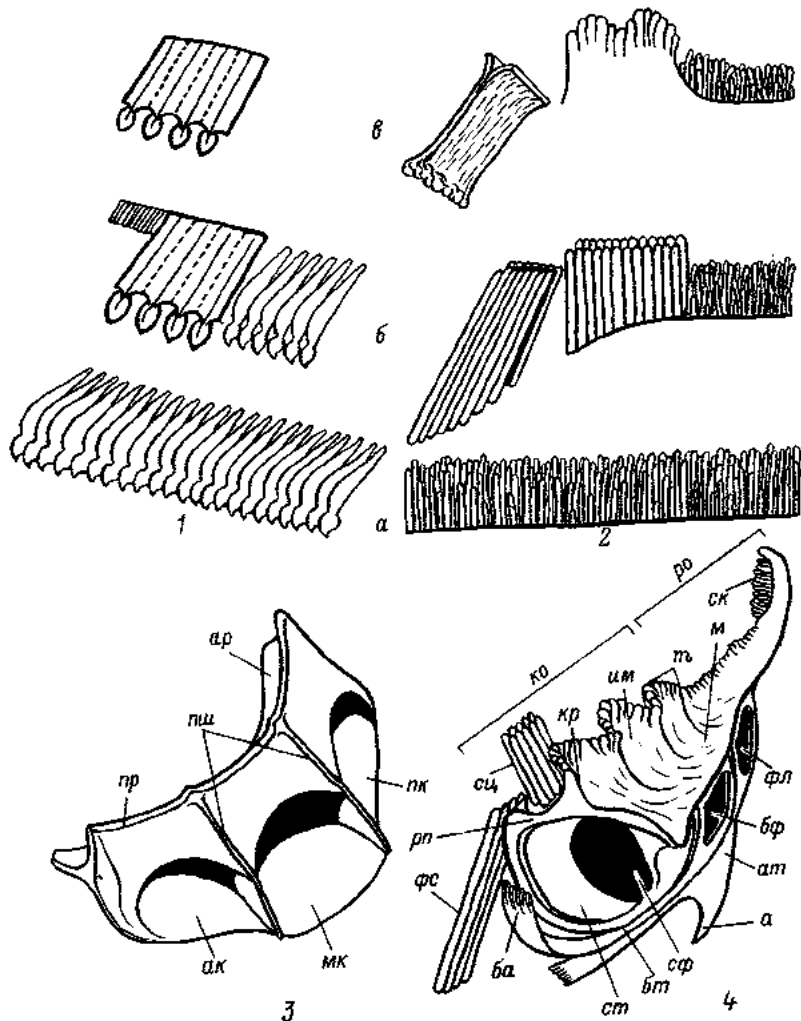


Рис. 8. Дифференциация основных склеритов и полимерных структур скелетного комплекса максиллы.

1 — ункус; 2 — интернальное вооружение рамуса; 3 — манубрий; 4 — рамус. а — Bdel-lolida; б — Monimotrochida; в — Ploimida. пр — продольные ребра; пш — поперечные швы (ребра); ар — артикулярная канавка; ак — антериальная камера; мк — медиальная камера; пк — постериальная камера; ро — ростеллюм; ко — констриктор; ск — склеронии; сц — сарциопии; фс — фулькральные склеронии; м — мола; рп — рамусная пластинка; кр — крета; им — импресии креты; т — туберкулы; ба — базальный апофиз. Трабекулы: ст — суббазальная; бт — базальная; ат — апикальная; а — аллюв; фл — фенеструла; бф — базифенестра; сф — суббазифенестра.

комплексе мастакса. Действительно, они маркированы четкими экстернальными швами, сохраняют дистальные зубцы и рукоятки ункусных метамеров (рис. 7, Д, Е). Это указывает на их гомологичность склеритам ункусного ряда и, следовательно, на их полное соответствие хиларным пластинкам ункуса. Размеры ункусных склеритов плоиди варьируют от 5.2 до 45 мкм (см. таблицу).

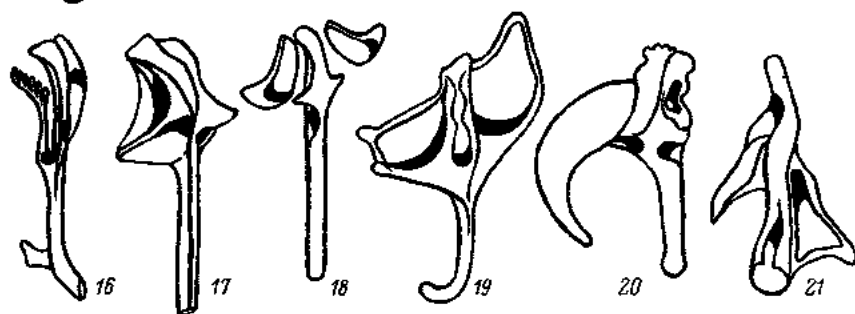
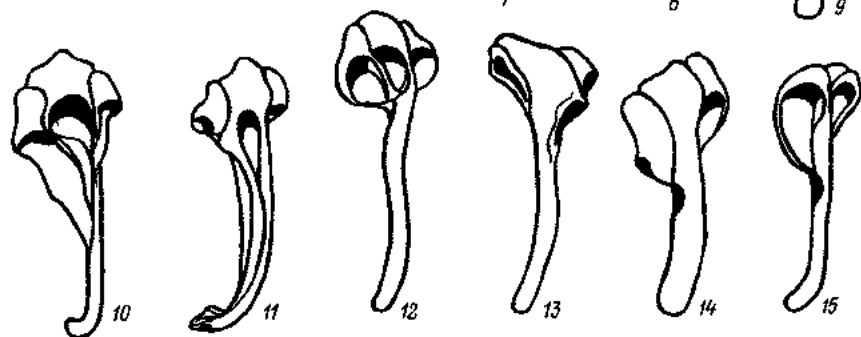
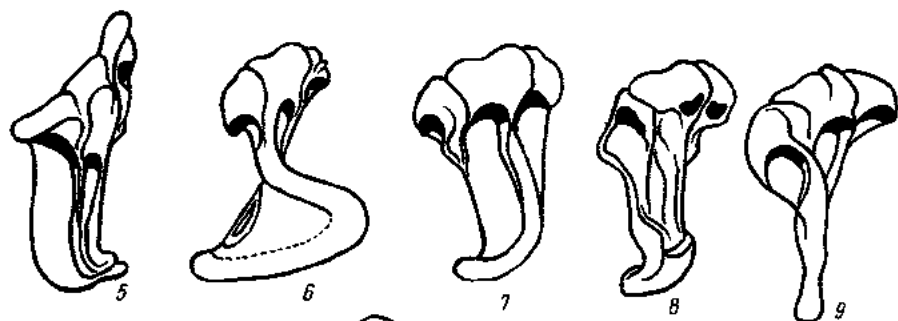
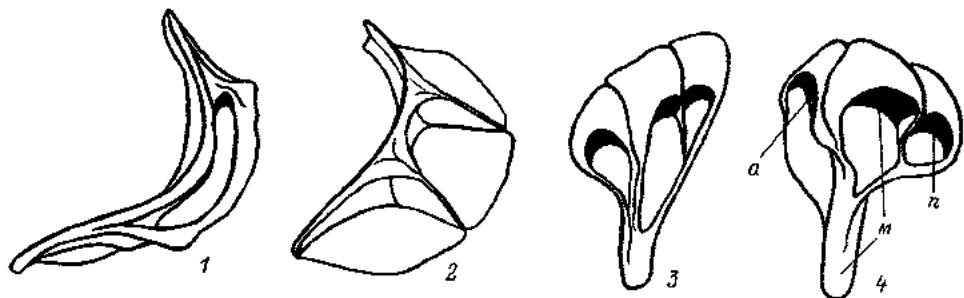
Таким образом, знакомство с тонким строением ункусных коловраток показывает, что в ходе основных морфологических преобразований ункус (уменьшение числа метамеров, их специализация и объединение в сложные склериты) ункусный ряд дифференцируется на 3 отдела: суббазальный, базальный и апикальный (рис. 8, I). Развитие получают, как правило, метамеры базального отдела. Суббазальный и апикальный фрагменты ункусных рядов утрачиваются, изредка сохраняясь в виде рудиментарных структур. Именно такой прогрессивной дифференциации ункусного ряда обязаны своим появлением субункусы, плеуральные палочки и преункусные зубчики.

Манубрии

Отряд Bdelloidea. Манубрии представлены тонкими, обычно несколько изогнутыми ладьевидными пластинками. Их интернальная вогнутая поверхность артикулярно сочленена с проксимальными отделами ункусных элементов. Четко оформленная лигаментная связь ункусных элементов с манубриями отсутствует. Лишь иногда удается обнаружить «сшивное» соединение склеритов маллеуса посредством склерофибрилл, объединяющих ункусные зубы. Тонкие нити склерофибрилл при этом отклоняются и выходят из ункусного ряда, прободая манубрий. Манубриальные склериты бделлоид, как правило, устроены просто и не несут каких-либо признаков специализации. На их поверхности рельефно проступает внутренняя склерофибриллярная структура. Обычно склерофибриллы манубрии ориентированы в направлении плоскости зеркального отражения мастакса и лишь в концевых отделах артикулярной канавки, постепенно меняя свое положение, располагаются почти параллельно последней. В процессе подготовки препаратов для растровой микроскопии манубрии бделлоид часто деформируются или распадаются на нерегулярные фрагменты. У *Dissotrocha aculeata* на экстернальной стороне манубриев имеется дуговидное ребро, разделяющее склерит на медиальную

Рис. 9. Трехчастное строение манубриальных склеритов мастакса коловраток.

1 — *Dissotrocha aculeata*; 2 — *Hexarthra mira*; 3 — *Harringia eupoda*; 4 — *Tripleuchlanis plicata*; 5 — *Proalinopsis caudatus*; 6 — *Brachionus rubens*; 7 — *Lepadella cristata*; 8 — *Hotholca acuminata*; 9 — *Euchlanis dilatata*; 10 — *Lecane crenata*; 11 — *L. tenuiseta*; 12 — *Trichotria curta*; 13 — *Notommata tripus*; 14 — *Eosphora ehrenbergi*; 15 — *Cephalodella forficula*; 16 — *C. gibba*; 17 — *Bipalpus hudsoni*; 18 — *Eothinia elongata*; 19 — *Gastropus stylifer*; 20 — *Lindia torulosa*; 21 — *Asplanchna herricki*. Камеры: а — антериальная; м — медиальная; л — постериальная. Отверстия камер заштрихованы.



и 2 дистальных отдела (рис. 9, 1). Манубрии *Rotaria tardigrada* в области долотовидных зубов изогнуты почти под прямым углом, что придает всему мастаксу характерную форму геральдического щита. В области перегиба иногда удается обнаружить слабый поперечный шов, который, по-видимому, может быть сопоставлен с соответствующей частью дуговидного ребра *Dissotrocha*. Однако слабая выраженность данного шва у *Rotaria* значительно осложняет подобное сравнение. У *Mniobia orta* вдоль главной оси мастакса манубрии также могут быть подразделены на 3 отдела: медиальный, наиболее крупный, прямолинейный фрагмент, и 2 латеральных, незначительных по величине участка, состыковывающихся с первым под углом близким к 90°.

Никакого подразделения манубриев бделлоид на базальную и каудальную части не наблюдается. Фактически этот обязательный элемент мастакса здесь представлен склеротизированной выстилкой артикулярной канавки ункуса. Размеры манубриев в их поперечном сечении составляют 3—6 мкм.

Отряд *Monimotrochida*. Манубрии у всех изученных монимотрохид имеют сходное строение. Они представлены тонкими широкими пластинками, снабженными 1 продольным, проксимальным и 2 поперечными ребрами (рис. 8, 3; 9, 2). Проксимальное ребро манубрия совпадает непосредственно с его артикулярным отделом и участвует в сочленении с унксом. Тонкая структурированность этих склеритов, выявляющаяся в отдельных случаях, включает густую сеть склерофибрилл, хаотически переплетающихся в дистальной части пластинки и ориентирующихся более строго в направлении ункуса в артикулярной части манубрия. Ажурная арматура склерофибрилл заполнена гомогенным матриксом, относительно устойчивым к химическим воздействиям. Степень развития продольного ребра у разных видов неодинакова. Так, у *Sinantherina semibulata*, *Pompholyx complanata* и *Filinia longiseta* продольное ребро выражено слабо; напротив, у *Sinantherina socialis*, *Lacinularia ismailoviensis*, *Conochilus unicornis*, *C. hippocrepis*, *Conochiloides natans*, *Testudinella patina* и *Hexarthra mira* — хорошо развито.

Сочленение манубрия с унксовой пластинкой, насколько позволяет судить имеющийся материал, происходит путем прирастания утолщенных склерофибрилл продольного ребра манубрия к экстеральной поверхности ункуса. Такое соединение склеритов «внахлестку» будем обозначать как суперфициальное (*superficialis*, поверхностный) сочленение. Подвижность этого сустава ясно прослеживается при светооптическом наблюдении за работой челюстного аппарата монимотрохид. Несмотря на отличие способа сочленения склеритов монимотрохидного маллеуса от такового бделлоид, принципиальное их сходство достаточно очевидно. Так, проксимальные отделы унксов погружены в ладьевидную канавку, образованную экстеральной и интеральной половинами продольного ребра манубрия. Соединение с унксом образуется только за счет экстеральной пластинки, в то время как

другая остается свободной и подстилает ункусный ряд интернально. Совершенно очевидно, что принципиальная схема сочленения данных элементов в обеих группах существенно не различается. Срастание же верхней половины артикулярной канавки с ункусом может легко выводиться из прогрессирующего экстернального объединения отдельных метамеров, ярко выраженного у монимотрохид. В отношении 2 поперечных ребер также не возникает сомнений в их истинной гомологии с дуговидной скульптурированностью манубриев некоторых бделлоид. Как и у последних, у монимотрохид данные склериты оказываются разделенными на 3 отдела — камеры (рис. 8, 3; 9, 2). Условимся называть ребра и отчленяемые ими участки манубрия следующим образом. Среднюю камеру, противоположащую базальному отделу мастакса, обозначим как медиальную. Соответственно 2 крайние камеры получают наименования антериальной и постериальной. Первая примыкает к суббазальному, вторая — к апикальному отделам ункусного ряда. Согласно данной номенклатуре манубриальных камер, промежуточные ребра приобретают названия антериального и постериального в соответствии с отчленяемыми ими камерами.

Оба поперечных ребра располагаются на интернальной поверхности манубрия. С противоположной стороны они заметны, лишь когда проступают из-под облегающей их тонкой пластинки манубрия. Более плотная «непровисающая» манубриальная пластинка не позволяет обнаружить с экстернальной стороны ни локализации ребер, ни даже сам факт их существования. Однако экстернальная поверхность таких плотных пластинок у некоторых форм, как например у *Sinantherina semibullata*, несет хорошо различимые бороздки — швы, маркирующие интернальные ребра. По размерным параметрам манубрии монимотрохид отличаются от таковых бделлоид. Длина их артикулярного отдела менее значительна, чем у последних, что вполне коррелирует с меньшим числом зубцов в ункусных рядах. В то же время ширина манубриев существенно больше за счет экстенсивно развитой дистальной пластинки. Поперечные размеры этих склеритов колеблются от 4 до 16 мкм (см. таблицу).

Отряд *Ploimida*. Манубрии плоимид разнообразны по внешнему строению и величине (рис. 9, 3—21; 10, B—3). Однако при всех различиях этих склеритов у конкретных представителей несложно видеть и единый принцип их организации. Сочленовный отдел манубриев всегда продольно трехчастен. Дистальные отделы камер трансформируются в трубчатую или стержневидную кауду. Преобразования, лежащие в основе появления специализированных манубриев плоимид, становятся очевидными при сопоставлении последних с таковыми монимотрохид. Так, манубрии *Proalinopsis*, *Harringia*, *Tripleuchlanis* и ряда других форм имеют вид широкой лопатообразной пластинки, плавно переходящей в короткую кауду (рис. 9, 3—5). Передний сочленовный отдел этих склеритов у *Cyrtonia*, *Epiphanes* и *Proales* прямой

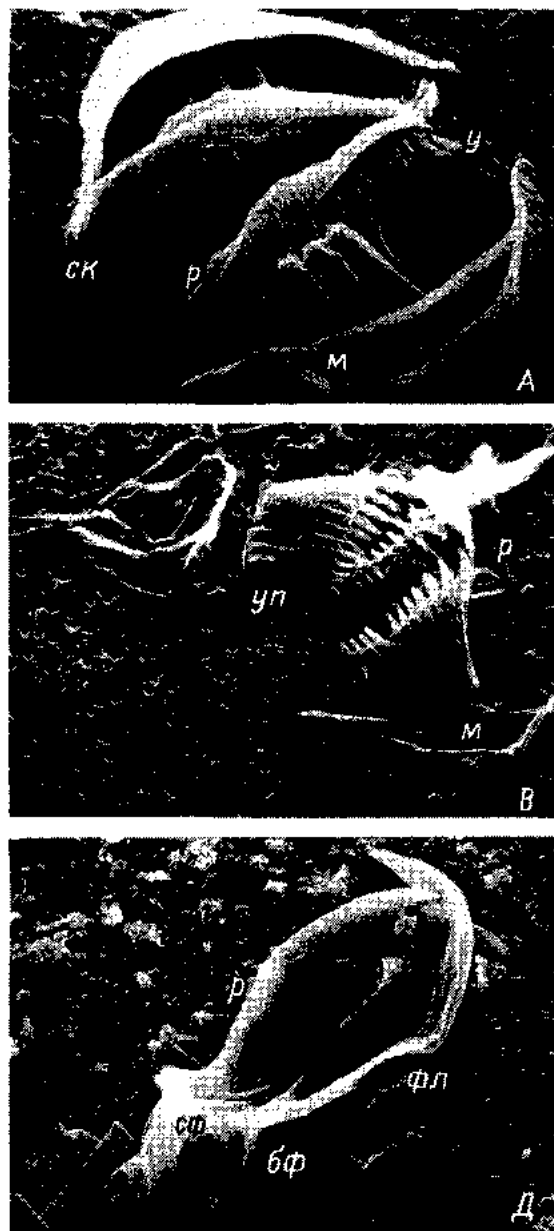


Рис. 10. Склеритные системы максилы у различных коловраток.

A — *Dissotrocha aculeata*; Б — *Conochiloides natans*; В — *Cyrtonia tuba*; Г — *Brachionus calyciflorus*; Д — *Asplanchna herrecki*; Е — *Notommata allantois*; Ж — *Itura myersi*; З — *Dicranophorus forcipatus*. ф — фулькрум; ка — кардальные апофизы; у — ункус. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3, 4, 8.

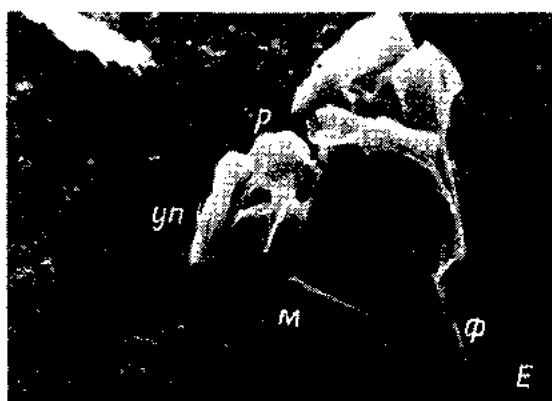
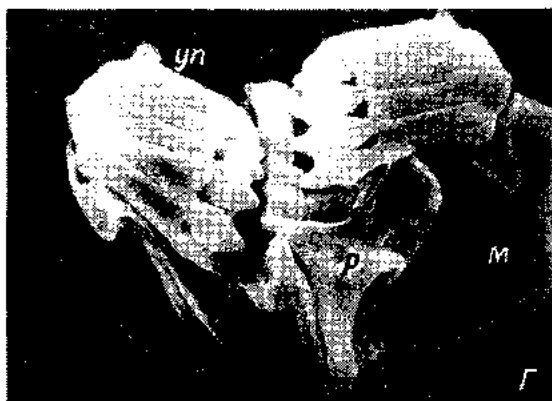
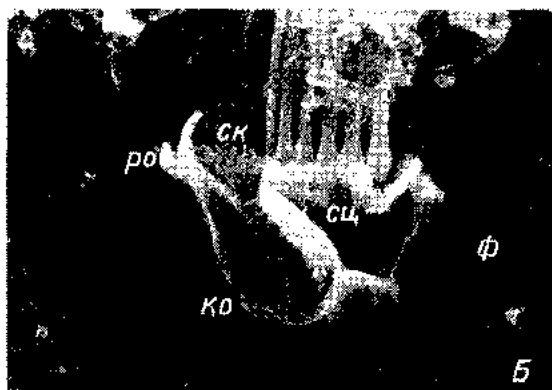


Рис. 10 (продолжение).

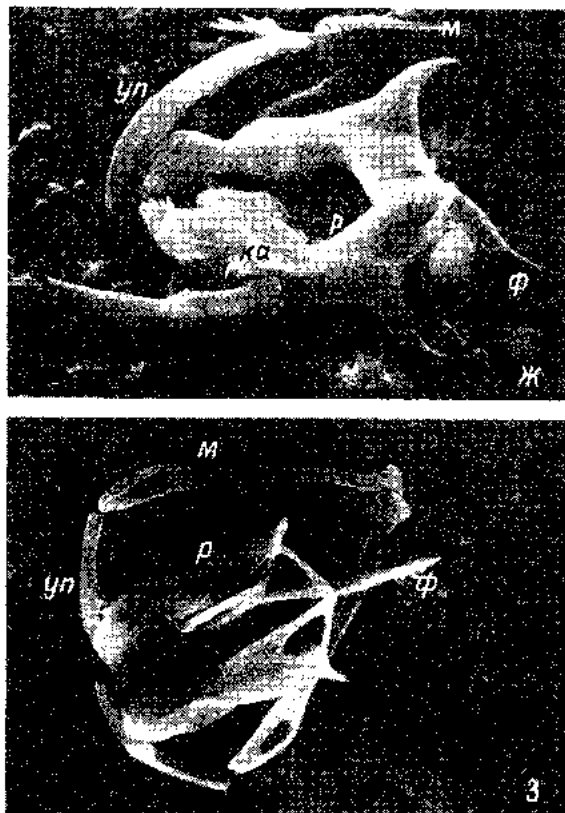


Рис. 10 (продолжение).

с характерным, идущим вдоль суставного края, широкопластинчатым ребром, прикрывающим проксимальные отделы ункусных метамеров и прирастающим к ним. Проксимальная пластинка манубрия образует свод 3 камер, экстерналию открывающихся самостоятельными отверстиями. Обратная, интернальная, сторона камер развита сильнее и преобразована в каудальный отдел. Форма манубриальных рукояток различна. Наряду с широкими пластинчатыми каудами, свойственными манубриям *Proalinopsis*, *Lepadella* и *Brachionus*, обнаруживаются длинные стержневидные рукоятки, как у *Trichotria*, *Notommata*, *Lecane*, *Bipalpus*, *Cephalodella*, *Eosphora* и *Eothinia* (рис. 9, 5—7, 10—18). Роль отдельных камер в формировании каудального отростка неодинакова. В большинстве случаев основная часть рукоятки образуется за счет разрастания медиальной камеры. Реже в ее создание вовлекаются отростки антериальной и постериальной камер.

Морфологическая дифференциация латеральных камер манубриев у *Eosphora*, *Eothinia*, *Cephalodella*, *Dicranophorus* приводит

к их уплощению и значительной редукции. В данном отношении наиболее типично устройство манубриев *Eosphora* (рис. 9, 14), у которых отверстие медиальной камеры манубрия смещается на суббазальную поверхность ее цилиндрического отростка. Антериальный отдел частично утрачивает свою внутреннюю полость и трансформируется в пластинку. Отверстие, ведущее в полую часть камеры, открывается дистально. Постериальная камера полностью утрачивает и внутреннюю полость и отверстие, сводящееся до узкого полулунного просвета между склеритными пластинками. Преобразование крайних камер в пластинчатые склериты типично для манубриев коловраток ряда семейств Ploimida. Иногда латеральные отделы манубрия чрезвычайно сильно разрастаются и полностью охватывают внутреннюю склеритную систему, как это наблюдается у *Gastropus*.

Другая судьба пластин-камер у *Eothinia*. У нее они либо полностью, либо частично теряют морфологическую связь с центральным отделом и преобразуются в дугообразно изогнутые прутьевидные склериты, оснащенные обширной пластинкой в виде пленки. Традиционно эти скелетные части считаются дополнительными элементами мастакса, называемыми оральными пластинками, природа которых неизвестна. Учитывая вышеизложенное, ясно, что оральные пластинки, подобные таковым у *Eothinia*, не самостоятельно возникающие скелетные части мастакса, а дериваты исходно трехкамерного манубрия. В ряде случаев рудименты латеральных камер предстают в виде лигаментоподобных структур, внешне ничем не напоминающих своего исходного облика. Такие видоизменения боковых камер обнаруживаются у некоторых *Cephalodella* (рис. 9, 16).

Дифференциация манубриальных камер приводит у *Lindia* к образованию 2 самостоятельных каудальных отростков, сформированных постеромедиальным и антериальным отделами (рис. 9, 20). Кауда последнего на электронно-микроскопических препаратах частично отделяется от основного склерита, демонстрируя слабость своей морфологической связи с основным манубриальным склеритом. При значительной редукции маллеусов, наблюдающейся у *Asplanchna*, манубрии сводятся к небольшим лопастным склеритам. Однако и эти скелетные элементы сохраняют признаки своего трехкамерного строения (рис. 9, 21). Большинство манубриев несет на своей поверхности четкие антериальные и постериальные швы, по которым можно легко проследить каждый отдел и оценить его участие в формировании сложного склерита.

Дистальные завершения манубриальной кауды у *Proalinopsis*, *Brachionus*, *Lepadella*, *Notholca* и *Cephalodella* формируются при участии латеральных камер, фрагменты которых обнаруживаются на вершинах рукояток. Проксимальные части склеритов преобразуются в сочленовные отделы. Последние отличаются значительным разнообразием строения и состава. Так, у *Proalinopsis*, *Epiphanes*, *Harringtonia*, *Euchlanis*, *Tripleuchlanis*, *Brachionus*, *Notholca* и у представителей некоторых других родов имеются протяженные

артикулярные канавки, распространяющиеся на 2 или все 3 манубриальные камеры. Олигомеризация метамеров в ункусных рядах сопровождается сокращением длины сочленовного отдела, который не выходит за пределы единственной, как правило, медиальной камеры манубрия. Размеры данных склеритов у разных пломид варьируют от 6.4 до 80.8 мкм.

Рамусы

В большинстве склеритных систем мастаксов центральное место как по положению, так и по функциональной значимости принадлежит рамусам. Максимального развития и разнообразия эти склериты достигают в челюстных аппаратах с олигомерными ункусными рядами (рис. 10, А—З). Выполняя второстепенную роль в склеритных комплексах полимерных челюстных аппаратов бделлоид, рамусы, исходно устроенные просто, принимают на себя функциональную нагрузку по мере утраты ункусами своей ведущей роли в механической обработке пищи. Конкретные пути этой общей морфофункциональной переориентации склеритных систем, их раматизации неодинаковы. Соответственно разнообразны и результаты этих процессов, отражающиеся в специфике строения рамусов.

Отряд *Bdelloida*. Рамусы изученных бделлоид представлены 2 склеротизированными полосками, простирающимися вдоль всего ряда ункусных зубов. Обращенная к ункусам и частично интернальная стороны этих структур несут на своей поверхности множество характерных склеротизированных волосков, которые назовем склеропилиями (*pilus*, волосок).¹ Морфологически эти образования служат своеобразным бахромчатым расчленением поверхности рамусов (рис. 10, А; 11, А; 12, I, 2). Обычно в распределении склеропилий не наблюдается ясной регулярности, и они формируют беспорядочную щетковидную кайму, обращенную к дистальным зубам ункусных планок (рис. 8, 2, а; 10, А). Реже отмечается дифференцировка склеровиллярного вооружения на отдельные продольные ряды. Последнее имеет место у *Dissotrocha* и, очевидно, определяется усложнением поперечного профиля рамуса. Данные склериты *Dissotrocha* на своей экстернальной поверхности несут продольное ребро, придающее поперечному сечению рамуса обращенную Т-образную форму (рис. 11, А). Группирование склеропилий вдоль главной оси мастакса наблюдается у большинства изученных видов бделлоид, имеющих в составе своих ункусных рядов долотовидные зубы. Склеропилии, компануясь в промежутках между этими зубами, образуют подковообразные рамусные гнезда.

¹ Эти образования описывались прежде Келлером и Хайсем [24] под названием тонкой или пальчатой зубчатости. На наш взгляд, использование такого рода названия и сложно для употребления, и не отражает специфики строения данных структур.

Как правило, рамусы дуговидны и только у *Mniobia* они представлены почти прямыми полосками (рис. 12, 1). Сочленения рамусов между собой и оформленного фулькрального склерита у бделлоид не обнаруживается. Единственной связью между первыми служит поперечный лигамент, четко оформленный лишь у *Philodina citrina*. У других видов бделлоид он не развит или отсутствует. Рамусы ряда представителей данной группы в своих базальных или суббазальных отделах снабжены направленными друг к другу пластинчатыми отростками. Размеры склеритов обычно укладываются в диапазон 17.4—27.4 мкм (см. таблицу).

Отряд *Monimotrochida*. При анализе тонкой организации рамусов монимотрохид приходится сталкиваться с двумя альтернативными чертами их морфологии. Прежде всего усматривается очевидное сходство в строении этих склеритов у *Bdelloida* и *Monimotrochida*. В то же время гомологизация отдельных частей рамусов у представителей данных отрядов необычайно трудна. В общем виде форма рамусов монимотрохид дуговидна или же сводима к таковой (рис. 10, Б; 12, 3—5, 7). Интернально склериты снабжены многочисленными склеропилиями. Последние по своему строению и локализации в мастаксе идентичны таковым бделлоид. Базальный отдел рамусов ширококонический, полый, с рядом выростов и отверстий. Апикально склериты сужены и клювовидно вытянуты. Согласно традиционной номенклатуре эти элементы рамусов должны обозначаться как булла, скапа, проксимальная и дистальная ямки. Однако эти термины, введенные для обозначения деталей строения рамусов *Ploimida*, совершенно не приложимы к рассматриваемым склеритам. Действительно, объемные буллярные камеры у монимотрохид отсутствуют; вместо широкой скапы имеется тонкий клювовидный вырост; идентифицировать ни одну из 2 ямок не удастся, так как вместо них обнаруживаются непременно 3 самостоятельных отверстия, перфорирующих стенки пустотелого склерита. Приведенные доводы заставляют отказаться от использования существующей «рамусной» терминологии и описывать особенности строения этих склеритов, исходя из названий, адекватных их действительной тонкой организации.

В целом рамусы изученных монимотрохид сводимы к пластинке с продольным медиальным ребром, придающим ей обращенную Т-образную форму (рис. 12, 3—5, 7). Строение самой пластинки сложно и многообразно. В наиболее простом виде, как например у *Filinia longiseta*, она плоская и прямоугольная (рис. 11, Б); в большинстве других случаев — дуговидна в своем поперечном сечении и значительно, часто неравномерно, расширена в базальном и суббазальном отделах (рис. 8, 4). Идущее вдоль пластинчатого склерита вертикальное ребро, которое назовем кристой (*crista*, гребень), отчленяет внутреннюю склеропилиарную поверхность пластинки от экстернальной, желобообразной. Последняя принимает на себя дробящие удары укусовых зубов, в силу чего ее обозначим как молярную поверхность (*mola*, жернов). Как правило, на верхнем крае кристы имеется неглубокое рассечение или мно-

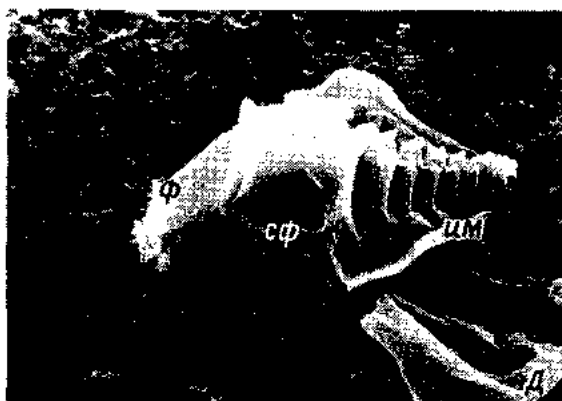
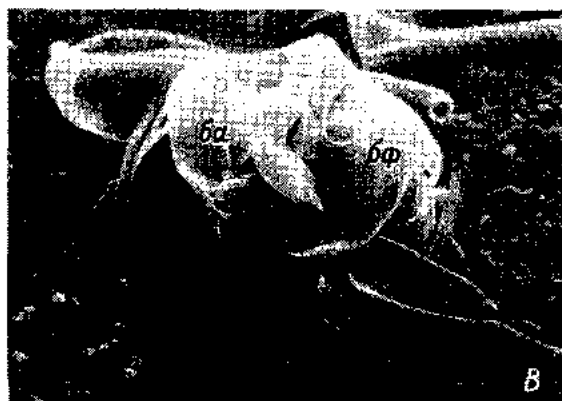


Рис. 11. Особенности строения рамулов и их дериватов у различных коловраток.

A - *Dissotrocha aculeata*; B - *Filinia longiseta*; B - *Cephalodella forficula*; Г - *Epiphanes brachionus*; Д - *Keratella quadrata*; E - *Proales doliaris*; Ж - *Brachionus calyciflorus*; З - *B. rubens*. сф - сателлит. Остальные обозначения те же, что и на рис. 8, 10.

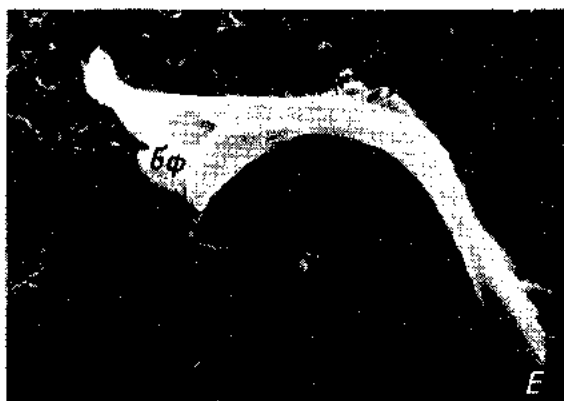
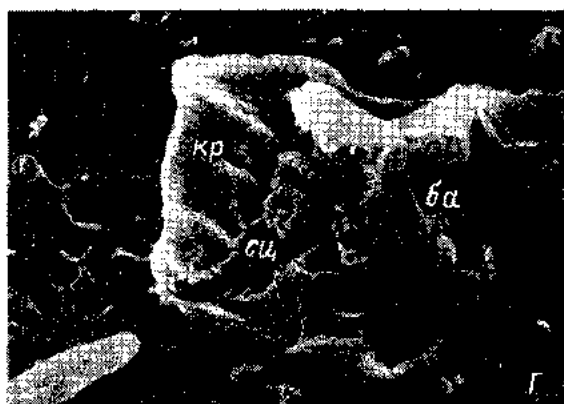


Рис. 11 (продолжение).



Рис. 11 (продолжение).

гочисленные бугорки-туберкулы. Туберкулярные кресты особенно характерны для видов рода *Filinia* (рис. 11, Б; 8, 4). Другим мнимотрохидам более свойственно рассечение кресты. Ее форма и пространственная ориентация у различных представителей группы значительно варьируют. Изменение ее направленности сопровождается переориентацией молярной поверхности, которая может располагаться либо экстерналино, как например у *Filinia longiseta* и *Pompholyx complanata*, либо почти интерналино, как у *Sinantherina semibullata* и *Lacinularia ismailoviensis*. Особенно сильно развивается молярная поверхность у *Hexarthra mira*, у которой 2 чашевидных полукружия рамусов смыкаются своими крестами медиально. Последние волнообразно изогнуты и образуют характерные чередующиеся на обоих склеритах углубления, соответствующие базальным укусным зубцам. Такие углубления кресты и рамусовой пластинки условимся обозначать укусными импрессиями (*impressio*, впадина) (рис. 8, 4).

У большинства изученных мнимотрохид апикальные отделы

рамусов клювообразно вытянуты и изогнуты, в связи с чем этот обособленный отдел склеритов получает наименование ростеллюма (rostellum, клювик). Интернальная поверхность ростеллюмов несет многочисленные склеропилии, в расположении которых лишь изредка удается обнаружить продольную упорядоченность.

Расширенный базальный отдел рамусов также снабжен интернальным вооружением, однако форма и расположение волосков существенно отличаются от таковых ростеллюма. Специализированные склеропилии базальной части рамусов сгруппированы в пакеты, что резко выделяет их из общей каймы интернального вооружения (рис. 10, Б). Форма этих структур также отлична от таковой обычных ростеллярных волосков: они либо длиннее, либо снабжены несколько вздутым дистальным завершением, либо иначе изогнуты. Такие специализированные структуры станем называть сарциопилиями (sarcio, пакет), а участок рамусов, на котором они расположены — констриктором (constrictor, сжиматель), тем самым противопоставляя его ростеллюму. У *Lacinularia ismailoviensis* и *Conochiloides natans* сарциопилии образуют тесную многорядную щетку, направленную экстернально. Рамусы в основании такой щеточки глубоко рассечены. При крайне слабом развитии у этих видов медиальных крест сарциопилиарные ряды формируют стенку, воспринимающую дробящие удары укусовых зубов (рис. 8, 2, б; 10, Б). Базально ряды рамусного вооружения могут завершаться поперечными пластинками, состоящими, по-видимому, из тесно сросшихся сарциопилиарных элементов.

Степень развития отделов рамуса и его вооружения неодинакова и в различных сочетаниях проявляется у конкретных представителей монимотрохид. Так, рамусы *Filinia* и *Pompholyx* лишены ширококонического отдела. Основное тело склерита у *Filinia* формирует рамусная пластинка, и склеропилии ее очень длинны (рис. 11, Б). Напротив, у *Pompholyx* наибольший вклад в формирование рамусов принадлежит кресте, а склеропилии почти не развиты. При усиленном развитии пластинчатых тел рамусов, что имеет место у *Hexarthra*, ростеллярный отдел почти не выражен. Креста и интернальный край пластинки растут навстречу друг другу таким образом, что склеропилиарная кайма, все глубже погружаясь между ними, в конечном итоге полностью «замуровывается» под срастающимися сводами этих пластинок. Склеропилии при этом подвергаются сильной редукции и, вероятно, частично срастаются с пластинчатыми сводами.

Приведенное описание относится к интернальной и экстернальной сторонам склеритов. Эти поверхности рамусов, обращенные к маллеусам и к главной оси мастакса, ничем не выделяют их составного, многочастного характера. Сложность конструкции рамусов во всей своей полноте проявляется при рассмотрении их инфернальной поверхности. Именно с этой стороны склериты формируют скульптурно сложные ребра и отростки. В случаях незначительного развития таких структур, например у *Filinia*, инфернальная поверхность рамусной пластинки разделена 2 почти

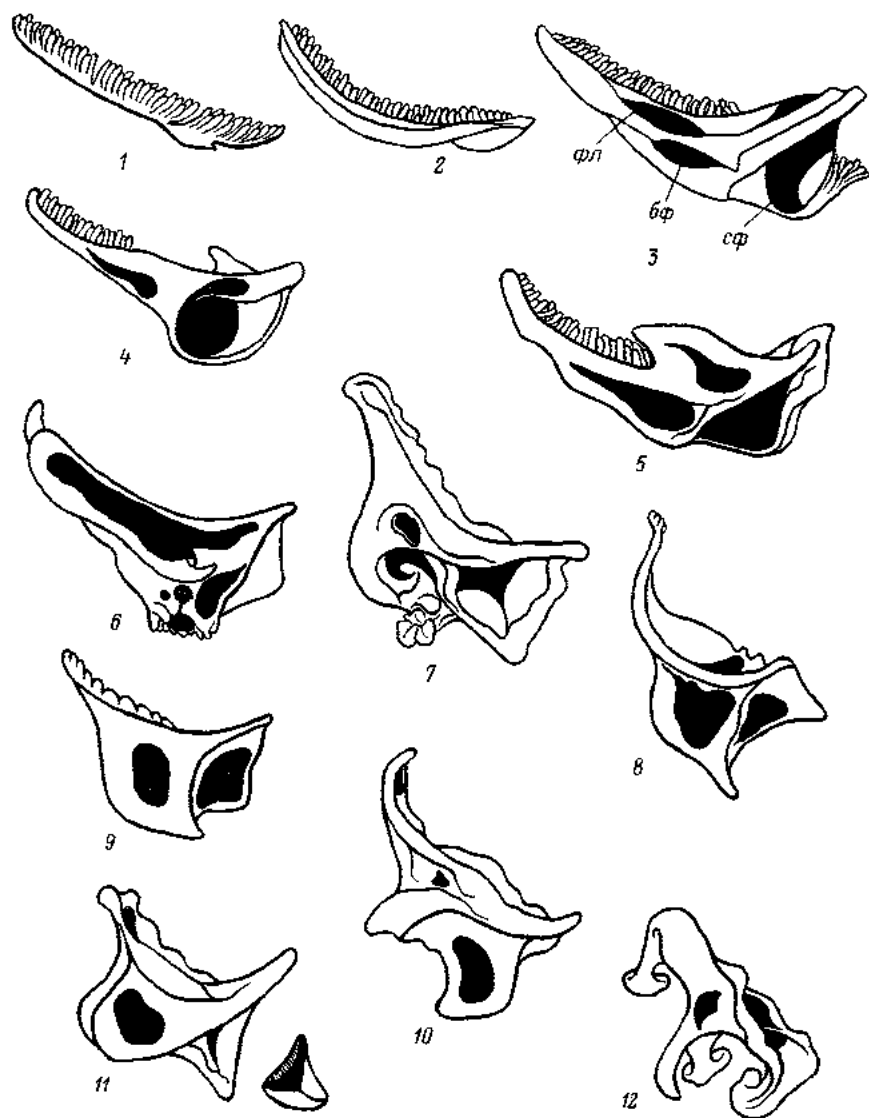


Рис. 12. Трехчастное строение рамулов бдезалоид, монимотрохид и некоторых плюимид.

1 — *Mniobia orta*; 2 — *Rotaria tardigrada*; 3 — *Lacinularia ismailoviensis*; 4 — *Sinantherina semibullata*; 5 — *Conochiloides natans*; 6 — *Trichotria curta*; 7 — *Hexarthra mira*; 8 — *Euchlanis dilatata*; 9 — *Dipleuchlanis propatula*; 10 — *Notholen acuminata*; 11 — *Brachionus calyciflorus*; 12 — *Lecane lunaris*. Заштрихованы отверстия камер: апикальной — фенеструлы (фл), базальной — базифенестры (бф) и суббазальной — суббазифенестры (сф).

поперечно идущими ребрами, продолжающимися в суббазальном направлении самостоятельными отростками. Подобные выросты четко выражены у *Sinantherina*, *Lacinularia* и *Conochiloides*. Поперечные ребра почти полностью скрываются от наблюдения под своими сильно разросшимися отростками, которые будем называть трабекулами (trabecula, перекладина). Последние продолжаютс я вдоль всего рамуса к его суббазальному отделу. В результате инферальная сторона рамусной пластинки превращается в объемное решетчатое тело, составленное 3 изолированными камерами сложной конфигурации (рис. 8, 4). Каждая из этих камер открывается собственным отверстием. Трабекулы, ооконтуривающие такие отверстия, в большинстве случаев позволяют надежно установить порядок расположения камер.

В наиболее простом виде камеры последовательно располагаются вдоль длины рамусного склерита (рис. 8, 4). Согласно этой особенности их локализации, вводимая система обозначений данных отделов приобретает следующий вид. Первую камеру, формируемую ростеллюмом, назовем апикальной. Топографически она полностью совпадает с апикальной зоной всей склеритной системы. Соответственно вторую и третью рамусные камеры назовем базальной и суббазальной. Стенку, отделяющую апикальную камеру от базальной и продолжающуюся отростком вдоль рамуса, обозначим как апикальную трабекулу. Перегородка, разграничивающая базальную и суббазальную камеры, также продолжается продольным отростком сложной конфигурации — базальной трабекулой. Наконец, склеритные выросты последнего отдела получают наименование суббазальной трабекулы. Собственные отверстия апикальной, базальной и суббазальной камер назовем соответственно фенеструлой, базифенестрой и суббазифенестрой (fenestrula, fenestra, окошечко, окно).

Пространственное положение камер и роль их склеритных обочек в формировании объемного тела рамуса у различных *Mopnotrochida* неодинаковы (рис. 12, 3—5, 7). Однако общая схема построения трабекулярной решетки достаточно стабильна. Наиболее отчетливо принципиальная схема формирования объемного рамуса проступает в мастаксе *Lacinularia ismailoviensis*. Широкая суббазифенестра рамусов этой коловратки ооконтуривается пластинчатой суббазальной трабекулой, кольцеобразно охватывающей всю крайнюю камеру. Таким образом, скелетная пластинка суббазальной трабекулы формирует поперечное кольцо, дистально завершающееся в области склеронильярной каймы. Некоторые незначительные детали тонкой организации рамусов дают основание предполагать, что именно вовлечение склеритного материала суббазальной трабекулы в формирование констрикторного отдела обуславливает его дифференциацию и усиленное развитие.

У остальных камер рамусов вдоль оси склерита имеются 2 пластинчатые отростки — апикальная трабекула, ограничивающая фенеструлу, и базальная, формирующая одну из сторон базифенестрального отверстия. Обе трабекулы прирастают к субба-

зальному кольцу и продолжают за его пределами в виде самостоятельных отростков. В области базифенестры апикальная трабекула срастается с базальной и от нее в сторону отходит конический отросток, традиционно обозначаемый как алюла. У некоторых мнимотрохид, таких как *Conochiloides*, базальная трабекула сразу за суббазальным склеритным кольцом поворачивается экстерналино и, по-видимому, участвует в формировании базальных апофизов.

Форма отверстий и трабекулярных перекрытий рамусных камер варьирует. Между балковидными трабекулами, как правило, расположены щелевидные просветы. Расширение и срастание трабекул в единую поверхность сопровождаются закруглением контуров и уменьшением отверстий (рис. 12, 3—5, 7). Локализация отверстий также весьма разнообразна, что вызывается неравномерностью разрастания отдельных частей рамусов. Швы, разграничивающие элементы таких комплексных склеритов, удается обнаружить крайне редко. Причина этого кроется в суперфициальном срастании трабекулярных пластин и прогрессирующей склеротизации рамусов, завершающейся образованием монолитных объемных элементов мастакса.

Поперечные «кольца» суббазальных трабекул соседних рамусов находятся в непосредственной близости друг к другу. Именно в этой зоне формируется их подвижное сочленение. Непосредственно к данному участку подходит широкая пластинка, ориентированная в зеркальной плоскости мастакса. Этот склерит не встречается у бделлоидных коловраток и традиционно называется фулькрумом. Он направлен суббазально под некоторым углом к главной оси челюстного аппарата. Внутренняя структура фулькрума рельефно проступает на его поверхности в виде склерофибрилл необычайно большого диаметра, тесно консолидированных между собой и идущих совершенно параллельно фулькральной оси. Дистально фулькрум завершается либо небольшой бугорчатой пластинкой, либо расщепляется на отдельные волокна. У *Hexarthra* фулькрум приобретает форму трапециевидной пластинки и его волокна 2 тесно сближенными рядами продолжают кайму рудиментов склеропилярного вооружения. Детальное исследование места соединения склеритов позволило обнаружить суперфициальное срастание склерофибрилл фулькрума с рамусами. Полоса такой спайки узкая, а сами фулькральные волокна уплощены. Никаких признаков погружения склерофибрилл в толщу рамусного склерита найти не удается.

Какова же природа фулькрума? Убедительный ответ на этот вопрос дает специфика его тонкого строения. Так, толщина фулькральных склерофибрилл составляет 0.20—0.25 мкм, что в точности соответствует размерному диапазону, свойственному склеропилям рамусов. Внутренние склерофибриллы истинных склеритов мастакса всегда на порядок тоньше. Двухрядность и исключительная упорядоченность в расположении волокон фулькрума также совершенно не характерны для арматурных сетей настоя-

щих склеритов. Наконец, отмеченное у некоторых представителей данной группы естественное продолжение склерофибриллами фулькрума сарциопилярных рядов также не находит объяснения с позиций случайного совпадения их локализации и пространственной ориентации. Эти аргументы приводят к совершенно однозначному выводу о склеропилярном происхождении данного элемента мастакса. Итак, фулькрум — не полноправный склерит челюстного аппарата, а всего лишь консолидация сильно вытянутых, стропообразных склеропилий, простирающихся от дистальных рудиментов суббазального отдела рамусов до кольцевых трабекул. Наряду с апикальными неспециализированными склеропилиями и базальными сарциопилиями фулькрум — третий суббазальный фрагмент и вариант дифференциации склеропилярной каймы рамусов. Длина этого псевдосклерита у монимотрохид варьирует в пределах 3—18 мкм (см. таблицу).

Отряд *Ploimida*. Строение рамусов коловраток данной группы многообразно (рис. 12, 6, 8—12; 13, 1—13). Перестройки осевых отношений в склеритном комплексе, связанные с его пространственной переориентацией, функциональные субституции между компонентами скелетной системы преобразуют и рамусы пloiмид. Такие трансформации, осуществляющиеся в совершенно различных направлениях, приводят к неодинаковым результатам, что послужило основанием для выделения в рамках *Ploimida* 4 самостоятельных отрядов [9, 11]. Рассматривать строение рамусов пloiмид представляется более естественным именно в составе этих новых группировок.

Отряд *Transversiramida* (nom. nov.). Главная ось челюстного аппарата и продольные оси рамусов расположены почти под прямым углом к оси буккальной трубки. Последняя не проходит между рамусами. Сами склериты обычно монолитные, базоапикально короткие, со вздутым базальным отделом, полностью отвечающим традиционному понятию булла. Молярная поверхность ясно обособлена и имеет форму или неглубокой ступки, лежащей в плоскости рамусов, или узкой полоски, плавно переходящей в высокую, глубоко импрессируемую кресту. Ростеллюм либо сильно редуцирован, как например у представителей семейств *Brachionidae* и *Eriphanidae*, либо преобразован в тонкий клювовидный отросток, как у коловраток семейств *Euchlanidae*, *Trichotriidae* (рис. 12, 6, 8—11). Обычно алюла небольшие или не развиты вовсе. Исключение составляют виды сем. *Lecanidae*, у которых эти отростки велики (рис. 12, 12).

Склеропилярное вооружение сохраняется только у представителей *Proalidae* и *Eriphanidae* (рис. 11, Г). Рамусы коловраток большинства других семейств этой группы склеропилий не несут, и их роль выполняют грубые выступы или туберкулы кресты. Чаще в составе рамусов обнаруживаются 3 камеры, идентифицирующиеся по самостоятельным отверстиям. Только у *Brachionus* и *Dipleuchlanis* их гомологизация затруднена (рис. 12, 9, 12). Рамусы *Brachionus* снабжены 2 отверстиями — фенеструлой, почти пол-

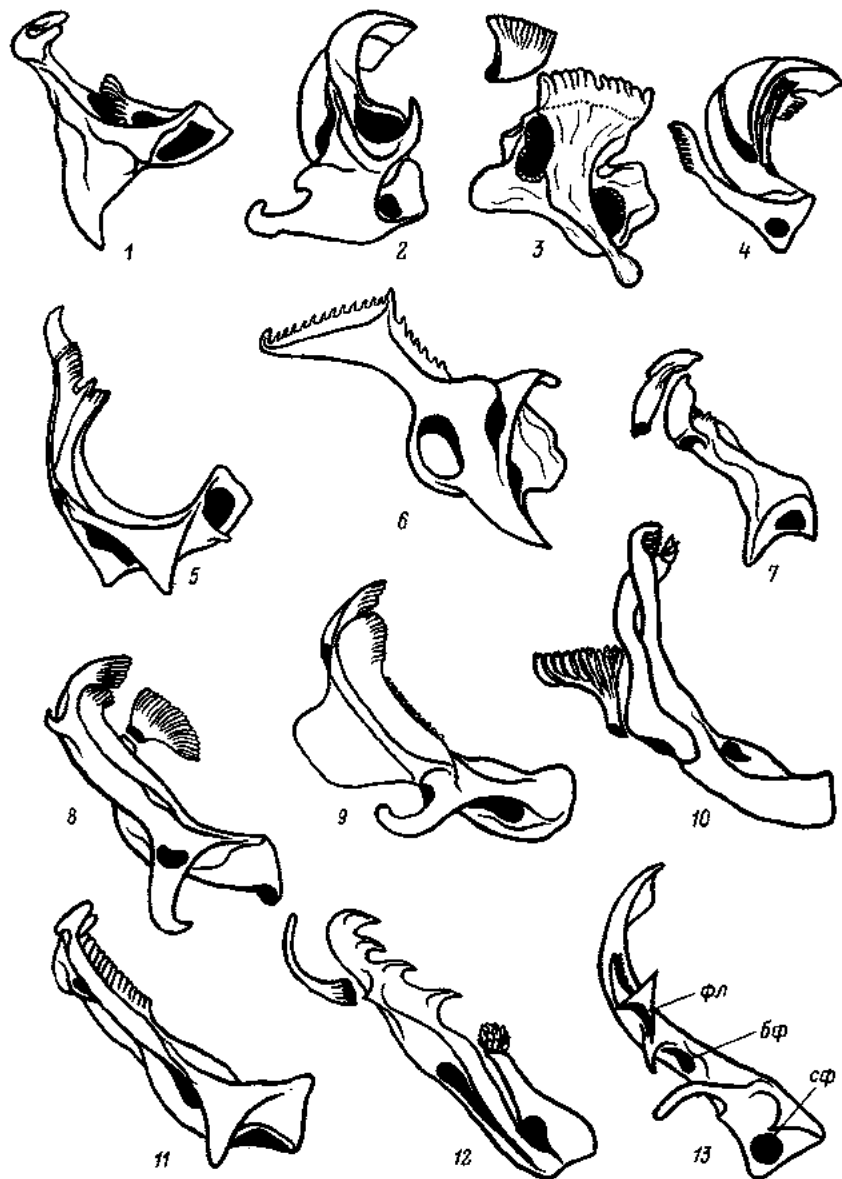


Рис. 13. Трехчастное строение рамулов основных групп Ploimida.

1 — *Taphrocampa selenura*; 2 — *Notommata tripus*; 3 — *N. atlantoides*; 4 — *Cephalodella gibba*; 5 — *Enteroplea lacustris*; 6 — *Eothinia elongata*; 7 — *Lindia torulosa*; 8 — *Itura myersi*; 9 — *Tetrasiphon hydrocora*; 10 — *Dicranophorus caudatus*; 11 — *D. forcipatus*; 12 — *Harringtonia eupoda*; 13 — *Asplanchna sieboldi*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 12.

ностью зарастающей у взрослых коловраток, и, по-видимому, базифенестрой. Третьего отверстия на рамусах нет, но в их суббазальной области располагается самостоятельный склеритный фрагмент, названный нами сателлитом (satellites, спутник) (рис. 11, Ж, 3; 12, 11). Ряд особенностей строения этого элемента и рамусов приводит к выводу о гомологичности сателлита суббазальной камере рамусов. Отсюда и крупное отверстие, расположенное на сателлите, может сопоставляться с частью суббазифенестры. У *Dipleuchlanis* утрата третьей рамусной камеры не связана с ее отделением от основного тела склерита и, вероятно, вызвана значительной редукцией апикального отдела.

Взаиморасположение камер, степень развития каждой из них и соответственно вклад в формирование рамусного склерита различны у *Trichotria*, *Euchlanis*, *Notholca* и *Lecane* (рис. 12, 6, 8—12). В наиболее ярком виде дифференциация рамусных камер проявляется в расчленении сложного склерита на составляющие его элементы. Кроме уже рассмотренного случая с отчленением суббазальной камеры — сателлита — в пределах данной группы обнаруживаются и примеры обособления, вплоть до отделения, базальных камер. Таковы, например, рамусы *Proales doliaris*, обладающие трубчатыми, почти автономными базальными отделами (рис. 11, Е). Размеры рамусов трансверзирамид составляют 9.8—38.3 мкм (см. таблицу).

Отряд *Saeptigramida* (nom. nov.). Положение рамусов в буккальной трубке у представителей данной группы также поперечное, однако пищевой канал проходит не над склеритами, как у коловраток предшествующей группы, а между ними. Сюда относятся обширные семейства *Notommataidae* (исключая род *Itura*), *Trichocercidae*, *Gastropodidae* и *Synchaetidae*. Рамусы этих коловраток чрезвычайно разнообразны. В их строении отмечаются неодинаковые тенденции морфологических преобразований, приводящие либо к монолитным компактным рамусам, либо, напротив, к уплощенным, расширенным (рис. 13, 1—6). Между тем даже среди столь несхожих склеритов почти всегда удается найти сходство, заключающееся в соответствии их строения общей схеме организации рамусов *Monimotrochida*. Так, реперные отверстия не только почти всегда обнаруживаются, но в большинстве случаев надежно гомологизируются с тем или иным их типом. У *Notommata allantois*, исходя из расположения алюла и склеритного материала трабекул, удастся определить, что крупная базифенестра занимает срединное положение между небольшой фенеструлой и суббазифенестрой. Фенеструла маркирует апикальную камеру, преобразованную в пластинчатый склерит, обособляющийся от основного тела рамуса (рис. 13, 3). Этот элемент традиционно определяется как эпифарингеальная пластинка. Ясно, что в этой ситуации наблюдается не появление в скелетном комплексе мастакса нового склерита, а распад исходно трехчастного рамуса, сопровождающий его специализацию. Выше отмечались подобные случаи обособления суббазального и базального отделов рамуса. Эпифарин-

геальная пластинка *N. allantois* — пример автономизации апикальной части рамуса. Сходную природу, по-видимому, имеют и эпифаринксы *Trichocerca*, и оральные пластинки *Enteroplea*. Сильно обособлена базальная камера у *Cephalodella*, где она преобразуется в мощный базиапофиз, соединяющийся с остальным склеритом лишь в своем основании (рис. 13, 4). Интернально базиапофизы *Cephalodella* снабжены зубчатой гребенкой. Суббазальные камеры трансформированы в широкодуговидные пластинки, подвижно сочленяющиеся между собой как в своей суббазальной, так и в апикальной части. Первое из этих соединений — типичное фулькральное, второе осуществляется за счет переплетения тонких выростов апикальных областей суббазальных камер. Этот тип эластичного сочленения назовем флексусным (flexus, переплетение). Апикальная камера у *Cephalodella* редуцирована до лигаментообразного придатка, примыкающего к суббазальному отделу склерита.

Преобразование рамусов в пластинчатые склериты свойственно также *Eothinia*, *Enteroplea*, *Bipalpus*, *Synchaeta*. Для таких рамусов характерна утрата обширных внутренних полостей. Отверстия камер оказываются трудноразличимыми (рис. 13, 5, 6). Максимальные размеры таких склеритов у септирамид укладываются в диапазон 6.7—55.2 мкм (см. таблицу).

Отряд *Saltiramida* (nom. nov.). Группа включает представителей сем. *Asplanchnidae* и характеризуется уникальной способностью к мгновенной переориентации челюстного аппарата в буккальной трубке. В норме крупные рамусы располагаются поперечно по отношению к оси глотки. Однако при схватывании пищевого объекта они резко поворачиваются и выдвигаются наружу. При этом они занимают продольное глотке положение. Рамусы этих коловраток клещеобразны, а сами склериты либо пластинчатые, либо прутьевидные. Все 3 камеры и их отверстия надежно идентифицируются (рис. 10, Д; 13, 12, 13). Наибольшего развития достигает базальный отдел, составляющий основу трехчастной рамусной конструкции. У *Harringia*, и возможно у *Asplanchna*, в построение апикальных отделов базальных камер вовлекается склеритный материал ункусов. Последний обнаруживается в виде зубцов, сохраняющих свои экстернальные швы. Апикальные камеры рамуса у всех *Saltiramida* подвергаются редукции, и их дериваты представлены палочковидными «уздечками» (*Harringia*) или гребенчатыми пластинками сложной конфигурации (*Asplanchna sieboldi*). Суббазальный отдел развит незначительно и участвует в формировании только сочленовного отдела (рис. 13, 12). У *Harringia* эта камера уплощена и апикально вооружена склеропилиями.

Каждый отдел рамуса *Asplanchna sieboldi* снабжен выростом — апофизом. Существующая в ротаториологической литературе интерпретация рамусных отростков у *Asplanchna* неоднозначна. Так, крупные, рукояткоподобные выросты буллярного отдела трактовались и как алюла, и как базальные апофизы [17, 18]. Проведен-

ное нами изучение тонкого строения рамусов *Asplanchna* и других коловраток дало основание рассматривать крупный, срединный отросток как базиапофиз. Алюла — продукт апикальной трабекулы, в форме остроугольной пластинки отходит от рамуса между фенеструлой и базифенестрой. Небольшой отросток, не единственный у молодых особей, который локализуется в сочленовном отделе рамусов, в свою очередь должен определяться как суббазальный апофиз. Размеры рамусов салтирамид составляют 43.3—155.8 мкм (см. таблицу).

Отряд *Antrorsiramida* (nom. nov.). Коловраток этой группы объединяет продольное буккальной трубке расположение рамусов, причем апикальные отделы последних направлены к ротовому отверстию. Сюда относятся представители сем. *Dicranophoridae*, *Lindiidae* (?) и род *Itura*, прежде включавшийся в сем. *Notommatidae*. Так же как и срединные склериты предыдущей группы, рамусы *Antrorsiramida* представлены 3 продольно расположенными камерами, из которых 1 достигает наибольшего развития. Однако в отличие от *Saltiramida* основное тело рамусного склерита в этой группе формируется чрезвычайно развитым суббазальным отделом (рис. 10, Ж, 3; 13, 7—11). Единственный экстерналино направленный вырост, отходящий от таких рамусов, у *Dicranophorus* и *Lindia* представлен прямым суббазальным апофизом. Аналогичный изогнутый отросток у *Itura* и *Tetrasiphon* надежно идентифицируется как базиапофиз. Апикальные камеры рамуса рудиментарны и демонстрируют ярко выраженную тенденцию к обособлению от основного склеритного тела. Именно такова природа оральных пластинок *Itura*, элементов псевдомаллеуса *Lindia* и ветвистых придатков *Dicranophorus caudatus* (рис. 13, 10). У *D. forcipatus*, *D. grandis* и *Tetrasiphon hydrocora* эти камеры не отчленяются от рамуса и участвуют в формировании апикальных областей составного склерита (рис. 13, 9, 11). Общая редукция, особенно отделение апикальных камер от рамуса, затрудняет обнаружение их реперных отверстий. Размеры фенеструл у *Antrorsiramida* невелики, а контуры этих отверстий на дериватах камер неопределенны.

Базальные отделы также могут подвергаться значительной редукции (*Lindia*) и склонны к обособлению от главного тела рамуса (рис. 13, 7). Морфологическую автономность базальной камеры наглядно демонстрирует *Dicranophorus caudatus*, у которого она формирует совершенно самостоятельную ветвь, лишь в основании связанную с более мощным суббазальным отделом. Частично срастаются идентичные камеры-ветви и у *Itura* (рис. 13, 8). Базальные и суббазальные камеры других антрорзирамид слиты в более тесные конгломераты.

Интернальное вооружение рамусов специализировано и, как правило, не сопоставимо со склеро- или сарциопилиями. Обращенные друг к другу поверхности склеритов снабжены грубыми зубцами, расположение которых строго упорядочено. Имеющийся в настоящее время материал не позволяет окончательно установить

природу рамусных зубцов антрорзирамид. Однако вторичность их появления, связанная с глубокой специализацией, по существу, единичной камеры рамуса, несомненна. Доводом в пользу этого утверждения служит возникновение сходной гребенчатой зубчатости на обособленных базальных камерах-апофизах у *Cephalodella*.

Апикально рамусы *Itura* и большинства Dicranophoridae снабжены разнообразно устроенными структурами, обеспечивающими механическое сцепление этих склеритов с укусными зубами. Данные образования, которые станем обозначать как кардальные апофизы (cardo, замок), представлены у *Itura* 2 изогнутыми отростками. Последние ограничивают продольную подвижность ункуса и вместе с ним формируют сложное кардальное сочленение укусно-маллеусных звеньев. Большинство коловраток сем. Dicranophoridae имеет кардальные апофизы, дополненные настоящими суставными поверхностями. Разнообразие и специфичность строения кардальных апофизов позволяют рассматривать их форму в качестве перспективного диагностического признака в таксономии данной группы. Размеры рамусов антрорзирамид обычно варьируют в пределах 18.5—78.3 мкм (см. таблицу).

Приведенное морфологическое описание склеритов мастакса коловраток далеко не исчерпывает всего их многообразия. Однако этот фактический материал достаточен для анализа принципиальной организации склеритного комплекса челюстного аппарата и реконструкции прототипа скелетной системы, давшей начало всему разнообразию мастаксов. Присутствие на склеритах надежных реперных признаков и наличие последовательных переходов от полимерных челюстных систем бделлоид к высокоспециализированным олигомерным мастаксам плонмид дают основания считать все разнообразные скелетные системы мастакса полностью гомологичными. Последние сомнения в правомочности гомологизации различных мастаксов устраняются отсутствием каких-либо склеритных «новоприобретений». Действительно, все встреченные дополнительные элементы мастакса — плеуральные палочки, оральные и эпифарингеальные пластинки, элементы псевдомаллеуса, сателлиты и ветвистые структуры — при детальном анализе тонкого строения склеритного комплекса оказываются дериватами исходно полимерной системы. Таким образом, полимерность челюстного комплекса, сохранившаяся в наиболее полном виде только у бделлоид, безусловно, оказывается важнейшей чертой его прототипа (рис. 14, 1—8). Другая принципиальная особенность прототипа скелетного комплекса, его продольная трехчастность, определяется инвариантностью трехчастности основных склеритов мастакса и фрагментации укусного ряда.

Первичная примитивность организации рамусов и манубриев бделлоид наряду с ясной оформленностью укусных элементов дает основание считать отдельный укусный метамер (зуб или копьевидную планку) исходной склеритной структурой прототипа челюстного аппарата. Анализ тонкого строения и морфогенеза

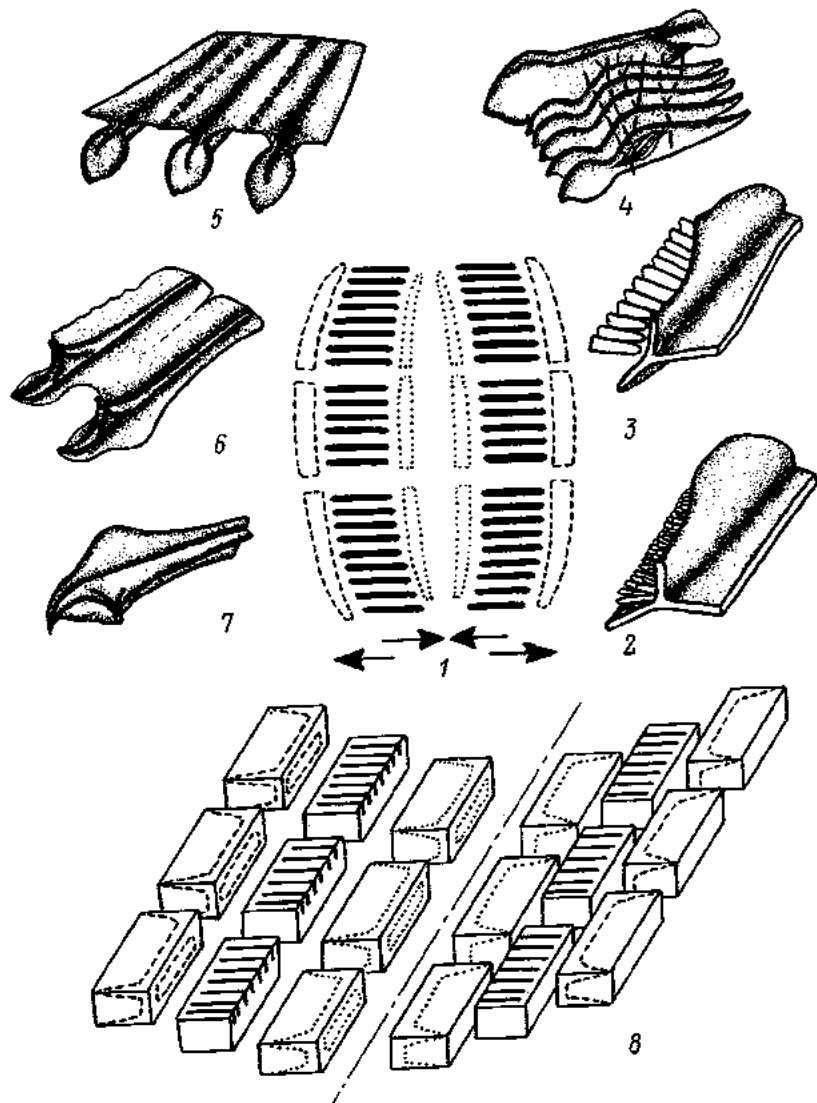


Рис. 14. Прототип строения скелетной системы мастакса и его склеритов.

1 — прототип склеритного комплекса (стрелками отмечен характер движения скелетных элементов); 2 — прототип рамуса; 3 — то же манубрия; 4 — организация ункусного ряда современных бделлоид; 5 — то же плевмид; 6 — ункус *Brachionus calyciflorus* на ранних этапах формирования; 7 — прототип ункусного склерита; 8 — пространственная организация 18 клеток — склеробластов (2-6 — фрагменты).

ункусных зубов различных коловраток позволяет воссоздать следующий «прообраз» универсального ункусного метамера. Он представлен удлиненной тонкой пластинкой, образующей продольную складку — ребро с одной стороны и бороздку, сопровождающую это ребро, с противоположной. Длина такого склерита составляет 5—15 мкм. Дистальный отдел вертикального ребра увеличен и снабжен серповидной выемкой, придающей зубцу метамера когтевидную форму (рис. 14, 4, 6, 7). Первоначальный облик манубриев и рамусов идентичен (рис. 14, 2, 3). Это пластинки с одним продольным ребром (гребнем). Дистально вдоль пластинчатых склеритов расположены ряды полимерных структур (зубов или склеропилий), а проксимально в виде ребер, трабекул, поперечных пластинок намечаются зачатки 3 камер, окончательно оформившихся лишь впоследствии.

* * *

Обнаруженные особенности тонкой организации склеритной системы мастакса и базирующаяся на этом основании реконструкция ее прототипа заставляют искать ответы на целый ряд вопросов, из которых два следующих представляются нам центральными. В чем кроется причина неизменного подразделения скелетного комплекса на 3 продольных фрагмента? Какова природа этой уникальной склеритной системы?

Исчерпывающий ответ на данные вопросы, безусловно, может дать только дальнейшее электронно-микроскопическое изучение склеритов коловраток и близких групп червей. Однако фактический материал, полученный в ходе данного исследования, а также накопленный в мировой зоологической литературе, предоставляет, хотя и в рамках наиболее вероятных гипотез, вполне определенные ответы. Так, особенности строения склеритных камер наряду с хорошо известным для коловраток интрацеллюлярным способом образования склеритов [2, 15, 16] дают серьезные основания предполагать участие 3 автономных клеток-склеробластов в формировании отдельного рамуса, манубрия и фрагмента ряда ункусных метамеров. В последнем случае приходится допустить образование серии самостоятельных ункусных зубов в пределах одной клетки. В пользу этого говорят склерофибриллярная «сшивка» метамеров, их тесное расположение, редукция крупных фрагментов ункусного ряда, общая малочисленность клеток челюстного аппарата, совершенно не сопоставимая с большим количеством ункусных метамеров, а также непосредственные наблюдения Келлера и Хайса [24]. Учитывая изложенное, мастаксе коловраток может быть представлен в виде исходной (и в целом неизменной) восемнадцатиклеточной модели автономных склеробластов (рис. 14, 1, 8). Широкие комбинационные возможности, сопровождающие конкретные специализации отдельных склеробластов, легко объясняют существование многообразных вариантов мастакса при неизменности его принципиальной организации.

Склеритный комплекс челюстного аппарата по своим морфологическим признакам и функционированию настолько своеобразен, что не находит естественных аналогов ни среди примитивных кольчатых червей, ни среди турбеллярий, обладающих склеротизированными челюстями [11]. Между тем прототип укусного метамера удивительно сходен со склеритными структурами цестод [8], а общий план построения скелетного комплекса матакса принципиально подобен таковому фиксаторных аппаратов моногеней. Специфика развития и строения скелетных элементов у цестод и моногеней позволила вскрыть их гомологичность и доказать филогенетическую близость этих церкомерных червей [1]. Если сходство склеритных комплексов коловраток и церкомерных червей определяется не случайным совпадением, что, на наш взгляд, почти невероятно, то они, как и эти группы животных, должны были иметь общие истоки происхождения.

Литература

1. Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.: Л., 1957.
2. Евдонин Л. А. Кутикула в онто- и филогенезе аннелид // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л., 1983.
3. Коренева Е. А. Межродовые различия в ультраструктуре матакса в сем. Brachionidae // Коловратки. Л., 1985.
4. Кутикова Л. А. Коловратательный аппарат, как ключевая структура в эволюции коловраток // Отчеты науч. сессии Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1968 г. Л., 1969.
5. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970.
6. Кутикова Л. А. (Kutikova L. A.) Parallelism in the evolution of rotifers // Hydrobiologia. 1983. Vol. 104.
7. Кутикова Л. А. Особенности диагностики таксонов у коловраток // Коловратки. Л., 1985.
8. Маркевич Г. И. Ультраструктура хитиноидного вооружения корацидия *Triacanthophorus nodulosus* (Pallas, 1781) // Докл. АН СССР. 1984. Т. 278, № 4.
9. Маркевич Г. И. Основные направления видоадаптивной эволюции коловраток. Челюстной аппарат // Коловратки. Л., 1985.
10. Маркевич Г. И. Ультратонкая морфология матаксов коловраток: 1. Bdelloidea // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1985. № 68.
11. Маркевич Г. И. Функциональная морфология челюстного аппарата коловраток: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1987.
12. Маркевич Г. И., Коренева Е. А. К методике подготовки матаксов коловраток для растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10.
13. Beauchamp P. Recherches sur les Rotifères: les formations tegumentaires et l'appareil digestif // Arch. zool. exp. et gen. 1909. Ser. 4, N 10.
14. Beauchamp P. Classe des Rotifères // Traité de Zoologie. Anatomie, Systematique, Biologie. Paris, 1965. Vol. 4, fasc. 3.
15. Clement P. Ultrastructural research on rotifers // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1977. Vol. 8.
16. Clement P. Phylogenetic relationships of rotifers, as derived from photoreceptor morphology and other ultrastructural analyses // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
17. Edmonson W. T. Fresh-water biology. New York, 1959.
18. Gilbert G. G. Dietary control of sexuality in the rotifer *Asplanchna brightwelli* Gosse // Physiol. Zool. 1968. Vol. 41.
19. Gilbert G. G., Birky W. J., Wurdak E. S. Taxonomic relationships of *Asplanchna brightwelli*, *A. intermedia*, and *A. sieboldi* // Arch. Hydrobiol. 1979. Vol. 87, N 2.

20. *Gosse P. H.* On the structure, functions and homologies of the manducatory organs in the class Rotifera // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B*, 1856. Vol. 1, N 46.
21. *Harring H. K., Myers F. J.* The Rotifer fauna of Wisconsin // *Trans Wisconsin Acad. Sci., Arts. Letters*. 1922. Vol. 20.
22. *Hymen L. H.* The invertebrates: Acantocefala, Aschelminthes and Euprocta. The pseudocoelomate bilateria. Rotatoria. New York etc., 1951. Vol. 3.
23. *Knight-Jones E. W.* Relations between Metachronism and the direction of ciliary beat in Metazoa // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1954. Vol. 95, N 4.
24. *Koehler J. K., Hayes T. L.* The Rotifer Jaw: A scanning and Transmission electron microscope study: 1. The trophi of *Philodina acuticornis odiosa* // *J. Ultrastruct. Res.* 1969. Vol. 27.
25. *Koehler J. K., Hayes T. L.* The rotifer Jaw: A scanning and transmission electron microscope study: 2. The trophi of *Asplanchna sieboldi* // *J. Ultrastruct. Res.* 1969. Vol. 27.
26. *Koste W.* Rotatoria: Die radertiere Mitteleuropas (Überordnung Monogononta). Berlin; Stuttgart, 1978.
27. *Martini E.* Studien über die Konstanz histologischer elemente: 3. Hydatina senta // *Ztschr. wiss. Zool.* 1912. Vol. 102.
28. *Remane A.* Rotatorien // *Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen der Tierreichs*. Leipzig. 1929—1933. Bd 4, T. 2. Buch 1, Lfg 1—4.
29. *Sali G. W., Sabbadini G. F., Commings M. L.* Trophi morphology relative to food habits in six species of rotifers (Asplanchnidae) // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1978. Vol. 97.
30. *Voigt M.* Rotatoria // *Die Rädertiere Mitteleuropas*. Berlin, 1957.

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ЧЕЛЮСТНЫХ АППАРАТОВ КОЛОВРАТОК РОДА *PLATYIAS* (ROTATORIA, BRACHIONIDAE)

Данные о тонком строении челюстных аппаратов коловраток сем. Brachionidae до последнего времени практически отсутствовали. В диагностике видов использовались только особенности строения ноги, палиция, переднего и заднего его краев, скульптуры пластинок [2, 5, 8—11].

Согласно принятой морфофункциональной классификации, челюстные аппараты этого семейства относятся к маллеатному типу, у которого все основные части (ункусы, манубрии, рамусы и фулькрум) хорошо развиты [6, 7]. Сложная пространственная структура и малые размеры челюстных аппаратов затрудняют морфологическое исследование скелетных частей мастаксов методами традиционной световой микроскопии. Для изучения челюстных аппаратов коловраток с помощью растровой электронной микроскопии разработана методика, позволяющая получать массовые препараты скелетных элементов, не прибегая к препарированию коловраток [4]. Эта методика позволила описать тонкое строение основных и дополнительных элементов, названных склеритами, для всех типов челюстных аппаратов, в том числе и маллеатного [3]. В работе используются обозначения деталей и система описания пространственной ориентации склеритов челюстного аппарата, предложенные Г. И. Маркевичем (см. наст. кн., с. 27—80).

В настоящей работе рассматривается тонкое строение склеритных комплексов челюстных аппаратов и оцениваются межвидовые различия 3 видов рода *Platyias* Hanning, 1913.

Материал собран в заросших мелководных водоемах в дельте р. Волги, в закрытом побережье Рыбинского водохранилища и в лесных прудах в районе того же водохранилища. Препараты изолированных мастаксов готовили методом химической мацерации покровов и мягких тканей коловраток жавелевой водой в микроворонках на ядерных фильтрах типа «Нуклеопор». После высущивания и ионного напыления золотом мастаксы изучали и фотографировали с помощью сканирующего электронного микро-

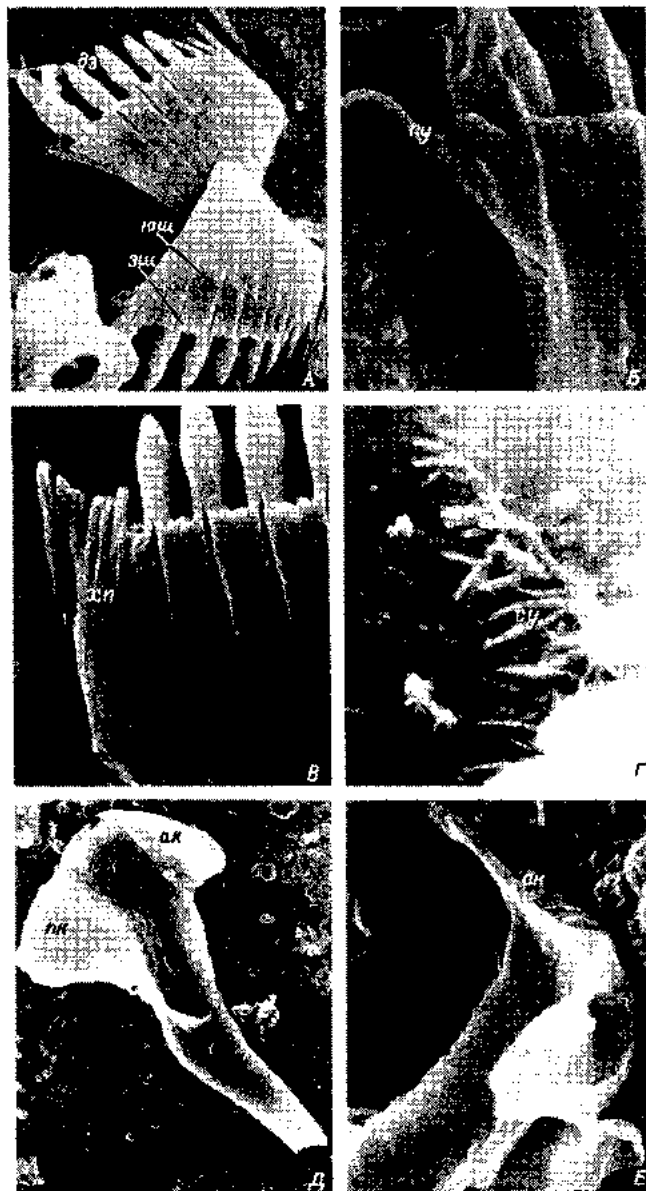


Рис. 1. *Platyias patulus*.

А — ункусы; Б, В, Г — детали строения ункусов; Д — общий вид манубрия; Е — лярный отдел манубрия; Ж — общий вид склеритной системы; З — ростеллярный отдел манубрия; И — базальная часть констрикторного отдела рамусов; К — общий вид с экстеральной стороны; Л — общий вид рамусов с инферальной стороны; М — комок. дз — дистальные зубы; юш — югальный шов; ж — экстеральный преунокс; хп — хиллярная пластинка; су — субунокс; жк — медиальная камера стерильная камера; ак — антериальная камера; к — кауда; ак' — артикуляри ро — ростеллярный отдел; ко — констрикторный отдел; ф — фулькрум; ифл — ная поверхность; иил — интеральная поверхность.

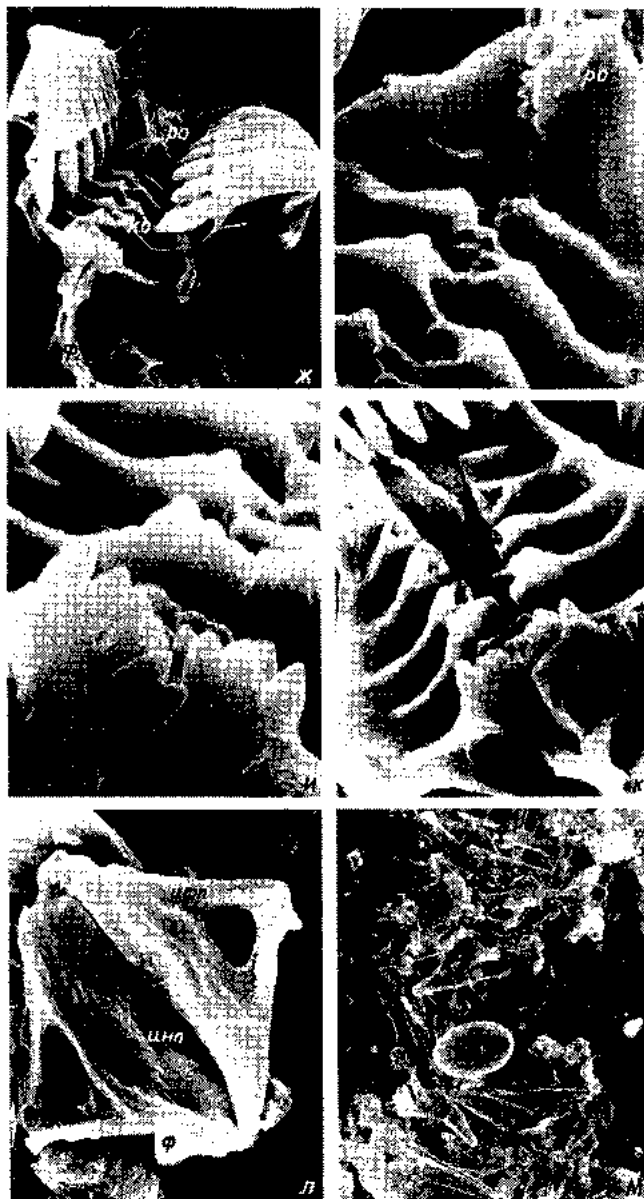


Рис. 1 (продолжение).

скопа JSM-25S при ускоряющем напряжении 15 и 25 кВ и увеличении 4500—10 000. Проанализировано 25—50 экз. каждого вида. На этих же препаратах просматривалось содержимое пищевых комков.

Все изученные виды (*P. patulus* (Müller, 1786), *P. quadricornis* (Ehrenberg, 1832), *P. polyacanthus* (Ehrenberg, 1834)) имеют типичный маллеатный мастакс с хорошо развитыми основными склеритами. В отличие от других родов семейства межвидовые различия скелетных частей мастаксов у коловраток рода *Platytias* весьма значительны и требуют детального описания особенностей строения каждого вида.

Platytias patulus (рис. 1). Левый и правый ункусы асимметричны друг другу и включают максимальное для рода количество элементов — 6 и 5 соответственно (рис. 1, А). Дистальные зубы копьевидные, вытянутые, далеко расставленные, не смыкающиеся между собой, их вершины слегка закруглены. Из них базальный зубец — самый крупный, последующие же — равномерно уменьшаются к апикальному краю ряда. Экстернальные швы большинства ункусных метамеров параллельны друг другу на протяжении всей пластинки. Экстернальные швы первых, наиболее крупных зубов, проксимально сближены. Ункусная пластинка имеет форму трапеции с параллельными базоапикальными сторонами.

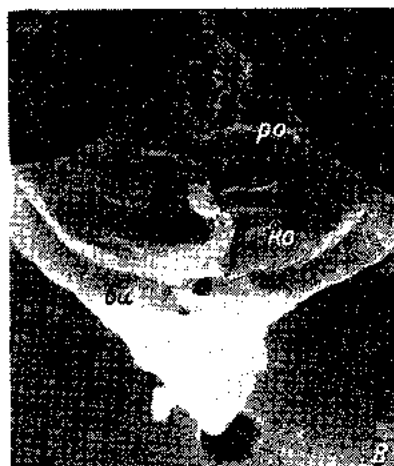
К основаниям базального зубца правого и левого ункусов примыкают преункусы, не маркированные экстернальными швами. Эти образования (рудименты суббазальных ункусных зубов) имеют вид вытянутых отростков с расширенными основаниями (рис. 1, Б). Сильно редуцированные апикальные элементы ункусного ряда образуют хиллярные пластинки (хиллярии) с хорошо выраженными экстернальными швами. Первые элементы хилляриев наименее редуцированы и оканчиваются стержневидными выростами, длина которых составляет половину ближайшего нормально развитого дистального зубца (рис. 1, В). Остальные элементы хиллярных пластинок образуют незначительные по размерам и слабооформленные пластинки, обычно отчленяющиеся от основных под действием жавелевой воды. Субункусы *P. patulus* представлены тонкими удлинненными пластинками с глубоким склеровиллярным рассечением (рис. 1, Г). Субункусы интернально подстилают апикальные края наиболее развитых ункусных зубцов.

Манубрии сочленяются с ункусами в проксимальных отделах и образуют с ними морфофункциональные звенья — маллеусы. Строение манубриев всех рассмотренных видов сходно. В каждом различается расширенный базальный отдел с 2 латеральными камерами (антериальной и постериальной) и медиальной, переходящей в длинную слегка изогнутую кауду (рис. 1, Д). Продольная дифференцировка манубрия легко устанавливается по хорошо выраженным швам — антериальному и постериальному. Проксимальные края медиальной и постериальной камер прямые и несут слабовыраженную артикулярную канавку (рис. 1, Е). Антериальная камера ее не имеет и несет явные черты вторичной редукции.

Характер сочленения склеритов в маллеусных звеньях рода *Platytas* соответствует суперфициальному типу, на что указывают слабое развитие артикулярной канавки манубрия и пленковидность проксимального края ункусов. Интернальная поверхность манубрия слабовогнутая, экстернальная, напротив, выпуклая и несет 3 широкоокруглых отверстия, соответствующих медиальной, антериальной и постериальной камерам. Кауда имеет вид полый, слегка изогнутой трубки, дистально открывающейся округлым отверстием.

Рамусы *P. patulus* симметричны, сложной пространственной конфигурации, которая обеспечивается разрастающимися кристами, рамусными пластинками и 3 трабекулами — апикальной, базальной и суббазальной (рис. 1, Ж). Экстернальные поверхности рамусов образованы импрессируемыми кристами со стороны главной оси мастакса. Внешние края экстернальных поверхностей в виде треугольных, апикально суженных выступов. Аллюла отсутствует. Базоэкстернальные участки рамусных склеритов сформированы базальными трабекулами. Буллярный отдел не выражен. Импрессии констрикторного отдела служат направляющими для ункусных зубцов и асимметрично располагаются таким образом, что каждый из ункусных зубцов при сведении лежит супротивно межзубцовым промежуткам противолежащего склерита. Соответственно форме и размерам зубцов глубина и длина импрессий равномерно уменьшаются базоапикально. Последние нормально развитые зубцы ункусного ряда и хиларные пластинки соответствуют неимпрессируемым ростеллярным отделам (ростеллям), параллельным друг другу и плотно смыкающимся при сведении. Края ростеллюмов со стороны главной оси вторично слабо рассечены (рис. 1, З). На большей своей части кристы констрикторного отдела лишь частично срастаются с рамусными пластинками и образуют подкововидные углубления с рассеченными краями (рис. 1, И). Эта рассеченность усиливается в апикально-базальном направлении (рис. 1, К). Базальный отдел рамусных склеритов формируют базальные и суббазальные трабекулы, срастающиеся с рамусными пластинками и кристами. Эти сложные образования находятся с экстернальной стороны в виде 2 подков с хорошо выраженными сарциопилиями диаметром около 1 мкм. В базальных отделах рамусы срастаются и образуют фулькрум, составляя второе морфофункциональное звено мастакса — инкус. С интернальной стороны рамусы слабовогнуты (рис. 1, Л). Интернальная сторона сомкнутых рамусов ромбовидна, в наиболее расширенных участках располагаются широкоокруглые отверстия. Суббазально рамусы конусовидно вдавлены. По-видимому, этот конус образован суббазальной трабекулой, которая со всех сторон обрастает и сжимается базальной.

Анализ содержимого пищевых комков *P. patulus* показывает, что им потребляются главным образом нецентрические диатомовые водоросли размером 20—40 мкм. В каждом из просмотренных пищевых комков содержалось по несколько десятков разрушенных водорослевых клеток (рис. 1, М).



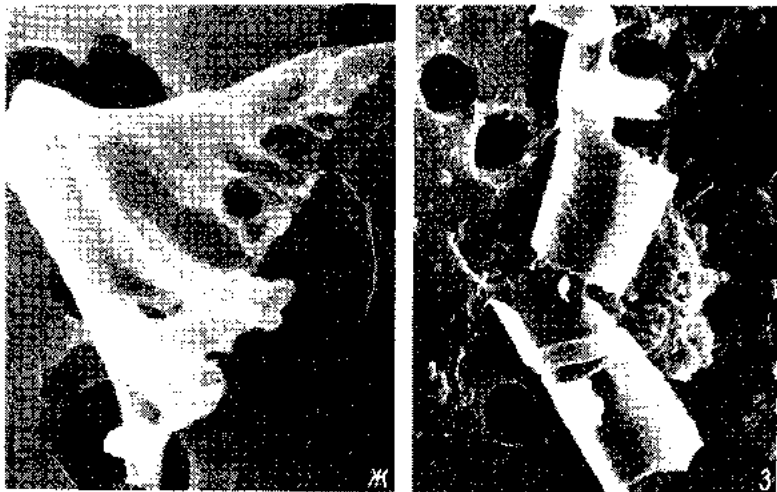


Рис. 2. *Platygaster quadricornis*.

А — ункусы с интернальной стороны; Б — левый ункус с экстернальной стороны; В — рамусы с экстернальной стороны; Р — ростеллярный отдел рамусов; Д — ункус молодой особи; Е — саркиопилии констрикторного отдела правого рамуса; Ж — экстернальная поверхность левого рамуса; З — содержимое пищевого комка. би — базальная импрессия. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Platygaster quadricornis (рис. 2). 4 основных дистальных зуба ункуса стилетовидны. На левом унксе дистальные зубы равномерно уменьшаются в базоапикальном направлении, на правом — третий зубец крупнее второго (рис. 2, А). В отличие от предыдущего вида асимметрия правого и левого ункусов выражена слабее, так как в неодинаковой последовательности изменяется размер ункусных элементов. Экстернальные швы ункусных зубцов проксимально сближены (рис. 2, Б). Преункусы без широкого основания. В каждом хилирии удается различить по 4 редуцированных зуба. По форме первый сходен с основными зубами, а последние слиты между собой, образуя более длинный пластинчатый фрагмент с притупленной вершиной. Степень слияния зубов хилирной пластинки различна (рис. 2, Б). Хорошо развитых субункусов, как у *P. patulus*, не обнаружено.

Манубрии *P. quadricornis* сходны с таковыми *P. patulus*.

Сведенные рамусы с экстернальной поверхности имеют форму ромба, базоапикально укороченного (рис. 2, В). Ростеллюм плоский, слабо развитый, его криста не выступает над рамусной пластинкой, на сведенных рамусах ростеллюмы плотно смыкаются. Констрикторный отдел, как и у предыдущего вида, с импрессиями. Базальные импрессии — самые глубокие и продолжаются почти до внешнего края каждого рамуса. Последующие же равномерно уменьшаются соответственно размерам ункусных зубцов. Буллярный отдел, как и у предыдущего вида, не выражен. Края крист

неглубоких импрессий лишь частично срастаются с рамусными пластинками. В подковообразных углублениях крист хорошо различимы неупорядоченные пучки нитевидных выростов диаметром 0.1—0.2 мкм (рис. 2, Г). Их локализация и размеры позволяют предположить, что эти выросты — сильно редуцированные склеропилии. У молодых, только что вышедших из яйца особей, между наиболее развитыми импрессиями правых рамусов хорошо выражены ряды склеропилей с явной дифференциацией в направлении, поперечном главной оси мастакса (рис. 2, Д). Несколько пар наиболее длинных из них имеют диаметр около 1 мкм, т. е. это хорошо развитые сарциопилии. В базальном направлении ряд сарциопилей продолжают около 10 склеропилей диаметром около 0.5 мкм (рис. 2, Е). Со стороны кристы этот ряд прикрывают плотно сомкнутые ряды сильно редуцированных склеропилей диаметром около 0.1 мкм. На левом рамусе между самими развитыми импрессиями имеются только хорошо развитые сарциопилии с диаметром около 1 мкм (рис. 2, Ж). Базоэкстернальная часть рамусов, как и у предыдущего вида, образована, по-видимому, базальной трабекулой и сильно выступает над молярной поверхностью. О трабекулярном происхождении этого отдела, возможно, свидетельствуют более или менее выраженные у разных экземпляров перфорации в первой базальной импрессии, которые можно рассматривать как результат неполного сращения трабекул с рамусной пластинкой (рис. 2, Ж).

В пищевых комках *P. quadricornis* содержатся в основном остатки диатомовой водоросли *Melosira italica* и незначительное количество малоповрежденных других диатомовых водорослей размером 10—25 мкм (рис. 2, З).

Platygaster polyacanthus (рис. 3). Ункусы этого вида значительно отличаются от вышеописанных. На левом ункусе обнаруживаются 3 нормально развитых зуба, дистально заканчивающихся стилетовидными зубцами почти равной длины (рис. 3, А); правый ункус с одним дистальным зубцом (рис. 3, А, Б). Вероятно, этот единственный зубец правого ункуса соответствует второму дистальному зубцу левого ункуса. В пользу этого предположения говорит наличие рудиментарного базального метамера, маркируемого экстернальным швом. Редукции подвергается также апикальный метамер, который дистально отклоняется и входит в состав хилярной пластинки правого ункуса. Преункусные зубы развиты слабо и обычно обнаруживаются лишь их основания, что, возможно, вызывается недостаточной устойчивостью их в жавелевой воде. Экстернальные швы правой хилярной пластинки дистально сближены между собой (рис. 3, Б), что определяет диагональное направление третьего экстернального шва на почти прямоугольной ункусной пластинке. Манубрии незначительно отличаются от таковых выше рассмотренных видов.

Рамусы *P. polyacanthus*, так же как и ункусы, отличаются от аналогичных склеритов *P. patulus* и *P. quadricornis*. Ростеллярный отдел немного короче констрикторного. Экстернальная поверх-



Рис. 3. *Platylus polyacanthus*.

А — рамусы и ункусы с экстеральной стороны; Б — рамусы и правый ункус с экстеральной стороны; Б' — рамусы с инферальной стороны; Г — вентральный комок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ность широкоовальной формы. Внутренние края сомкнутых рамусов асимметричны и примыкают друг к другу только в ростеллярных отделах (рис. 3, Б, Б'). Интернальная поверхность рамусов ввиду сильного уплощения сведена до небольшого участка в суббазальных отделах. Инфернальная поверхность также асимметрична, что связано с частичной редукцией правого ункусного склерита. Инферально расположенные отверстия рамусов тре-

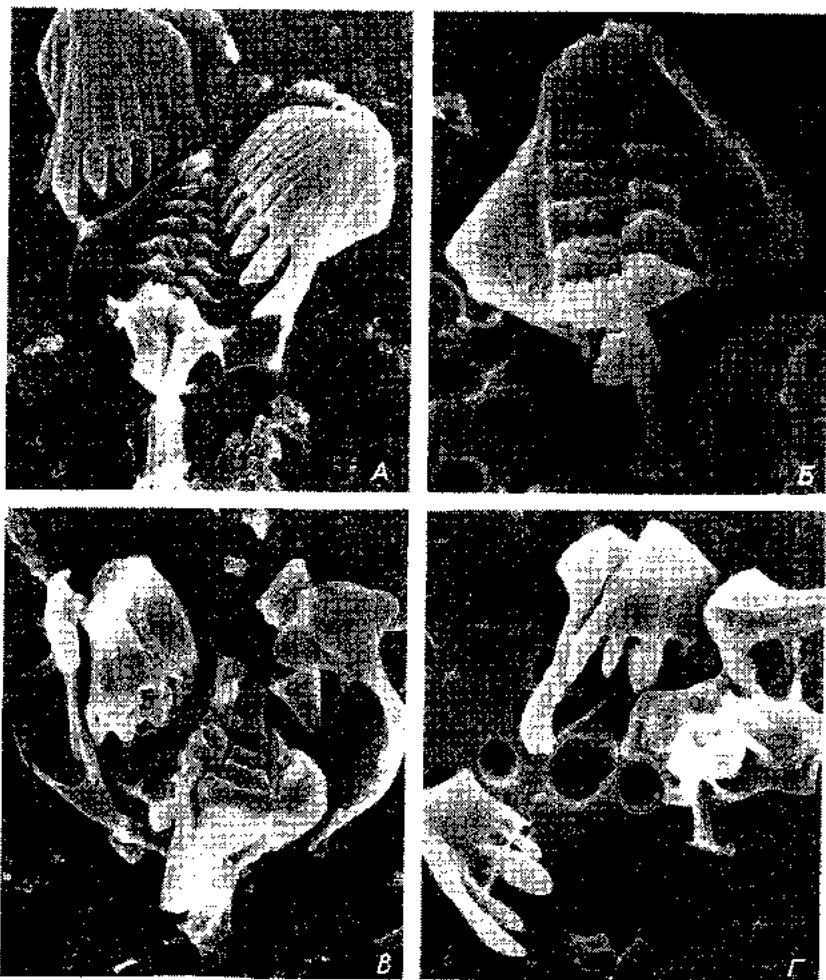


Рис. 4. Общий вид челюстных аппаратов коловраток сем. Brachionidae.

A — *Keratella serrulata*; Б — *Brachionus budapestinensis*; В — *B. calyciflorus*; Г — *Notholca caudata*.

угольной формы, хорошо развиты на левых рамусах, на правых же выражены слабо. У некоторых экземпляров на правых рамусах от отверстия остаются лишь малозаметные желобки.

Пищевые комки *P. polyacanthus* целиком состоят из крупных фрагментов перидиниевых водорослей (рис. 3, Г).

Маллеатный мастакс варьирует незначительно (рис. 4), но даже в пределах сем. Brachionidae удается выделить родовые признаки и отметить межродовые различия [1]. Для рассмотренных видов рода характерен типичный для всех брахионид единый пластинчатый ункус с хорошо выраженными экстернальными и югальными

швами. На интернальной стороне ункусов ясно видны ребровидные тела отдельных ункусных элементов. Для представителей родов *Brachionus* Pallas, 1776, *Keratella* Bory de St. Vin., 1822, *Kellicottia* Ahlstr., 1938, *Anuraeopsis* Laut., 1900 и *Notholca* Gosse, 1886 характерно постоянное для рода количество ункусных зубов. Число их у видов рода *Platylas* не является родовым признаком и изменяется от 6 у *P. patulus* до 1 у *P. polyacanthus*. Сильнее, чем у других родов, выражена асимметрия ункусных пластинок: у *P. patulus* 6 зубов на левом и 5 на правом ункусе, у *P. quadricornis* неодинакова последовательность изменения размеров дистальных зубцов парных ункусов, а у *P. polyacanthus* различно не только количество зубцов (1 и 3), но и форма ункусных пластинок. Изученные виды различаются также по степени развития преункусных зубов и субункусов, а также по форме, размерам, количеству элементов и степени слияния хиларной пластинки. Следовательно, выделить родовые признаки по строению ункусов для рода *Platylas* не представляется возможным. Проксимальные края ункусных пластинок прямые, без выступов. Сочленовный отдел медиальной и постериальной камер манубрия слабо выражен. По этим признакам описываемые виды сходны с *Brachionus budapestinensis* Dadaý, 1885 и с видами рода *Keratella* (рис. 4, А), но значительно отличаются от хорошо выраженного сложного маллеусного сочленения у большинства представителей рода *Brachionus* (рис. 4, В). Строение манубриев у изученных видов сходно и характеризуется длинной, слегка изогнутой каудой, вздутым базальным отделом и хорошо выраженными камерами. По этим признакам они сходны с таковыми рода *Keratella* и *Notholca*, но отличаются от последних широкоокруглыми отверстиями камер на экстернальной поверхности (рис. 4, Г).

Рамусы у видов рода *Platylas*, так же как и ункусы, различаются между собой по форме, строению и относительным размерам констрикторного и ростеллярного отделов, вооружению внутренних краев рамусов. Рамусы *P. patulus* и рода *Keratella* в целом сходны, но развитием ростеллярных отделов напоминают таковые *Brachionus budapestinensis* (рис. 4, А, В). Мастаксы описываемых видов и представителей рода *Brachionus* различаются (за исключением *B. budapestinensis*) строением всех скелетных элементов. Кроме того, у них не обнаружены характерные для брахионусов элементы — сателлиты. Наиболее специфичен мастакс *Platylas polyacanthus*, который не имеет аналогов среди других брахионид.

Литература

1. Коренева Е. А. Междовые различия в ультраструктуре мастакса сем. Brachionidae // Коловратки. Л., 1985.
2. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970.
3. Маркевич Г. И. Функциональная морфология челюстного аппарата коловраток: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1987.
4. Маркевич Г. И., Коренева Е. А. К методике подготовки мастаксов коловраток для растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 10.

5. *Bartoš E.* Vírníci — Rotatoria // Fauna ČSR. Praha, 1959. Vol. 15.
6. *Beauchamp P.* de. Morphologie et variations de l'appareil rotateur dans la serie des Rotifères // Arch. zool. exp. et gén. 1907. Ser. 4, N 6.
7. *Beauchamp P.* de. Recherches sur les Rotifères: Les formations tegumentaires et l'appareil digestif // Arch. zool. exp. et gén. 1909. Ser. 4, N 10.
8. *Remane A.* Rotatorien // Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen der Tierreichs. Leipzig, 1929—1933. Bd 4, T. 2, Buch 1, Lig 1—4.
9. *Rudescu L.* Rotatoria // Fauna R. P. Romine. Bucuresti, 1960. Vol. 2, T. 2.
10. *Voigt M.* Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Berlin, 1956/57. Bd 1, 2.
11. *Wulfert K.* Revision der Rotatoriengattung *Platyias* Harring, 1913 // Limnologia. Berlin, 1956. Bd 3, N 1.

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
POTAMOTHRIX HAMMONIENSIS (MICH.)
(OLIGOSCHAETA, TUBIFICIDAE)**

Род *Potamothenix* Vejd-Mrazek. отличается от других родов подсем. Tubificinae строением мужского гонодукта: коротким семяпроводом, длинным трубчатым атрием, переходящим в настоящий пенис без кутикулярного чехлика, маленькой или рудиментарной простатической железой и наличием половых (сперматекальных и пениальных или только сперматекальных) щетинок. К настоящему времени в роде насчитывается 15 видов, различающихся признаками щетинкового аппарата: наличием или отсутствием волосных, формой веерных щетинок переднего отдела тела, и особенно формой и размерами сперматекальных щетинок, соотношением элементов мужского гонодукта. В водоемах СССР отмечены 8 видов [7]. *Potamothenix hammoniensis* описан Михаэльсеном [15] в 1901 г., а затем многократно переописывался. Синонимика приведена Бринкхерстом [10, 11], предложившим считать *P. hammoniensis* типом рода. В 1982 г. Бекер [9] дал более полное описание с дополнением: наличием утолщенной внутренней базальной мембраны пениса. Дополнение было необходимо для доказательства того, что этот вид не может относиться к роду *Haber*, у которого одним из признаков была тоже утолщенная базальная мембрана пениса. Этот вид рода наиболее широко распространен в Европе. Ареал его находится в Голарктической области и ее Циркумполярной подобласти (рис. 1). За полярным кругом и южнее 40-й параллели он не встречается. Обитает в различного типа озерах, от высокогорных до равнинных, водохранилищах и реках, на глубинах от нескольких сантиметров до сотен метров. Классифицируется как нелолимофил. Предпочитает профундальную зону с мягкими илами. Не избегает загрязняемых зон, но менее устойчив к токсическим веществам, чем *Tubifex tubifex* (Müll.).

Широкий диапазон условий обитания *Potamothenix hammoniensis* определяет его фенотипическую полиморфность. На вариабельность отдельных признаков вида обращалось внимание и ранее. Д. А. Ласточкин дал краткое описание формы *P. hammoniensis*

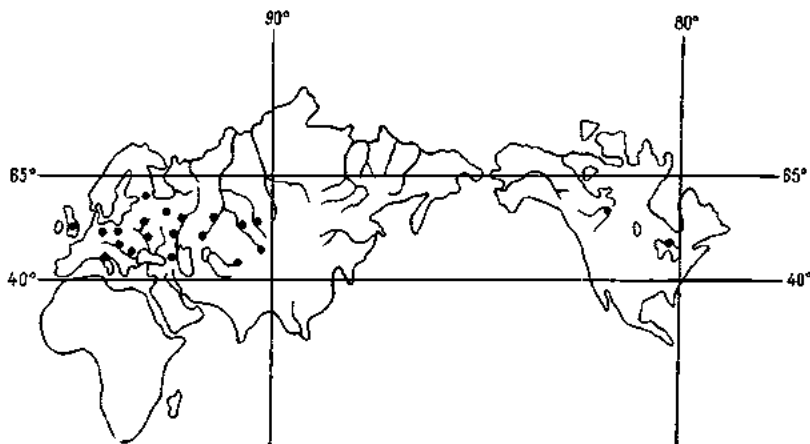


Рис. 1. Распространение *Potamothenis hammoniensis*.

из береговой зоны оз. Плещеево, назвав ее *P. hammoniensis* f. *lacustris*. П. Г. Светлов (по [6]) в оз. Севан также выделил 2 формы: первую типичную, широко распространенную, эврибатную, эвриадафическую форму, особи которой в профундали озера были крупнее, в литорали мельче; вторую, названную *P. hammoniensis* f. *caese*, встречающуюся реже, также на разных глубинах, но на биотопах с большей примесью песка. Указывалось и на то, что обе формы обитают совместно на одном биотопе, либо одна другую замещает. Подробного морфологического описания не проводилось. Грабье [13] на основании анализа некоторых особей из разных водоемов Чехословакии, Польши, Румынии указывал на существование 4 форм вида, выделенных только по положению сперматекальных пор: 1 — сперматекальные отверстия находятся непосредственно в боковой линии f. *hammoniensis*; 2 — то же в линии дорсальных пучков щетинок f. *subdorsalis*; 3 — то же под средней линией f. *sublinearis*; 4 — то же между боковой линией и дорсальными пучками щетинок f. *subbrachialis*. В последующих работах Грабье не акцентировал внимание на этом признаке, оказавшемся очень переменным. В монографии «Олигохеты Чехословакии» [14] он приводит только один вид *P. hammoniensis*.

Из вышеизложенного видно, насколько важно знание изменчивости признаков и выделение более надежных из них для унифицированного описания видов, подвидов, форм. Данных по биометрической обработке *P. hammoniensis* очень мало. Подробные промеры морфологических и анатомических признаков вида приводятся только в работе Бекера [9] на примере небольшого числа особей из водоемов Англии и Италии.

Цель настоящего сообщения оценить таксономическую значимость используемых в систематике признаков, установить статус различных популяций вида и дать его описание.

Был проанализирован материал из водохранилищ Волжского каскада — Ивановского, Рыбинского, Куйбышевского, Саратовского, Цимлянского — и из озер, в разной степени подвергнутых антропогенному воздействию — Плещеево, Неро (Ярославская область), Виртсъярв (Эстония), Дуся (Литва), Паравани, Сагамо, Севан (Кавказ). Часть фиксированного материала для обработки была нам любезно предоставлена Т. М. Долидзе, А. И. Патаридзе, К. Г. Джендерджяном, Т. Г. Мороз, С. М. Ляховым, А. И. Григалисом, за что авторы выражают им свою признательность. Всего проанализировано 250 экз. половозрелых особей с развитой половой системой, с поясками. Для изучения внутривидовой морфологической изменчивости сопоставлялись число и длина волосных, веерных и двузубчатых щетинок в спинных и брюшных пучках, форма зубцов, число и длина сегментов тела, строение мужского гонодукта. При изучении морфологии щетинок использовался сканирующий электронный микроскоп. Материалы обработаны вариационно-статистическим методом, определены критерии различий и степень их достоверности. Проведенный анализ с одновременным учетом абиотических факторов на конкретных местах обитания, в основном качества грунта, показал, что изменчивости подвергаются форма веерных и двузубчатых щетинок, число и длина волосных щетинок переднего отдела тела, форма и размеры сперматекальных щетинок, а также длина семяпровода и строение пениального бульбуса. При сопоставлении этих признаков у *P. hammoniensis* из популяций разных водоемов выделяются 2 формы: типичная, наиболее часто встречающаяся в профундалиях водоемов разного типа, и озерная, обитающая в основном только в литорали озер. В водохранилищах не найдена.

ТИПИЧНАЯ ФОРМА *POTAMOTHRIX HAMMONIENSIS* F. TIPICA

Д и а г н о з. Длина тела 12.4—30 мм, толщина в области пояса 0.5—0.95 мм, число сегментов 63—125. Головная лопасть округлая, коническая или шлемовидная, передние сегменты двукольчатые (рис. 2). В брюшных пучках до пояса 3—6 щетинок длиной 125—187 мкм с более тонким и длинным верхним зубцом, узелок дистальный (рис. 3, в). В спинных пучках передних сегментов 4—6 веерных щетинок длиной 120—225 мкм с верхним зубцом, который длиннее нижнего, и с 4—5 тонкими промежуточными зубчиками, а также 3—4 волосовидных щетинок длиной до 500 мкм, иногда оперенных (рис. 3, а, б). За пояском число и размеры всех щетинок уменьшаются до 1—3, веерные сменяются двузубчатыми, а брюшные щетинки имеют равные или неравные зубцы, в этом случае нижний длиннее и толще верхнего. Щетинки брюшных пучков X сегмента у половозрелых червей сменяются 1 (редко 2) сперматекальной длиной 250—300 мкм прямой щетинкой с глубоким желобком, обычно скошенным дистально (рис. 3, г). Поясок занимает половину (или заднюю часть) X сегмента и весь XI сегмент

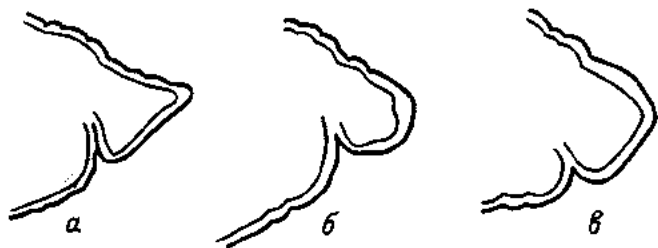


Рис. 2. Форма головной лопасти *Potamothenx hammoniensis* f. *tipica*.

а — коническая; б — округлая; в — шлемовидная.

в виде муфты, со слабовыраженной железистой тканью на брюшной стороне. Сперматекальные поры в боковой линии X сегмента и мужские поры расположены латерально и вблизи брюшных щетинок XI сегмента. Женские отверстия расположены в межсегментной борозде XI/XII. Мужские воронки часто с колбовидным углублением, диаметр раструба их в среднем 177 мкм (рис. 4, 1). Семяпровод длиной 80—200 мкм. Атрий длинный, трубчатый, диаметром $88 \times 188 \times 206$ мкм, в области впадения простатической железы выстлан железистой тканью. Дистальная часть атрия сужается и переходит в более или менее толстостенный пениальный бульбус (рис. 4, 5). Пенис конический, без обособленного чехлика. Пениальная сумка узкая, с гладкими стенками или с 1—2 кольцевидными складками. Семяприемники округлые, обычно толстостенные. Выводной отдел семяприемника имеет в основании мускулистый сфинктер, в средней части сужается, дистально имеет значительное расширение. Сперматозейгмы червеобразной формы (рис. 5).

О п и с а н и е. Длина половозрелых особей варьирует в зависимости от возраста, однако озерные формы обычно крупнее речных. Наиболее крупные особи (более 30 мм) встречены в озерах Выртсъярв, Дуся, Плещеево. Черви со средней длиной 20 мм характерны для водохранилищ Волжского и Днепровского каскадов. Головная лопасть пролобического типа, округлая или коническая, сравнительно небольшая: длина ее почти равна ширине при основании. II—IV передние сегменты двукольчатые, с узким передним кольцом. Покровы червей тонкие, довольно прозрачные. Хлорогенная ткань кишечника начинается от диссепимента V/VI. Кровеносная система переднего конца слаборазвита, поперечные кольцевидные сосуды извитые, тонкие, без слепых выростов (не ветвятся). Утолщенные кольцевые сосуды («сердца») имеются в VIII—IX сегментах. Брюшные пучки передних сегментов до пояса содержат 3—6 щетинок с верхним зубцом, который обычно тоньше и длиннее нижнего. Щетинки одного пучка имеют зубцы разного соотношения длины. Длина щетинок в разных сегментах и отдельных пучках различная — от 125 в I—III сегмен-

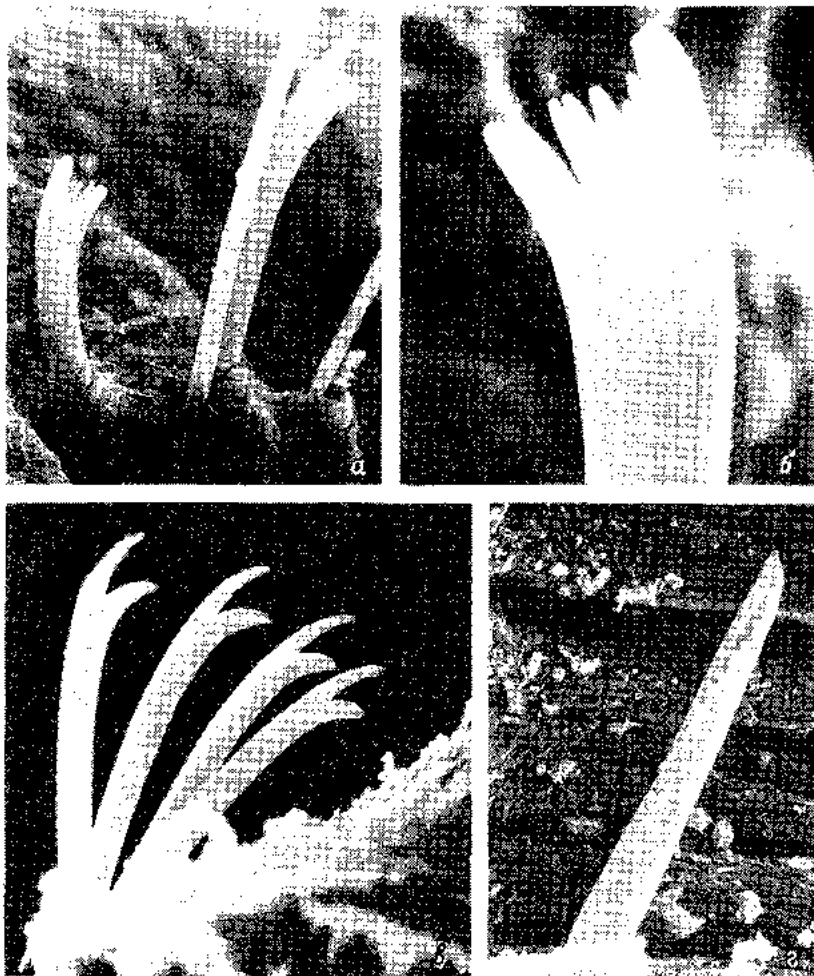


Рис. 3. *Potamothrix hammoniensis*.

а — спинные всерные щетинки VI сегмента ($\times 1500$); б — спинная всерная щетинка VIII сегмента ($\times 4500$); в — брюшные двузубчатые щетинки VI сегмента ($\times 1000$); г — сперматекальная щетинка ($\times 1500$).

тах до 187 мкм и более в IV—VII сегментах. У червей из разных водоемов встречаются брюшные щетинки с добавочным тонким зубчиком у нижнего проксимального зубца. За пояском щетинки становятся короче, с зубцами равной длины или верхним короче нижнего. Спинные пучки содержат 3—6, чаще 4—6 всерных щетинок длиной 120—225 мкм, с зубцами равной длины или чаще с верхним зубцом длиннее нижнего, с 3—5 промежуточными

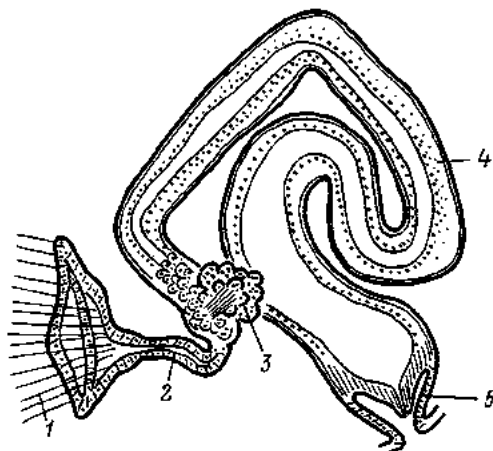


Рис. 4. Мужской гонодукт *Potamothenis hammoniensis*.

1 — семенная воронка; 2 — семяпровод; 3 — простатическая железа; 4 — атрий; 5 — пенис.

зубчиками. Нижний зубец часто уродлив, расщеплен по внутреннему краю на 1—3 добавочных зубчика. Волосные щетинки по 3—5 в пучке длиной до 500 мкм, иногда оперенные у червей из бассейна Волги и Днепра. Брюшные щетинки X сегмента у половозрелых червей замещаются прямыми сперматекальными щетинками по 1, редко по 2, длиной 180—300 мкм, чаще 250 мкм, с глубоким желобком, скошенным по верхнему краю. Поясок занимает часть X и весь XI сегменты. На брюшной стороне XI сегмента железистая ткань слаборазвита и стенка тела несколько вогнута. Сперматекальные поры в боковой линии чуть вентральнее нее, примерно на кольцевой линии щетинок. Мужские поры латеральнее брюшных щетинок и вблизи них. Семенная воронка мужского гонодукта хорошо выражена, узкая и глубокая с колбовидным углублением. В месте перехода ее в семяпровод почти всегда наблюдается округлое расширение. Диаметр воронки в среднем 177 мкм. Семяпровод короткий, но как показывает просмотр большого материала из водоемов Прибалтики, бассейнов Волги и Днепра, длина его не менее 80 мкм, а часто до 200 мкм. У особей из водохранилищных популяций длина семяпровода составляла 88—120 мкм, а из популяций прибалтийских озер — 150—200 мкм. Стенка семяпровода тонкая, выстилающий ее эпителий реснитчатый. Семяпровод переходит сразу в трубчатый атрий, который в начале, до места впадения простатической железы, содержит железистую ткань, аналогичную ткани простатической железы. Последняя впадает в атрий на некотором удалении от места перехода семяпровода в атрий. Простатическая железа небольшая, компактная, чаще всего бугристая (рис. 4, 2). Стенка атрия тонкая, полость может быть узкая или широкая. У нерестующих червей полость атрия, по-видимому, ши-

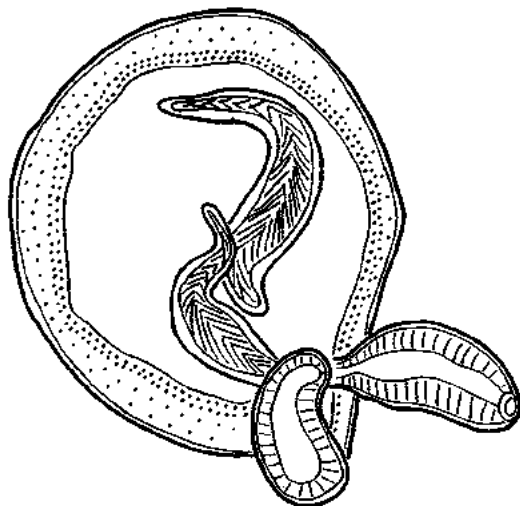


Рис. 5. Семяприемник со сперматозейгмами.

рокая. Атрий имеет короткий, узкий выводной отдел, который сразу переходит в пениальный бульбус. Пениальный бульбус хорошо выражен, имеет довольно тонкую мускулистую стенку и широкий просвет и переходит в конический пенис, в основании по длине и ширине разный. Пенис не имеет обособленного чехлика. Семяприемники округлые или мешковидные, средний диаметр их 325 мкм, толстостенные с тонким мышечным слоем и толстой эпителиальной выстилкой. Выводной отдел в основании имеет хорошо развитый мускулистый сфинктер, в средней части сужается примерно в 2—3 раза и затем опять расширяется; открывается сперматекальной порой в боковой или несколько ниже боковой линии X сегмента. Сперматозейгмы червеобразной формы, всегда с расширением на одном конце (рис. 5).

При описании *P. hammoniensis* из водоемов Италии и Англии по немногочисленным особям Бекер [9] акцентировал внимание на наличии утолщенной базальной мембраны пениса. Гистологический анализ наших червей из популяций разных водоемов показал, что утолщенной базальной пластинки в эпителиальной ткани пениса не имеется. Подстилающий эпителий, наоборот, более толстый на вершине, затем утончается к основанию пениса, образуя одно целое с эпителием стенки тела и пениальной сумки. Ни у одной из просмотренных особей не обнаружен такой короткий семяпровод, как указывает Бекер [9], — 30—40 мкм и очень узкий атрий — 43 мкм. Бекер находит сходство в структуре поверхности пениса *P. hammoniensis* с видами рода *Haber* [12]. Это сравнение, на наш взгляд, неудачно, так как черви рода *Haber* имеют кутикулярную, даже хитинизированную пениальную трубочку определен-

ной формы, но еще не обособившуюся от эпителия. Примерно такая картина у червей рода *Styloscolex* (Mich.). Правильнее было бы сближать *Potamothrix hammoniensis* по структуре пениса с *Tubifex minutus* (Секановская) [8] и *T. hubsugulensis* Семерной [3], у которых пенис также конический с утолщенной кутикулой.

Экологические особенности. Основное местообитание типичной формы — профундаль водоемов с глубокими мягкими илами и заиленными грунтами планктонного происхождения. Высокая численность *Potamothrix hammoniensis* отмечается в участках водоема, где пополнение грунтов органическим веществом идет в основном за счет автохтонных внутриводоемных процессов. Приуроченность к грунтам такого типа отмечалась Н. В. Фоменко [5] для водоемов Украины. В профундалях глубоких озер (до 60—80 м) *P. hammoniensis* представлен монокультурой и особенно процветает в эвтрофных озерах. По нашим наблюдениям, *P. hammoniensis* замещает *Tubifex tubifex* в эвтрофирующихся озерах. Это, видимо, зависит от природы органического вещества грунтов. Полиморфный и поливалентный *T. tubifex* гораздо успешнее развивается в местах искусственного скопления органического вещества (загрязнение бытовыми отходами промышленных и пищевых предприятий). По другим параметрам абиотических факторов *Potamothrix hammoniensis* укладывается в рамки экологического спектра, который был составлен В. И. Жадиным [1]. Сопутствующими видами для типичной формы в озерах является *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. В профундалях водохранилищ он обитает с большим набором видов, но на первом месте оказываются *L. hoffmeisteri*, *Isochaetides newaensis*, *Chironomus plumosus* L., *Procladius choreus*, *Cryptochironomus* gr. *defectus*.

ОЗЕРНАЯ ФОРМА *POTAMOTHRIX HAMMONIENSIS* F. *LACUSTRIS*

Д и а г н о з. В оз. Плещеево были найдены особи *P. hammoniensis*, отличающиеся от типичной формы количеством и размерами волосных щетинок в пучках переднего отдела тела, формой и размерами веерных щетинок и количеством промежуточных зубчиков между их крайними зубцами. Таким образом, нами подтверждается существование в этом озере формы, описанной Д. А. Ласточкиным как *P. hammoniensis* f. *lacustris* [2]. Стойкими отличиями от типичной формы им были указаны: 1 — отсутствие спинных волосных щетинок у взрослых особей; 2 — более короткие щетинки, чем у типичных особей; 3 — очень длинный канал семяприемника, превышающий длину ампулы. Промеры указанных признаков автором не приведены. Считаю целесообразным дополнить описание.

О п и с а н и е. В спинных пучках переднего отдела тела имеются 1—2 короткие, тонкие, без опушения волосные щетинки (см. таблицу) (иногда встречаются особи без волосных щетинок)

Изменчивость основных морфологических признаков типичной формы *Rotatothrix kamptoniensis* из разных водоемов

Признак	<i>Rotatothrix kamptoniensis</i> f. <i>typica</i> , 58° с. ш.—46° с. ш.				<i>Rotatothrix kamptoniensis</i> f. <i>lacustris</i> , 58° с. ш.				Циклическое волохранище, 46° с. ш.				Оз. Паравани, 42° с. ш.			
	min-max	M	m	CV, %	min-max	M	m	CV, %	min-max	M	m	CV, %	min-max	M	m	CV, %
Длина тела, м	12-30	23	1.2	10	8-21	15	1.5	20	—	—	—	—	7-13	10	0.5	15
Число сегментов	65-105	83	3.3	15	63-80	75	0.5	10	—	—	—	—	50-82	60	0.2	10
Волохранище щетинок:																
число	3-4	4	0.1	10	1-2	1.5	0.1	10	1-3	2	0.1	10	—	—	—	—
длина, мкм	370-500	420	3.7	8	350-375	360	0.2	20	—	—	—	—	—	—	—	—
Верхние щетины:																
число	4-6	5	0.1	10	4-5	4	0.1	10	—	—	—	—	—	—	—	—
длина, мкм	120-225	140	1.8	6	100-130	115	1.6	8	—	—	—	—	—	—	—	—
Число промежуточных зубчиков	3-4	3.5	0.1	10	2-2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Брюшные щетины:																
число	4-6	5	0.1	10	5-6	5	0.1	10	—	—	—	—	6-10	7	0.3	10
длина, мкм	125-187	145	2.1	7	120-150	125	0.6	20	—	—	—	—	—	—	—	—
Сперматогонии щетины:																
длина, мкм	250-310	280	3.0	10	180-240	220	1.8	10	140-170	157	2.5	10	150-185	166	3.2	9
диаметр, мкм	12	12	—	—	6	6	—	—	6	6	—	—	6	6	—	—
Форма сперматогоний щетинок	Прямая				Изогнутая				Изогнута				—			
Диаметр семипровода, мкм	88-200	150	2.4	—	60-80	70	0.5	—	200-240	220	1.8	—	290-320	300	3.3	—

Примечание. «—» — отклонений от типичной формы нет.

Таблица (продолжение)

Признак	Оз. Сагамо, 42° с. ш.				Оз. Севан (профундаль), 42° с. ш.				Оз. Севан (литораль), 42° с. ш.			
	min-max	M	\bar{m}	CV, %	min-max	M	\bar{m}	CV, %	min-max	M	\bar{m}	CV, %
Длина тела, мм	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Число сегментов	60—85	70	0.5	20	—	—	—	—	—	—	—	—
Волокна щетины:	—	—	—	—	3	3	—	—	1	1	—	—
число	—	—	—	—	—	—	—	—	130—250	198	3.5	20
длина, мкм	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Веерные щетинки:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
число	—	—	—	—	3	3	—	—	2	2	—	—
длина, мкм	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
число проежучих зубчиков	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Брюшные щетинки:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
число	6—10	8	0.2	5	5—7	6	0.1	10	5—6	5.5	0.1	10
длина, мкм	—	—	—	—	112—125	120	2.2	7	80—125	100	0.5	8
Сперматекальные щетинки:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
длина, мкм	85—150	120	0.7	45	150—165	160	1.5	9	102—136	124	0.7	20
диаметр, мкм	5	5	—	—	6	6	—	—	6	6	—	—
Форма сперматекальных щетинок	Изогнута				Изогнута				Изогнута			
Диаметр семипровода, мкм	280—300	290	3.0	—	280—320	310	1.8	—	280—310	300	2.0	—

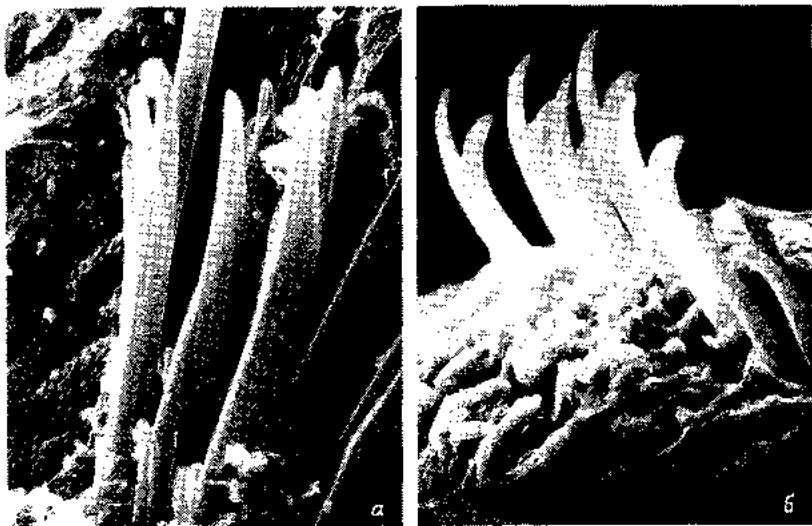


Рис. 6. *Potamothenix hammoniensis* f. *lacustris*.

а — спинные веерные щетинки IV сегмента ($\times 3000$); б — брюшная двузубчатая щетинка IV сегмента ($\times 4000$).

и по 4—5 веерные, прямые или слегка изогнутые в дистальной пренодулярной части. Крайние зубцы длинные, равные, одинаковой толщины, чаще с 2 промежуточными зубчиками (рис. 6). В отличие от типичной формы длина канала семяприемника превышает длину ампулы, семяпровод короче, несколько короче сперматекальные щетинки. По всем остальным признакам озерная форма не отличается от типичной. Озерная форма приурочена обычно к грунтам с большим содержанием минеральных частиц, чаще всего в литоральной зоне озера. Здесь видовое разнообразие сопутствующих ему видов олигохет гораздо шире, чем в профундали: *Psammoryctides barbatus*, *P. albicola*, *Pelosclex ferox*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothenix moldaviensis*, *Stictochironomus crassiforceps* (K.). *Potamothenix hammoniensis* f. *lacustris* никогда не достигает высокой численности и в отличие от типичной формы уступает доминирующее положение в сообществах другим видам олигохет, например в оз. Плещеево видам *Psammoryctides barbatus* или *Limnodrilus udekemianus*.

Таким образом, анализ отклонений изменчивости признаков типичного *Potamothenix hammoniensis* у особей из водоемов разных широт европейской части СССР показал полное сходство популяций из озер и водохранилищ, расположенных между 58° и 49° с. ш. — от оз. Выртыярв в Эстонии до Цимлянского водохранилища на р. Дон. Заметные отклонения обнаружены у червей из Цимлянского водохранилища и наиболее резкие отличия —

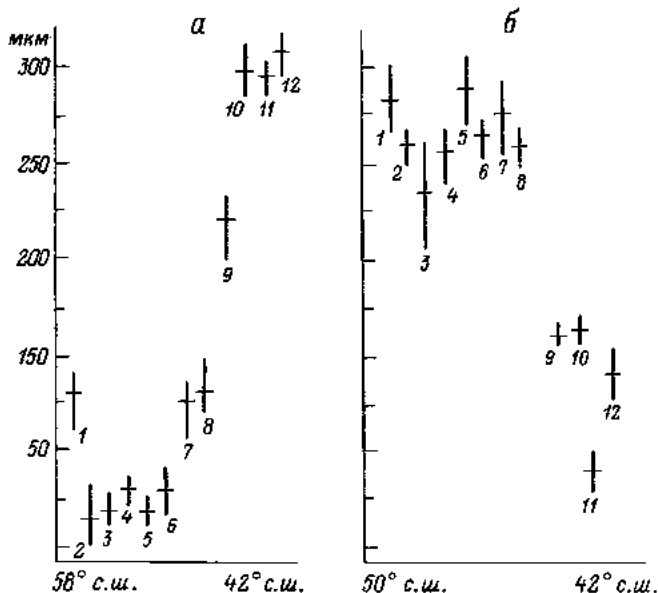


Рис. 7. Диаграмма, показывающая пределы изменчивости некоторых признаков популяций *Potamothrix hammoniensis*.

а — длина семяпровода; б — длина сперматекальной щетины. 1–12 — выборки из популяций разных водоемов: 1 — Рыбинское водохранилище; 2 — оз. Выртъяря; 3 — оз. Плещеево; 4 — оз. Неро; 5 — Иваньковское водохранилище; 6 — оз. Дуся; 7 — Куйбышевское водохранилище; 8 — Саратовское водохранилище; 9 — Цимлянское водохранилище; 10 — оз. Паравани; 11 — оз. Сагамо; 12 — оз. Севан. Для каждой выборки: вертикальная линия — интервал, равный среднему квадратичному отклонению ISD по каждую сторону от средней; поперечная линия — средняя величина.

у особей из популяций кавказских высокогорных озер. Они касаются основных видовых признаков: числа и формы брюшных двузубчатых щетинок, формы и длины сперматекальных щетинок, длины семяпровода, строения и длины пениального бульбуса (см. таблицу). Графическое изображение широтных вариантов (рис. 7) на примере 2 разнонаправленно меняющихся основных признаков показывает, что явления клинальной изменчивости в рассматриваемом случае не наблюдается. Наибольшие отклонения имеют место у экологических популяций, граница между которыми лежит по 46-й параллели (Цимлянское водохранилище). В этом водохранилище на одних и тех же биотопах (серых илах русловой части водоема) сосуществуют типичный *P. hammoniensis* и форма, резко отклоняющаяся от него. Сравнительная оценка степени значимости отличий кавказской формы от *P. hammoniensis* привела нас к мнению, что в данном случае мы имеем дело с новым видом рода *Potamothrix* и предлагаем ему название *P. paravanicus* sp. n. Признаки, отличающие его от *P. hammoniensis*, приведены в таблице. Его описание будет дано особо.

1. Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. М.; Л., 1940. Т. 5, вып. 3—4.
2. Ласточкин Д. А. Материалы к фауне *Oligochaeta limicola* России. III. Фауна *Oligochaeta limicola* Иваново-Вознесенской и Владимирской губерний // Известия Иваново-Вознесенского политех. ин-та. 1927. Т. 10.
3. Сежерной В. П., Акиньшина Т. В. Малоцетинковые черви озера Хубсугул и некоторых других водоемов Монголии // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья: Тр. Советско-Монгольской комплексной Хубсугульской экспедиции. Иркутск; Улан-Батор, 1980.
4. Финогонова Н. П. Новые виды малоцетинковых червей (*Oligochaeta*) из Днепроовско-Бугского лимана и Черного моря и ревизия некоторых видов // Новые виды морских и наземных беспозвоночных. Л., 1972.
5. Фоменко Н. В. Об экологических группах олигохет (*Oligochaeta*) р. Днепра // Водные малоцетинковые черви. М., 1972. Т. 17.
6. Фридман Г. М. Донная фауна озера Севан // Тр. Севанской гидробиол. станции. Ереван, 1950. Т. 11.
7. Чекановская О. В. Современное состояние систематики водных олигохет (сем. Tubificidae) // Водные малоцетинковые черви. М., 1972. Т. 17.
8. Чекановская О. В. Новые тубифициды (*Oligochaeta*, Tubificidae) из абиссали озера Байкал // Новое о фауне Байкала: Тр. Лимнол. ин-та. Новосибирск, 1975. Т. 18(38), ч. 1.
9. Baker H. R. A note on the Genitalia of *Potamothenis hammoniensis* (*Oligochaeta*: Tubificidae) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1982. Vol. 95(3).
10. Brinkhurst R. O. Taxonomical studies on the Tubificidae (Anelida, Oligochaeta) // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1963. N 2.
11. Brinkhurst R. O., Jamieson B. G. Aquatic Oligochaeta of the World. Toronto, 1971.
12. Holmquist Ch. Revision of the Genus *Pelosclex* (*Oligochaeta*, Tubificidae) // Zool. scr. 1978. Vol. 7, N 3.
13. Hrabě S. A. Die Oligochaeten aus den Seen Dojran und Skadar // Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk. Brno. 1958. N 397.
14. Hrabě S. A. Vodní Maloštětinatci (*Oligochaeta*) Československa // Acta Univ. carol. Biol. Praha. 1981. Vol. 1979, nos 1—2.
15. Michaelsen W. Neue Tubificiden des Niedergebietes // Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg. 1901. Ser. 3 (8).

А. И. Баканов, Т. Л. Поддубная

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ
ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
ВОДНЫХ ОЛИГОХЕТ**

Специалисты, изучающие биологию водных олигохет, неоднократно отмечали их неравномерное (агрегированное) распределение по площади дна водоемов. Это может объясняться тремя причинами: неоднородностью биотопа, меж- и внутривидовыми взаимоотношениями организмов и случайными флуктуациями плотности. В природных условиях с помощью выборочного метода трудно оценить роль этих причин в отдельности [3, 4], поэтому нами предпринята попытка экспериментального изучения распределения олигохет.

В опытах использовали круглые стеклянные сосуды диаметром 25 см и высотой 10 см, которые заполняли слоем серого ила толщиной 5 см, а над ним постоянно поддерживали 3—4-сантиметровый слой воды. Олигохеты питались только органическими частицами, содержащимися в иле. Его брали из р. Латки, малого притока Рыбинского водохранилища, где в большом количестве обитают олигохеты *Tubifex tubifex* (Müll.).

Грунт промывали через сито из мельничного газа № 33, затем давали отстояться и промывали вторично. Эта процедура обеспечивала удаление из грунта бентосных организмов и коконов олигохет. От половозрелых особей *T. tubifex* из р. Латки и особей *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. из Волжского плёса Рыбинского водохранилища были получены коконы, которые инкубировались в лаборатории при температуре 20—23 °С. Когда эмбрионы полностью сформировались и наблюдались попытки выхода молоди из коконов, последних раскладывали по поверхности грунта в сосудах.

Для учета размещения особей сверху на сосуд накладывали деревянную рамку, на которую была натянута сетка из нитей, образующая решетку с квадратами. Решетка состояла из 100 квадратов со стороной 2 см каждый. При накладывании ее на круглый сосуд по краям обрезали 12 квадратов, для опытов оставалось 88. Коконы раскладывали по клеткам решетки случайным образом, т. е. места их размещения выбирали по таблице случайных чисел.

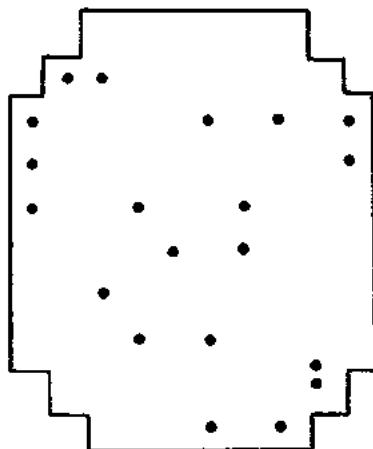


Рис. 1. Схема размещения коконов *Tubifex tubifex*.

В первый сосуд было помещено 20 коконов *Tubifex tubifex* (рис. 1), во второй — особи *T. tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri* 3—7-суточного возраста без подсчета, комочком в соотношении соответственно 1 : 2. Они были помещены на поверхность грунта в середину сосуда.

Олигохеты располагаются в толще грунта вертикально, головными концами вниз. Для подсчета особей использовали торчащие из грунта хвостовые концы олигохет или же отверстия их трубок, окруженные холмиком грунта, по цвету отличающегося от поверхностного слоя субстрата. Во время наблюдений, проводимых через определенные промежутки времени, в каждом квадрате решетки отмечали численность особей, на основании которой рассчитывали показатели, характеризующие пространственное распределение животных в обоих вариантах опыта (см. таблицу). Опыты продолжались до достижения червями стадии половой зрелости,

Статистические характеристики распределения олигохет

Дата	<i>Tubifex tubifex</i>					Смешанная культура				
	n	\bar{x}	σ	CV	C_L	n	\bar{x}	σ	CV	C_L
31 XII	—	—	—	—	—	80	0.91	1.11	1.22	1.39
4 I	—	—	—	—	—	188	2.14	1.69	0.79	1.16
9 I	6	0.07	0.64	9.38	74.87	190	2.16	1.52	0.70	1.03
12 I	7	0.08	0.55	6.93	35.94	160	1.82	1.34	0.74	0.99
16 I	10	0.11	0.51	4.51	12.48	213	2.42	1.51	0.62	0.97
19 I	27	0.31	0.75	2.44	3.68	195	2.22	1.81	0.82	1.22
23 I	83	0.94	1.12	1.18	1.35	171	1.94	1.45	0.75	1.04
30 I	108	1.23	1.30	1.06	1.31	182	2.07	1.30	0.63	0.91
6 II	115	1.31	1.34	1.03	1.29	253	2.88	1.46	0.51	0.91
25 II	105	1.19	1.14	0.96	1.08	137	1.56	1.48	0.95	1.26
11 III	44	0.50	0.51	1.01	0.02	199	2.26	1.73	0.76	1.14
1 IV	36	0.41	0.62	1.51	0.84	—	—	—	—	—

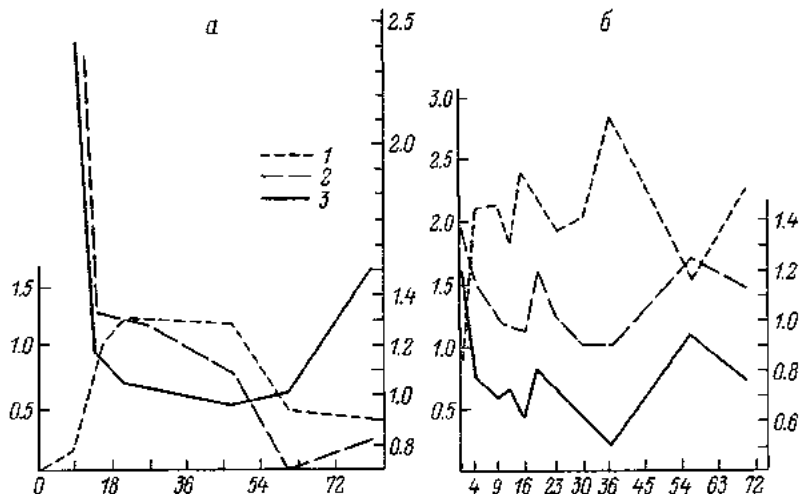


Рис. 2. Динамика статистических характеристик олигохет.

a — *Tubifex tubifex*; *б* — смешанная культура. 1 — средняя арифметическая; 2 — индекс агрегированности; 3 — коэффициент вариации. По оси ординат: слева — средняя плотность олигохет, экз./кв., справа — коэффициент вариации и индекс агрегированности. По оси абсцисс — текущее время опыта, сут.

когда животные приступали к откладке коконов, т. е. изучали распределение особей только одного поколения. После завершения исследований грунт из второго сосуда промывали через сито для отделения олигохет, затем находили соотношение численностей 2 видов. В этот момент *Tubifex tubifex* составлял 32.4 %, а *Limnodrilus hoffmeisteri* — 67.6 %.

Поскольку статистические характеристики находили на основе поголовного учета организмов, а не на основе выборочного метода, то стандартные ошибки показателей в этом случае не вычисляли. Для оценки агрегированности организмов использовали коэффициент Ллойда [10]

$$C_L = 1 + \frac{\sigma^2 - \bar{x}}{\bar{x}^2},$$

где σ — среднее квадратическое отклонение, \bar{x} — средняя арифметическая.

Этот показатель равен единице при случайном распределении организмов, уменьшается при равномерном и увеличивается при возрастании степени агрегированности. Рассмотрение динамики численности *Tubifex tubifex* в монокультуре (рис. 2, *a*) показывает, что вначале рост численности проходил по классической логистической кривой. Максимальной численности (115 экз.) олигохеты достигли 6 февраля, а затем наблюдали очень медленное снижение численности, после 25 февраля сменившееся ее быстрым падением.

а										б									
	2	3	2	2	3	1					0	2	3	2	4	2			
	2	1	1	3	1	1	0	2			2	1	1	1	1	3	3		
0	0	2	1	5	2	1	1	1	1		1	2	3	0	4	3	3	3	3
4	2	0	0	1	1	0	0	2	0		3	2	1	6	6	0	3	4	2
0	4	0	4	0	1	0	0	3	1		3	4	4	5	5	3	2	4	4
3	3	2	5	2	1	0	0	4	0		4	1	3	3	3	2	4	3	5
2	3	0	3	0	0	1	0	1	0		2	5	3	4	3	5	5	4	2
2	2	0	3	1	2	0	1	0	1		2	6	2	3	4	2	1	3	4
1	1	3	0	4	2	0	0				2	1	3	4	4	3	2	3	
0	0	1	0	0	0						0	2	3	1	2	1			

Рис. 3. Размещение олигохет в период максимума численности, экз./кв.

а — *Tubifex tubifex*; б — смешанная культура.

9 января из одного первого кокона вышли сразу 6 олигохет, что обусловило высокий показатель агрегированности (74.87). Затем по мере появления животных из других коконов и их расползания по площади сосуда агрегированность уменьшалась, к концу опыта распределение стало близко к равномерному. В момент максимума численности олигохеты были слабоагрегированы. Динамика численности смешанной культуры олигохет носит схожий характер (рис. 2, б), но колебания плотности здесь выше. Это отчасти обусловлено наличием ошибок в учете организмов, поскольку в смешанной культуре домики олигохет часто сливаются, поэтому трудно сосчитать число олигохет в данном квадрате.

Олигохеты, помещенные в центр сосуда на поверхность или одним комком, уже через 5 сут распределялись по всей площади.

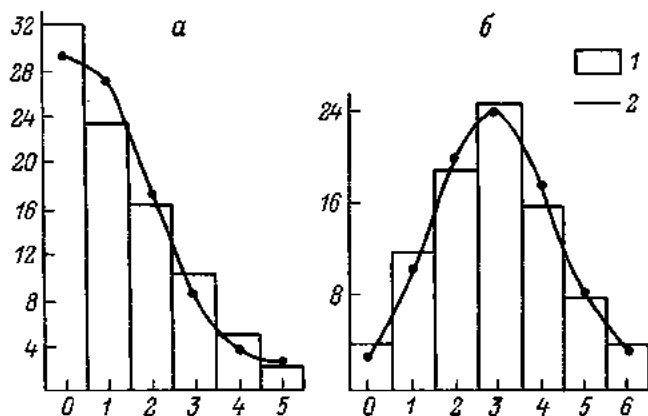


Рис. 4. Статистическое распределение олигохет.

а — *Tubifex tubifex*; б — смешанная культура. 1 — эмпирические частоты; 2 — теоретические частоты. По оси ординат — частоты данных классов; по оси абсцисс — классы численности.

Минимум агрегированности совпадал с максимумом численности. Как правило, олигохеты в смешанной культуре были менее агрегированы, чем в чистой, лишь на завершающей стадии опыта наблюдалось обратное соотношение показателей агрегированности.

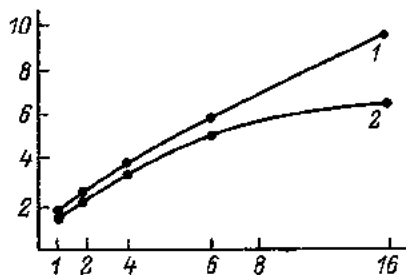
Нужно было выяснить, каким статистическим законом описывалось размещение олигохет по площади сосуда в период максимума численности (рис. 3). Для этого подсчитывали число клеток, не содержащих животных и содержащих 1, 2, 3 и т. д. экземпляров. Гистограммы распределения числа клеток по количеству обнаруженных в них организмов (рис. 4) показали, что распределение олигохет в чистой культуре можно описать отрицательным биномиальным распределением, а в смешанной — нормальным распределением. Расчет теоретических значений частот и сравнение их по критерию χ^2 с эмпирическими частотами показал, что в первом случае $\chi^2 = 1.92$ при числе степеней свободы $v=3$ и табличном $\chi^2 = 7.8$ для доверительной вероятности $P=0.95$; во втором случае $\chi^2 = 2.89$ при $v=4$ и табличном $\chi^2 = 9.5$.

Считается, что нормальное распределение возникает тогда, когда обилие организмов зависит от ряда факторов, действие которых соизмеримо друг с другом. Такое распределение характерно и для организмов, находящихся в сравнительно благоприятных условиях существования («нормальных» условиях) [5]; отрицательное биномиальное распределение наблюдается, когда обилие организмов контролируется главным образом одним-двумя факторами. Этими лимитирующими факторами могут быть как неблагоприятные условия среды, так и конкурентные взаимоотношения между организмами. Поскольку и для опытов в обоих сосудах был взят один и тот же и прочие абиотические условия существования не различались, а плотность организмов в чистой культуре была в 2 раза ниже, чем в смешанной, можно предположить, что абиотические факторы здесь не были решающими. Вообще плотность животных в наших опытах была невелика (3.3 и 7.2 тыс. экз./м²) и близка к наблюдавшейся во многих естественных местообитаниях. На высокоэвтрофных участках Воткинского водохранилища плотность олигохет может достигать 390 тыс. экз./м² [1], а в эстуарии Темзы — даже 428 тыс. экз./м² [6], т. е. примерно в 60 раз выше, чем в наших опытах. Поэтому можно предположить, что в чистой культуре *Tubifex tubifex* условия существования его менее благоприятны, чем при совместном обитании с *Limnodrilus hoffmeisteri*.

Еще Бринкхерстом [8] экспериментально было показано, что более благоприятные условия для дыхания, роста и развития *Tubifex tubifex* создаются в смешанной культуре, а именно в присутствии *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Peloscoclex multisetosus*. Было показано также, что фекалии *Tubifex tubifex* привлекают червей *Limnodrilus hoffmeisteri*. Этим объясняется возникновение межвидовых скоплений червей, характерных для нормального распределения тубифицид в природе [9]. По нашим наблюдениям, *Tubifex tubifex* вместе с *Limnodrilus hoffmeisteri* живет в аква-

Рис. 5. Зависимость среднеквадратического отклонения от площади пробы.

1 — смешанная культура; 2 — *Tubifex tubifex*. По оси ординат — σ ; по оси абсцисс — площадь пробы, квадраты.



риальных условиях гораздо дольше, чем в монокультуре. В природе олигохеты склонны образовывать скопления размерами в десятки и сотни квадратных сантиметров [3], поэтому было необходимо проверить, не образуют ли олигохеты в наших условиях агрегации большего масштаба, чем микроскопления особей в пределах одной клетки. Для этого использовался метод «переменных площадок» [7]. Суть его заключается в том, что смежные клетки объединяются по 2, 4, 8 и т. д., затем для каждой такой укрупненной единицы (блока) подсчитывается σ и строится график зависимости величины σ от размера блока. Если организмы образуют агрегации, по площади близкие к площади какого-либо блока, то на графике наблюдается пик величины σ . В наших опытах при увеличении площади блока σ плавно возрастала (рис. 5). Следовательно, агрегаций, размером в несколько клеток, не обнаружено.

Поскольку величины различных статистических показателей, исключая \bar{x} , зависят от размера учетной площадки, то наши данные по агрегированности олигохет мы можем сравнивать только с результатами, полученными аналогичным методом. В олиготрофном оз. Пяярви, расположенном в южной Финляндии, изучали пространственное распределение олигохет, площадь пробы составила 4 см² [11]. При средней плотности 4 экз. на пробу распределение животных также описывалось отрицательным биномиальным распределением (величина индекса $C_1=1.36$, который подсчитан нами по приведенным в работе исходным данным), т. е. агрегированность олигохет была несколько выше, чем в наших опытах со смешанной культурой. Очевидно, сказывалась меньшая однородность субстрата. Слабая агрегированность в наших моно- и поликультурах свидетельствовала об обилии и равномерности распределения пищи. Вероятно, одними из основных факторов в образовании агрегаций были качество грунта (насыщенность его легкогидролизуемым органическим веществом) и межвидовые отношения. Олигохеты — важный и перспективный объект аквакультуры, поскольку они способны образовывать очень высокие биомассы, свыше 15 кг/м² [2], и обитать в богатых органическим веществом сточных водах, где другие организмы жить не в состоянии. В ходе изучения их агрегационного поведения есть возможность подобрать смешанную культуру таких видов, которые будут

стимулировать развитие друг друга, что позволит увеличить выход продукции с единицы площади и интенсифицировать очистку загрязненных органикой сточных вод.

Литература

1. Алексеевнина М. С., Гореликова Н. М. Формирование донных биоценозов в условиях повышенной трофности (на примере Воткинского водохранилища) // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. Вып. 1.
2. Дорошкевич В. И. Особенности экологии тубифицид, культивируемых в сточных водах // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977.
3. Поддубная Т. Л. Состав и распределение олигохет в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
4. Поддубная Т. Л., Баханов А. И. О пространственном распределении водных олигохет // Водные малощетинковые черви. Тбилиси, 1983.
5. Федоров В. Д. Проблемы оценки нормы и патологии состояния экосистем // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., 1977.
6. Birtwell J. K., Arthur D. R. The ecology of tubificids in the Thames estuary with particular reference to *Tubifex costatus* (Claparede) // Aquatic oligochaete biology. New York, London, 1980.
7. (Greig-Smith P.) Грейз-Смур П. Количественная экология растений. М., 1967.
8. Brinkhurst R. O., Chua K. E., Kaushik N. K. Interspecific interactions and selective feeding by Tubificid oligochaetes // Limnol., Oceanogr. 1972. Vol. 17, N 1.
9. Brinkhurst R. O. Factors mediating interspecific aggregation of tubificid oligochaetes // J. Fish. Res. Board Canada. 1974. Vol. 31, N 4.
10. Lloyd M. Mean crowding // J. Animal Ecol. 1967. Vol. 36, N 1.
11. Ranta E., Sarwala J. Spatial patterns of littoral meiofauna in an oligotrophic lake // Verh. Intern. Ver. theor., angew. Limnol. 1978. Bd 20, Pt 2.

СТРОЕНИЕ КОКОНОВ НЕКОТОРЫХ ОЛИГОХЕТ

Кладка у олигохет оформлена в виде коконов. Согласно О. В. Чекановской [6], форма коконов видоспецифична.

Известны коконы олигохет семейств Naididae, Tubificidae, Enchytraeidae, Lumbriculidae, Branchiobdellidae, Megascolecidae, Glossoscolecidae, Lumbricidae [1—10, 13—20 и др.]. Однако сведения о их строении, как правило, фрагментарны и получены попутно в результате фаунистических исследований или изучения биологии олигохет.

Цель настоящей работы — изучение строения коконов массовых видов олигохет, выявление таксономической значимости признаков и диагностическое описание их.

Материалом послужили коконы из природных популяций олигохет, собранные в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища и в р. Латка, фиксированные 8 %-ным формалином, а также коконы из лабораторных культур, фиксированные 4 %-ным формалином или 70°-ным спиртом. Изучены коконы 8 видов олигохет.

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ КОКОНОВ И ОСНОВНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Коконы олигохет образуются в результате секреторной деятельности железистых клеток пояса червей [11, 12], окончательно формируются после откладки на субстрат и состоят из отчетливо обозначенной разной формы ампулы, заполненной яйцами и белковой жидкостью, и трубчатых отростков, закрытых белковыми пробочками.

Яйцевой кокон имеет гетерополярную ось, т. е. один отросток обычно уже другого; передний отросток узкий и первым сбрасывается с головного конца [2, 6, 16].

К числу основных таксономических признаков отнесены следующие: наличие или отсутствие грунтового покрытия на коконе; форма и размеры коконов, покрытых грунтом; форма, строение и размеры ампулы и трубчатых отростков; наличие или отсутствие слоя слизи вокруг оболочки кокона, с помощью которого кокон

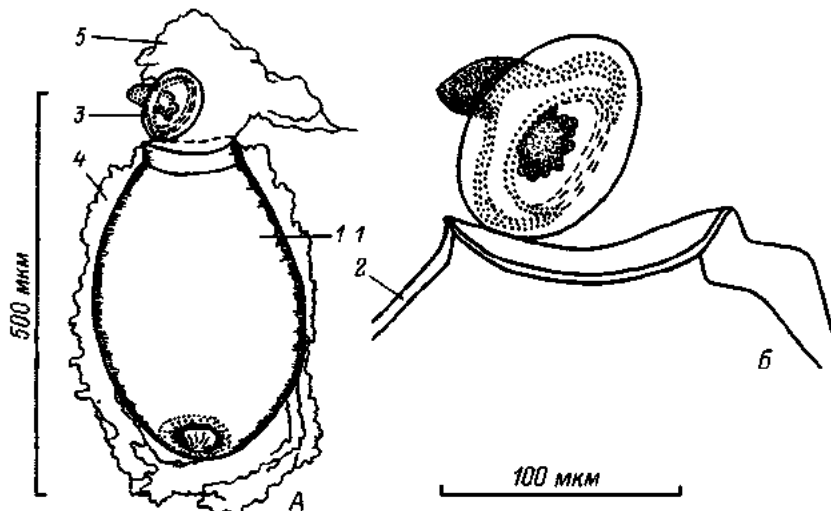


Рис. 1. Кокон *Ripistes parasita*.

А — внешний вид; Б — дистальный конец широкого отростка с крышечкой. 1 — оболочка кокона; 2 — стенка оболочки кокона; 3 — крышечка; 4 — слизь; 5 — зародышевая оболочка снаружи кокона после выхода из него червя.

может прикрепляться к подводным предметам; особенности строения и окраска оболочки кокона.

Основные размерные признаки коконов из природных и лабораторных популяций червей даны в табл. 1.

***Ripistes parasita* (Schmidt).** Кокон неприкрепленный (рис. 1). Оболочка тонкая, полупрозрачная, темно-желтая, с коричневым оттенком на переднем конце. Ампула кокона почти правильной плоско-эллиптической формы. Узкий отросток по внешнему виду напоминает закрутку или пуповину. Широкий отросток в форме плоского усеченного конуса, по-видимому, закрыт белковой пробочкой и крышечкой, которая открывается в момент выхода червя из кокона. Крышечка колоколовидная, с уплощенно-загнутыми краями. Внутри крышечки находится компактное образование, которое, видимо, составляет единое целое с ее вершиной. Половина поверхности кокона покрыта загустевшей слизью, с помощью которой кокон может прикрепляться к подводным предметам.

Размерные признаки (мкм) следующие: длина ампулы 325; диаметр ампулы 306; длина узкого и широкого отростков 38; диаметр проксимальной и дистальной части узкого отростков 38; широкого соответственно 156 и 125; диаметр крышечки в ее основании около 109; высота крышечки 56; толщина слизи варьирует от 0 до 70.

В ампуле содержится одно яйцо, занимающее весь ее объем.

З а м е ч а н и е. Для описания использован единственный кокон *R. parasita*, найденный на склоне бывшего русла Волги в Волж-

ском плёсе Рыбинского водохранилища на глубине 13 м. Видовая принадлежность кокона установлена в результате выведения из него червя в лабораторных условиях.

Aulodrilus pluriseta (Piguet). Кокон имеет общие черты строения с коконами нандид. Отчетливо выражена гетерополярность (рис. 2, Б; табл. 2). Довольно плотная, прозрачная, слегка желтоватая оболочка образует ампулу правильной выпукло-эллиптической или паровидной формы и отростки разной формы и длины. Узкий отросток постепенно сужается к дистальному концу или расширяется от середины (рис. 2, Б, Е). Стенки внутри него почти соприкасаются, образуя на дистальном конце воронковидное расширение. Широкий и более короткий отросток в виде правильного усеченного конуса или почти прямой, слегка зауженный в средней части. Он закрыт белковой пробочкой и крышечкой, которая, как и у *Ripistes parasita*, открывается в момент выхода червя из кокона. Крышечка дисковидная, состоит из основания и венчика (рис. 2, В—Д). Основание крышечки, та ее часть, которая закрывает отросток, слегка выпуклое, с крючковидным выростом в месте прикрепления крышечки к отростку, желтого цвета. Бесцветная, прозрачная и более тонкая периферийная часть крышечки образует вокруг основания подобие венчика. Степень развития венчика у разных коконов варьирует. Иногда он редуцирован. Снаружи кокон по всей длине полностью покрыт загустевшей слизью с налипшими к ней частицами грунта (рис. 2, А). Над грунтом, как правило, возвышается основание или периферийная часть крышечки, которая может быть покрыта мельчайшими частицами грунта или закрыта слизистой трубкой.

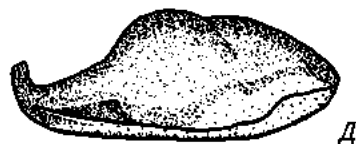
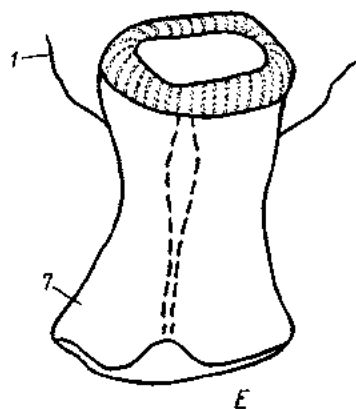
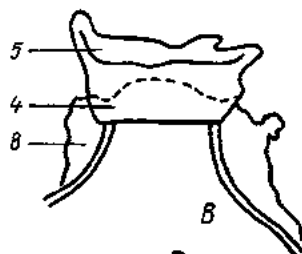
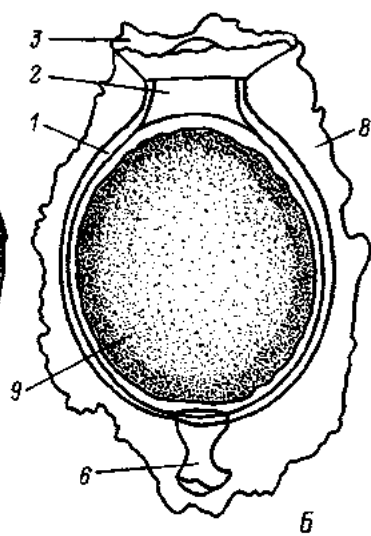
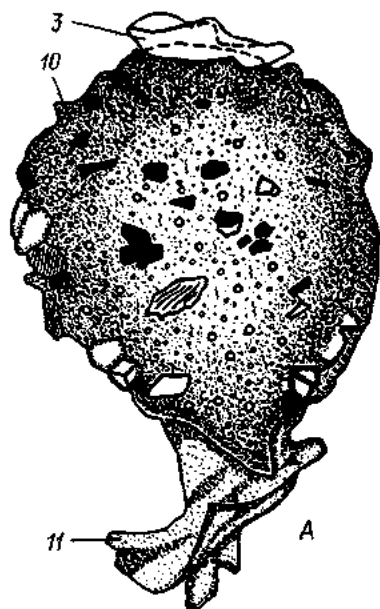
Диаметр основания крышечки 118—275 мкм; диаметр венчика в дистальной части 171—314 мкм; высота основания крышечки 34—88 мкм; высота венчика крышечки 14—113 мкм ($n=21-34$); толщина слизи 8—63 мкм ($n=29$); грунтового покрытия 14—286 мкм ($n=32$).

В коконе одно яйцо сферической формы, занимающее почти весь объем ампулы.

З а м е ч а н и е. Для размерной характеристики использованы коконы из лабораторных популяций червей, содержавшихся при 11.5—20 °С и сезонной смене температуры (2—20 °С). Покрытые грунтом коконы *Aulodrilus pluriseta* лимонovidной формы, внешне похожи на коконы *Potamothenix moldaviensis* [1], но по длине и диаметру почти вдвое меньше. Кокон рассматриваемых видов

Рис. 2. Строение кокона *Aulodrilus pluriseta*.

А — общий вид кокона, покрытого грунтом; Б — кокон, освобожденный от грунта; В — широкий отросток, закрытый крышечкой; Г — вид крышечки сверху; Д — то же сбоку; Е — узкий отросток (общий вид); Ж — дистальный конец узкого отростка (вид сверху). 1 — оболочка кокона; 2 — широкий отросток, закрытый белковой пробочкой; 3 — крышечка; 4 — основание крышечки; 5 — венчик крышечки; 6 — узкий отросток; 7 — дистальный конец узкого отростка (вид сбоку); 8 — слизь; 9 — яйцо; 10 — грунтовый слой; 11 — слизистая трубка с налипшими к ней частицами грунта. Здесь и на других рисунках, где зародышевая оболочка отчетливо не видна, она не нарисована.



Различия между трубчатыми отростками коконов тубифицид по критерию Стьюдента

Вид	n	Признак		
		$l_1 - l_2$	$d_1 - d_2$	$d'_1 - d'_2$
<i>Aulodrilus plariseta</i> (лабораторные)	64—70	8.30	10.25	18.89
<i>Ilyodrilus templetoni</i> (природные)	68—70	4.43	0.85	0.81
		0.28	2.35	1.05
		(0.06)	(0.27)	(2.51)
<i>Potamothrix vejsovskyi</i> (лабораторные)	69—72	9.98	16.53	22.98
<i>P. bedoti</i> (лабораторные)	20	4.68	7.84	10.24
<i>P. hammoniensis</i> (природные)	72	2.26	2.32	3.01
Тот же (лабораторные)	30	0.34	1.25	1.32
<i>Tubifex tubifex</i> (природные)	64	0.20	2.08	2.15
Тот же (лабораторные)	30	1.79	6.43	4.65
<i>Spirosperma ferox</i> (лабораторные)	66—70	0.31	3.66	—

Примечание. Над чертой — критерий Стьюдента при группировке признаков по длине отростков, под чертой — то же по диаметру проксимального конца отростка, в скобках — то же по диаметру дистального конца отростка. Здесь и в табл. 3: n — общий объем двух выборок.

с помощью слизи могут прикрепляться к подводным предметам, в естественной среде — к крупным остаткам отмершей растительности, к внутренней поверхности раковин погибших моллюсков, в аквариумах — к его стенкам и дну. Оболочка кокона, примыкающая к субстрату, свободна от грунта. Через нее отчетливо просматриваются эмбрионы. Наличие грунтового покрытия на коконах известно и у других олигохет, в том числе у энхитреид и люмбрицид. Христенсен, Рамиш и Графф [9, 15] в лабораторных условиях наблюдали откладку червями коконов на стенки террариума и заботу материнских особей о потомстве, которая заключалась в создании ими на коконах защитного грунтового покрытия.

Иногда с переднего и заднего концов коконов *Aulodrilus plariseta* свисают слизистые трубковидные образования. Не исключено, что они секретируются железистыми клетками эпидермиса тела червя во время формирования кокона.

Ilyodrilus templetoni (Southern). Оболочка коконов тонкая, желтоватая, прозрачная или полупрозрачная из-за налипших к гранулам секрета и к слизистым пленочкам мельчайших частиц грунта. Кокон состоит из правильной выпукло-эллиптической или шаровидной ампулы и коротких в форме усеченных конусов отростков, трудно отличимых на дистальном конце от белковых пробочек (рис. 3). Гетерополярность отчетливо не выражена. Один отросток может быть длиннее или шире другого, по четких достоверных отличий не выявлено (табл. 2).

Количество яиц в природных коконах 1—4 ($n=35$), из лабораторных популяций, содержащихся при 11.5—20 °C и сезонной

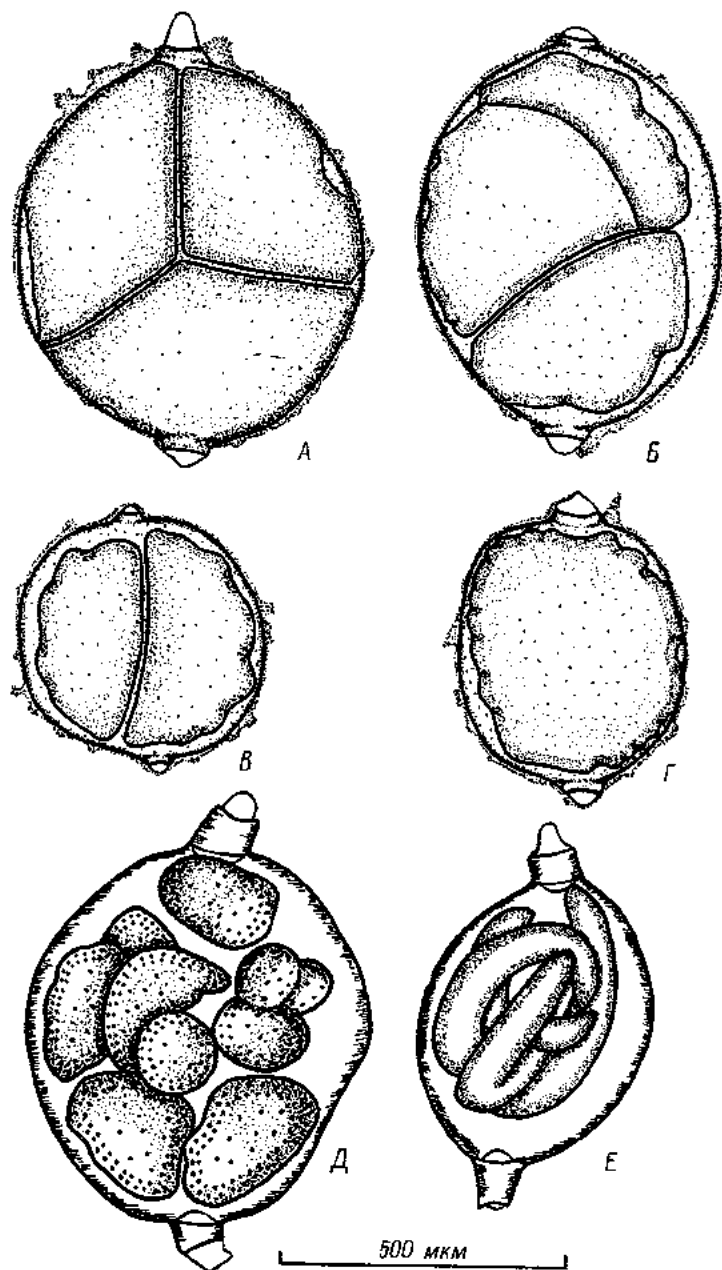


Рис. 3. Коконы *Ilyodrilus templetoni* (А—Г), *Potamothrix hammoniensis* (Д З), *Tubifex tubifex* (И—М). Г, З, М — коконы из лабораторных популяций.

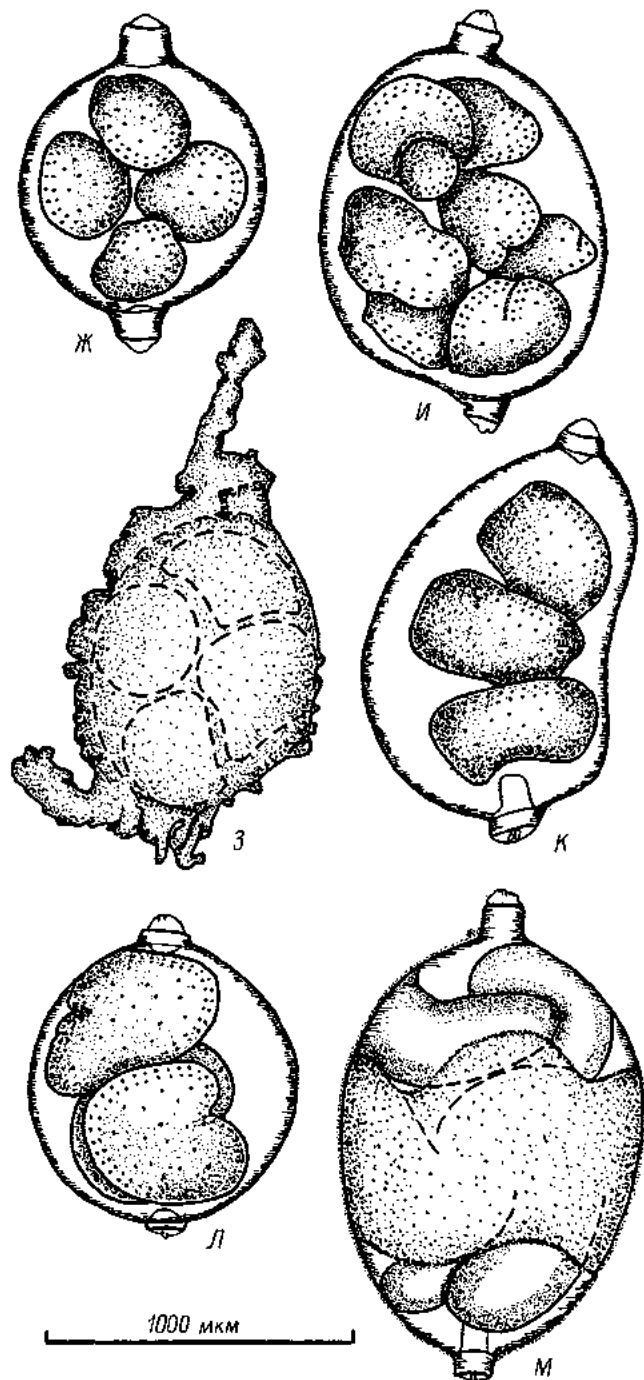


Рис. 3 (продолжение).

смене температуры, 1—2 ($n=30$). Как правило, яйца плотно упакованы и занимают почти весь объем ампулы.

З а м е ч а н и е. Для размерной характеристики использованы коконы, собранные в Рыбинском водохранилище в мае и июле 1979 г. По размерам и строению ампулы и отростков коконы *I. templetoni* отличаются от коконов совместно обитающих видов: *Potamothrix hammoniensis*, *P. bedoti*, *P. vejnovskyi* и *Tubifex tubifex*. Кокон *Ilyodrilus templetoni* мельче таковых 3 других видов, исключая *Potamothrix bedoti*, коконы которого, как и у *P. vejnovskyi*, имеют специфическое строение отростков.

Potamothrix vejnovskyi (Hrabě). Оболочка коконов тонкая, прозрачная, желтоватая или желтовато-коричневая. Ампула правильной или неправильной выпукло-эллиптической формы. Гетерополярность хорошо выражена (рис. 4). Отростки отчетливо различаются по размерам и строению (рис. 5; табл. 1, 2). Отросток заднего конца кокона почти в 2 раза длиннее и шире переднего, в форме усеченного конуса или цилиндрический, расширяющийся у самого основания. Весь отросток закрыт белковой пробочкой, которая обычно высоко (на 63—138 мкм) возвышается над его дистальным концом. Передний отросток по форме напоминает пуловину. По-видимому, в центре него имеется пора, через которую на поверхность отростка может выступать белковое вещество пробочки. Не исключена также возможность изменения формы и строения отростка. В водохранилище найден кокон, передний отросток которого обычный, трубчатый, с выступающей над его дистальным концом белковой пробочкой (рис. 4, Ж). Аквариумные коконы часто заключены в тонкий чехол из загустевшей слизи с налипшими к нему частицами грунта (рис. 4, В—Д). Подобные коконы, первоначально принятые за коконы *Limnodrilus hoffmeisteri* [1], обнаружены и в естественной среде (рис. 4, З).

Количество яиц в аквариумных коконах 2—12 ($n=36$), в природных 1—14 ($n=9$).

З а м е ч а н и е. Для размерного анализа использованы коконы из лабораторных популяций, содержавшихся при различном температурном режиме: 11.5—20 °С и сезонной смене температуры.

Potamothrix bedoti (Pignet). Оболочка коконов тонкая, прозрачная, слегка желтоватая, чрезвычайно мягкая (форма коконов легко изменяется при прикосновении иглы). Ампула правильной или неправильной выпукло-эллиптической или шаровидной формы, отростки четко различаются по форме и размеру (рис. 6; табл. 2). Узкий отросток переднего конца коконов обычно короче широкого, в виде усеченного конуса. На дистальном конце его образуется плато из оболочки кокона с отверстием неправильной овальной формы в центре, диаметром 14—28 мкм. Белковое вещество пробочки может незначительно (на 14 мкм) выступать над дистальным концом отростка (рис. 6, Д) или закрывать отверстие изнутри, глубоко (на 50—75 мкм) вдаваясь в полость ампулы кокона (рис. 6, Е, Ж). В последнем случае на дистальном конце отчетливо обозначена выемка, уходящая в глубь отростка. Широкий отросток трубчатый, слегка сужающийся, редко расширяющийся к дисталь-

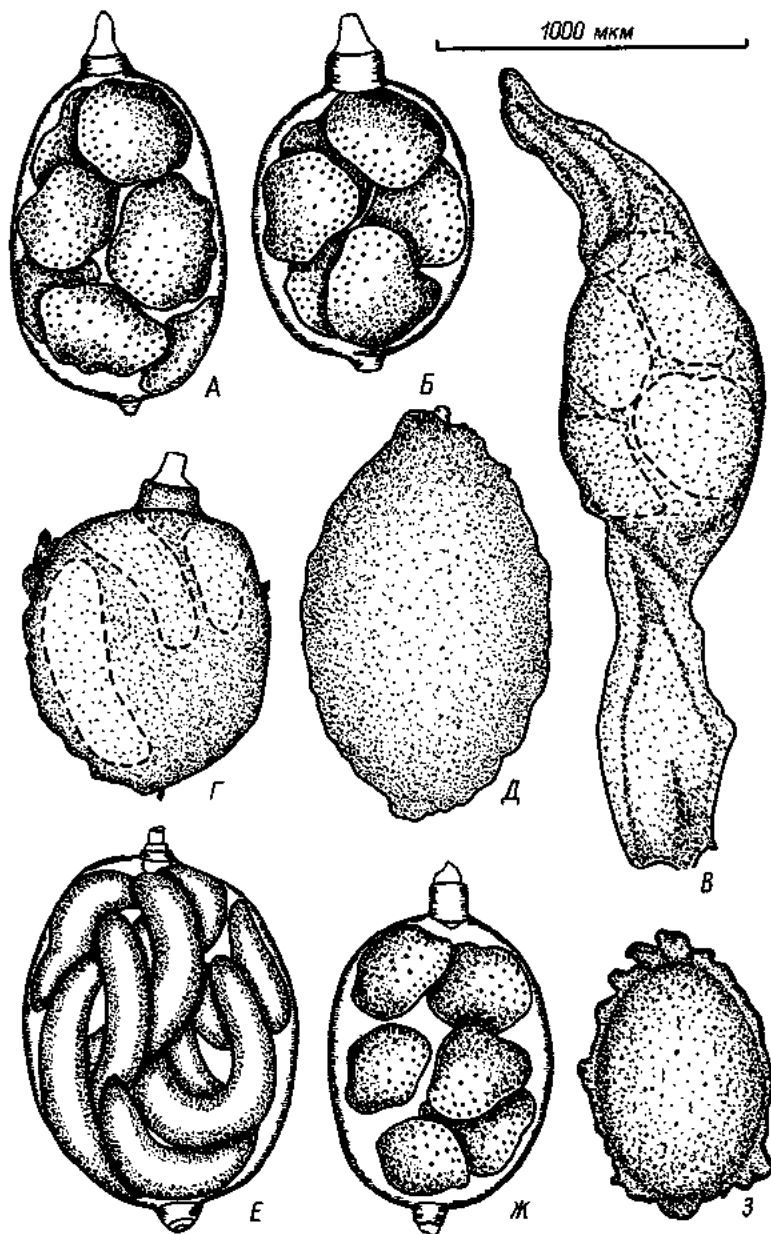


Рис. 4. Коконь *Potamothenis vejdoskyi*.

А—Д — из лабораторных культур; Е—З — из Рыбинского водохранилища. Зародыш через слизистый чехол отчетливо не виден — показан пунктиром.

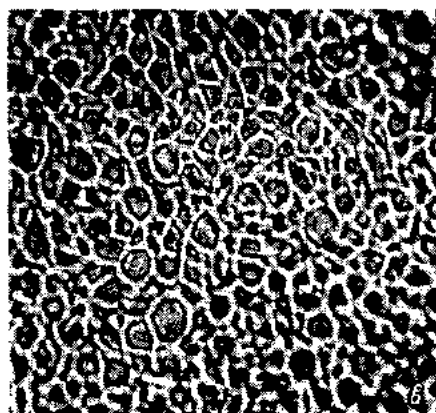
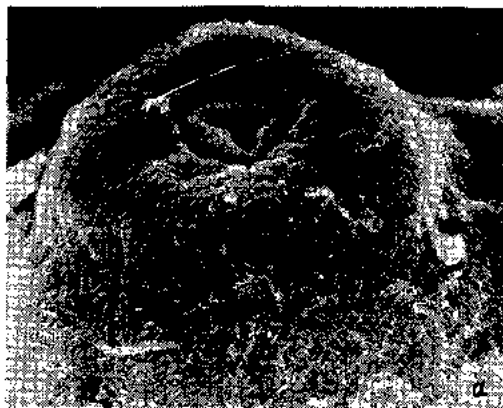


Рис. 5. Внешний вид узкого (А) и широкого (Б) отростков коконов *Potamothrix vejsovskyi* и структура наружной поверхности коконов *Spirosperma ferox* (Б—Е).

В — оболочка коконов с диско- и листовидной скульптурой без пузыревидных выростов; Г — то же с пузыревидными выростами, через которые отчетливо видны диско- и листовидные образования; Д, Е — пузыревидные выросты (вид сбоку). ×450 (А, Б); ×1350 (В, Г, Е); ×600 (Д).

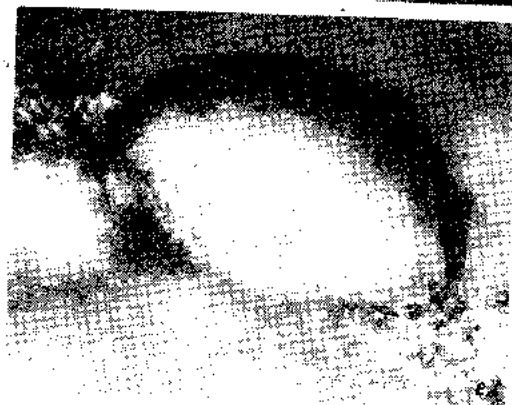
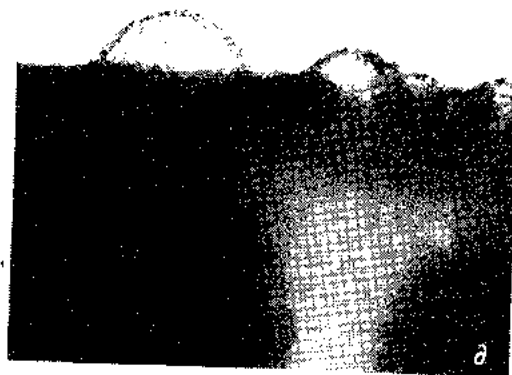
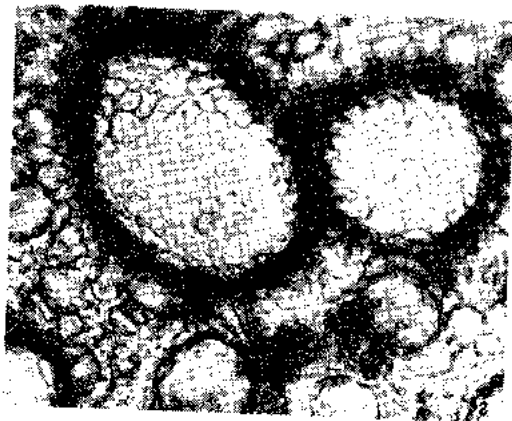


Рис. 5 (продолжение).

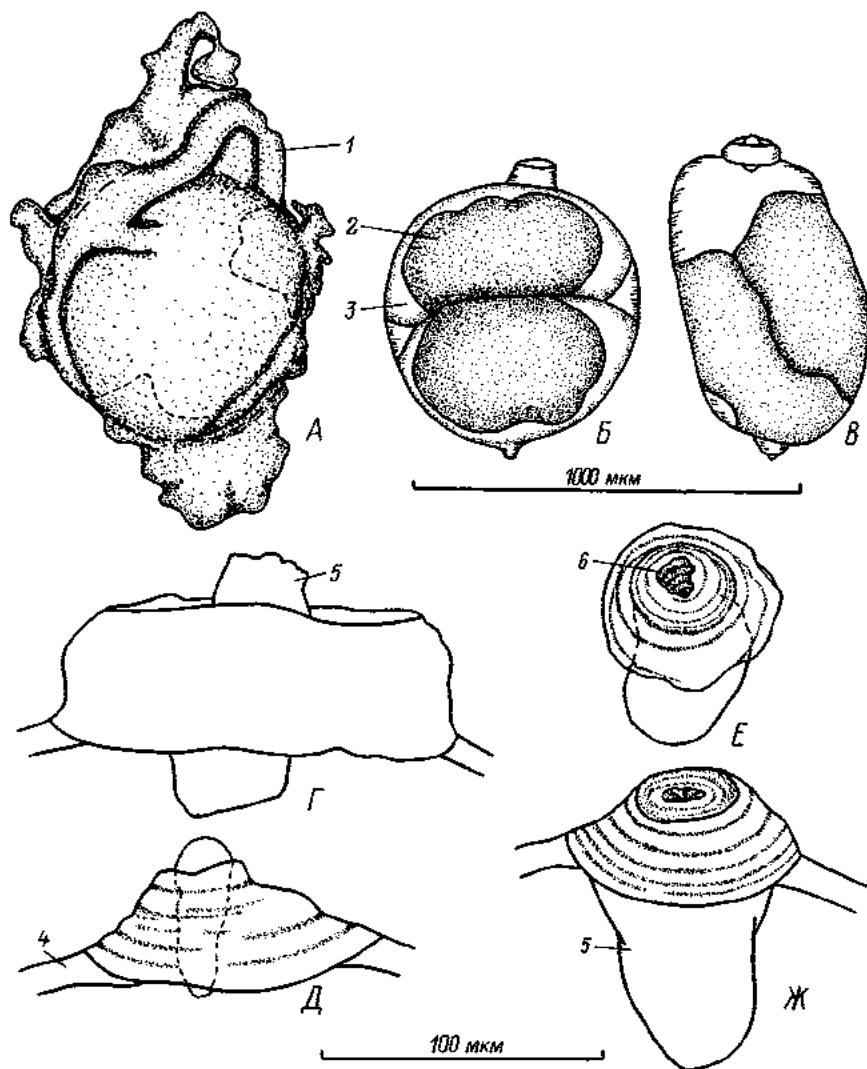


Рис. 6. Строение коконов *Potamothenrix bedoti*.

А—В — внешний вид коконов; Г — широкий отросток; Д—Ж — узкий отросток. 1 — чехол из загустевшей слизи (кокон и эмбрионы отчетливо не видны, показаны пунктиром); 2 — зародыш; 3 — зародышевая оболочка; 4 — стенка оболочки кокона; 5 — белковая пробочка; 6 — пора на дистальном конце отростка.

ному концу; закрыт белковой пробочкой, выступающей над дистальным концом на 8—34 мкм (рис. 6, Г). Поверхность кокона покрыта редкими мельчайшими частицами грунта или полностью закрыта чехлом из слизи и грунта, с трудом удаляющимся с его поверхности.

В коконе 2 яйца ($n=11$).

Различия размерных признаков коконов некоторых видов тубифицид из природных и лабораторных популяций по критерию Стьюдента

Вид	n	Признак							
		L_1	D_1	l_1	l_2	d_1	d_2	d'_1	d'_2
<i>Potamothrix vej dovskyi</i> и <i>P. bedoti</i> (лабораторные)	43—47	11.65	7.44	6.05	12.47	10.75	7.95	1.83	4.60
<i>P. hammoniensi s</i> и <i>Tubifex tubifex</i> (природные)	68	4.88	1.21	7.19	8.00	7.02	5.88	2.95	3.17
<i>Potamothrix hammoniensi s</i> и <i>Tubifex tubifex</i> (лабораторные)	30	1.39	0.06	4.44	2.86	7.79	7.70	4.52	1.58
<i>Potamothrix hammoniensi s</i> (природные и лабораторные)	51	1.39	2.28	5.25	6.31	1.08	2.22	0.52	0.12
<i>Tubifex tubifex</i> (природные и лабораторные)	47	5.49	5.00	3.08	1.30	6.03	2.00	2.80	0.67

З а м е ч а н и е. Для описания использованы коконы *P. bedoti* из лабораторных популяций, содержащихся при 10—20 °С, и коконы из лабораторных популяций, содержащихся при 14—18.5 °С, любезно переданные доктором Т. Тиммом, который их впервые идентифицировал [4].

Коконы *P. bedoti* и *P. vej dovskyi* имеют сходные по строению отростки. По средним размерам ампулы и отростков, за исключением дистального конца узкого отростка, коконы *P. bedoti* достоверно меньше коконов *P. vej dovskyi* ($P < 0.001$) (табл. 3). Размерные интервалы по 7 изученным признакам перекрываются в различной степени, максимальная длина широкого отростка у коконов *P. bedoti* и минимальная длина его у коконов *P. vej dovskyi* равны и составляют 625 мкм.

Potamothrix hammoniensi s (Michaelsen). У коконов из природных популяций (Рыбинское водохранилище) оболочка прозрачная или полупрозрачная из-за наличия к слизи частиц грунта, гладкая, редко морщинистая, темно-желтая или светло-коричневая. Ампула правильной или неправильной выпукло-эллиптической или шаровидной формы, иногда отчетливо заужена к переднему концу (рис. 3, Д—Ж). Отростки коконов в форме усеченного конуса или цилиндрические, заметно расширяющиеся у самого основания. Один отросток более узкий и короткий. Однако визуально гетерополярность не всегда отчетливо выражена. Ее существование доказано статанализом (табл. 2).

Количество яиц в коконах, собранных в мае—июле, 3—12 ($n=36$).

Коконы из лабораторных культур, содержащихся при 11.5—20 °С, имеют аналогичные природным структуру наружной поверхности и окраску оболочки, форму ампулы и трубчатых

отростков. Однако наружная поверхность оболочки коконов из аквариумов обычно покрыта прилипшими к слизи частицами грунта (рис. 3, 3). Гетерополярность не выражена и не подтверждена статанализом (табл. 2).

Количество яиц в коконе 3—5 ($n=15$).

По всем изученным признакам размеры коконов из разных популяций близки, несмотря на некоторые различия по их средним значениям (табл. 3).

Tubifex tubifex (Müller). У коконов из п р и р о д н ы х популяций (р. Латка) оболочка прозрачная, гладкая, белесая или слегка желтоватая, менее жесткая, чем у *Potamothenis hammoniensis*. Форма ампулы и отростков коконов подобна таковым *P. hammoniensis* (рис. 3, II—Л). По длине отростки практически равны. Гетерополярность визуально отчетливо не выражена. Ее существование доказано статанализом (табл. 2).

Количество яиц в коконах, собранных в октябре и ноябре, 2—7 ($n=32$).

У коконов из л а б о р а т о р н ы х культур, содержащихся при 14.5—20 °С, структура наружной поверхности и окраска оболочки, формы ампулы и трубчатых отростков аналогичны таковым из естественной среды. Но у первых на поверхности оболочки коконов присутствуют частицы грунта, налипшие на слизь (рис. 3, М). Отчетливо обозначены узкий и широкий трубчатые отростки (табл. 2).

Количество яиц в коконах 2—4 ($n=15$).

По средним размерам 6 изученных признаков коконы разных популяций достоверно различаются (табл. 3), однако размерные интервалы в значительной степени перекрываются.

З а м е ч а н и е. Надежные признаки, позволяющие различить коконы *Tubifex tubifex* и *Potamothenis hammoniensis*, не найдены. Размеры ампулы коконов обоих видов из природных и лабораторных популяций близки, несмотря иногда на существенные ($P<0.001$) различия по их средним значениям, что прежде всего зависит от условий существования популяций, сроков размножения и размеров размножающихся червей. Трубчатые отростки коконов *Tubifex tubifex* в среднем меньше, чем у *Potamothenis hammoniensis*, но их индивидуальные размеры могут быть сходными (табл. 1, 3).

Окраска и жесткость оболочки могут быть пригодны для идентификации коконов в случае совместного обитания обоих видов, что подтверждено на практике при выведении червей из собранных в естественной среде коконов. Однако при изучении природных и аквариумных коконов тубифицид разных видов обнаружено, что качество оболочки зависит от условий и продолжительности существования коконов. Со временем оболочка становится более жесткой и интенсивнее окрашенной.

Наличие слизи на поверхности аквариумных коконов *P. hammoniensis*, *Tubifex tubifex* и других изученных видов тубифицид можно объяснить образованием ее при формировании кокона

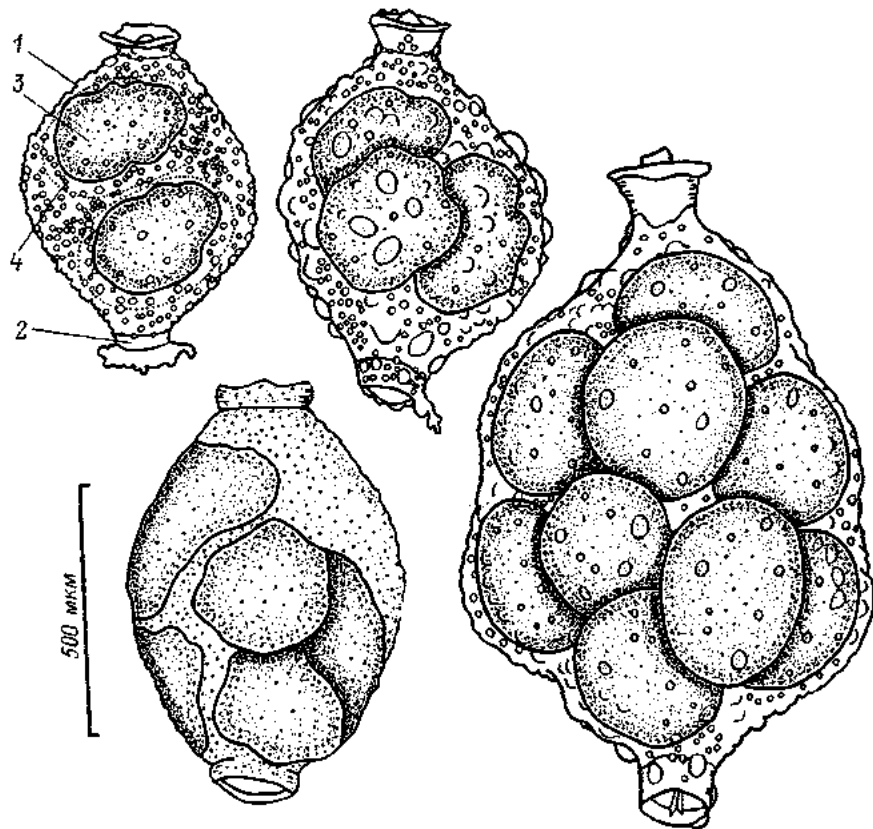


Рис. 7. Коконь *Spirosperma ferox*.

1 — оболочка кокона; 2 — трубчатый отросток; 3 — зародыш; 4 — зародышевая оболочка.

в результате секреторной деятельности железистых клеток пояса и прилегающих к нему участков простого эпидермиса. Не исключено также образование ее в результате жизнедеятельности микроорганизмов (Т. Э. Тимм, *устное сообщение*).

***Spirosperma ferox* Eisen.** Коконь различаются не только внешним видом, но и строением наружной поверхности оболочки (рис. 7).

Оболочка желтая или светло-коричневая, полупрозрачная или непрозрачная, плотная, иногда с налипшими частицами грунта. Наружная поверхность с диско- и листовидной скульптурой. Многие коконь имеют пузыревидные выросты различных размеров и формы (рис. 5, B—E). Диско- и листовидные образования, по описанию [16], по-видимому, аналогичны сосочкам поверхности тела червей рода *Peloscoides*.

Ампула изменчивой формы, от правильной выпукло-эллиптической до неправильной, часто (у 63 % коконов) со специальными

гнездами для яиц на внутренней поверхности. Передний конец ампулы может быть более узким. Отростки цилиндрические или слегка расширяющиеся к дистальному концу заканчиваются венчиком. Иногда он развит слабо или отсутствует. Венчик представляет собой отчетливо расширенный дистальный край отростков. Один отросток обычно уже другого, что подтверждено стат-анализом (табл. 1, 2). Визуально гетерополярность в большинстве случаев четко не выражена.

Число яиц в коконе 2—11 ($n=35$).

З а м е ч а н и е. Для характеристики использованы коконы *Spirosperma ferox* из лабораторных культур, содержавшихся при сезонной смене температуры. По внешнему виду, структуре наружной поверхности оболочки и размерам они тождественны коконам из естественной среды.

Впервые краткое описание коконов этого вида дано Т. Э. Тиммом [5]. В более поздней работе приведен рисунок [8].

* * *

Таким образом, исследования показали, что коконы *Ripistes parasita*, *Aulodrilus plurisetia*, *Hyodrilus templetoni* и *Spirosperma ferox* имеют специфические признаки, позволяющие точно установить их видовую принадлежность. У некоторых видов со сходными ареалом и условиями обитания (*Potamothenis vejovskyi* и *P. bedoti*, *P. hammoniensis* и *Tubifex tubifex*) коконы слабо различаются по строению и размерам, что затрудняет их идентификацию. Ранее такие же данные были получены для 2 совместно обитающих наидид *Nais elinguis* и *Stylaria lacustris* [2]. Возможно, более детальное изучение структуры оболочки сходных коконов различных видов выявит в дальнейшем специфические черты в их строении.

В заключение выражаю искреннюю благодарность за помощь в проведении работы, консультацию и ценные советы при написании и оформлении статьи А. И. Шиловой, Т. Э. Тимму, О. Д. Жаворонковой, А. И. Сеитовой, Т. Л. Сметаниной.

Литература

1. Архипова Н. Р. Строение коконов *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothenis moldaviensis* (Tubificidae, Oligochaeta) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, № 11.
2. Светлов Н. Р. К вопросу о половом размножении в сем. Naididae // Рус. гидробиол. журн. 1929. Т. 2, № 8—10.
3. (Тимм Т.) Timm T. On the fauna of the Estonian Oligochaeta // Pedobiologia. Jena, 1970. Vol. 10.
4. (Тимм Т.) Timm T. On the reproduction of *Eulyodrilus bedoti* (Piguet, 1913) (Oligochaeta, Tubificidae) // Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised, Bioloogia. 1972. Koide 21, N 3.
5. Тимм Т. Э. О жизненных циклах водных олигохет в аквариумах // Биология пресноводных организмов Эстонии. Тарту, 1974.
6. Чекаловская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.; Л., 1962.
7. Berg K. Studies on the bottom animals of Esrom Lake. København, 1938.
8. Bonacina C., Bonomi C., Monti C. Oligochaeta cocoon remains as evidence of past lake pollution // Hydrobiologia. 1986. Vol. 143.

9. Christensen B. Studies on Enehytraeidae: 6. Technique for culturing Enehytraeidae, with notes on cocoon types // *Oikos*. 1956. Vol. 7, N 2.
10. Ditlevsen A. Studien an Oligochaeten // *Ztschr. wiss. Zool.* 1904. Bd 77.
11. Grove A. J., Cowley L. F. The relation of the glandular elements of the clitellum of the Brandling worm (*Eisenia foetida* Sav.) to the secretion of the cocoon // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1927. Vol. 71.
12. Hirao J. Cocoon formation in *Tubifex* // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. YI.* 1965. Vol. 15.
13. Kuhl W. Ekokons von *Criodrilus lacuum* Hoffmstr. (Oligochaeta) in Main unterhalb Frankfurts // *Zool. Anz.* 1930. Bd 89.
14. Lockhead G., Learner M. A. The cocoon and hatchling of *Nais variabilis* (Naididae, Oligochaeta) // *Freshwater Biol.* 1984. Vol. 14.
15. Ramisch H., Graff O. Die Kokonkammern einiger Regenwurmarten (Lumbricidae: Oligochaeta) aus der Umgebung von Braunschweig // *Braunschweig. Natur Schr.* 1985. Bd 2, H. 2.
16. Stephenson J. The Oligochaeta. Oxford, 1930.
17. Stolte H. A. Oligochaeta // *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Leipzig, 1940. Bd 4, Abt. 3, B. 3, Lfg 4.
18. Subba Rao B. V. S. S. R., Ganapati P. N. On the breeding and cocoons of a littoral Oligochaete *Pontodrilus bermudensis* Beddard // *Curr. Sci. (India)*. 1974. Vol. 43, N 1.
19. Voigt W. Untersuchungen über die Varietätenbildung bei *Branchiobdella varians*: Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der Hohen Philosophischen Fakultät K. Julius Maximilians Universität. Würzburg, 1884.
20. Warren E. On the cocoons of the Earthworm, *Microchaetus papillatus* Benth. // *Ann. Natal Mus.* 1933. Vol. 7, N 2(20).

СОСТАВ ПИЩИ МШАНОК ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Исследование состава пищи мшанок предпринято с целью выявления их пищевой специализации, размеров потребляемых частиц, роли разных групп кормовых объектов при массовом развитии мшанок. Эти данные могут быть полезными при культивировании мшанок, при оценке их роли в осаждении взвесей.

Мшанки по способу добывания пищи — фильтраторы. Существуют две точки зрения на механизмы захвата и поймки пищевых частиц мшанками и близкими по филогении группами животных, добывающих пищу с помощью ресничных полосок. Одна из них принадлежит Гильмору [4] и заключается в том, что пищевые частицы у мшанок концентрируются около рта или во рту за счет сепарирования тяжелых и легких частиц центробежными силами. Локальная реверсия биения ресничек щупалец не связана с захватом пищевых частиц. Другая, противоположная точка зрения, высказанная Стратманом [5], состоит в том, что поимка пищевых частиц происходит путем локального разрыва метахрональной волны и реверсии биения ресничек щупалец. Останавливаемый объем воды при этом больше пищевой частицы, но значительно меньше потока, продолжающего обтекать другие участки щупалец. По мнению автора [5], такой способ добывания пищи свойствен животным, которые удерживают частицы против тока воды с помощью полосок простых ресничек. Обе гипотезы нуждаются в экспериментальной проверке.

Для изучения состава пищи в июле—августе 1981—1984 гг. проведены сборы мшанок с различных водных растений, буев, пней, затопленной древесины в заливах и реках, впадающих в водохранилища. Состав пищи рассмотрен у 6 из 9 известных в водохранилищах видов [2]: *Plumatella fungosa* (Pall.), *P. repens* (L.), *P. casmiana* Oka, *P. emarginata* Allm., *Cristatella mucedo* Cuvier, *Hyalinella punctata* (Hancock). Они широко распространены и обильны.

При обработке проб применяли методику вскрытия пищеварительного тракта и просмотра фекалий, предложенную Н. С. Гаевской [1]. Эта методика остается необходимым приемом трофологического исследования на первых его этапах [3].

Вскрыли более 600 кишечников мшанок из 121 пробы. Из каждой колонии просматривали содержимое пищеварительного тракта отдельно у каждого из 3 зооидов, а затем у 3—5 вместе. Долю каждого компонента оценивали приблизительно в среднем для всех зооидов и выражали в процентах.

В пище мшанок основные компоненты представлены водорослями: зелеными (более 100 видов), диатомовыми (более 100 видов), эвгленовыми (21 вид), синезелеными (17 видов), золотистыми (7 видов), пиррифитовыми и желтозелеными (по 5 видов). Этот перечень, разумеется, неполный, так как определение планктонных водорослей чрезвычайно сложно, а иногда невозможно после их ферментации в кишечниках мшанок. Несмотря на сложность определения водорослей, все значительные компоненты пищи были учтены. Массовые формы диатомей изучали на постоянных препаратах, залитых смолой. Большую помощь при определении оказали Л. Г. Корнева и И. В. Митропольская, за что автор выражает им признательность.

Кроме водорослей в пище мшанок встречались животные компоненты — коловратки родов *Keratella*, *Brachionus*, *Trichocerca*, *Lecane*, *Testudinella*, *Lepodella*, фрагменты кладоцер, хирономид, олигохет, велигеры дрейссены. Микрофлору и простейших не учитывали.

У разных видов мшанок размеры потребляемых частиц и фекальных комочков согласуются с индивидуальными размерами зооидов. Максимальный размер фекальных комочков отмечен у самой крупной мшанки *Plumatella fungosa* (табл. 1). Соответственно и размеры пищевых частиц у нее гораздо больше, чем у мелких видов (например, *P. casmiana*). Иногда в кишечниках мшанок в большом количестве присутствовали длинные нити синезеленых водорослей рода *Oscillatoria*, а также диатомовые рода *Synedra* с удлинненными створками, заглатывание которых, видимо, начинается с узкого конца клеток. Животная пища наиболее разнообразна у *Plumatella fungosa* и *P. repens*. Если исключить из пищи мшанок животные компоненты, то окажется, что размеры потребляемых частиц у разных видов довольно близки и составляют 6—45 мкм.

Исходя из того что вспышка численности животных возможна при оптимальном наборе и достаточном количестве пищи в окружающей среде, мы проанализировали содержимое пищеварительного тракта у мшанок, собранных в период их массового развития, с тем чтобы выявить варианты оптимального соотношения пищевых компонентов. Анализ содержимого кишечников *P. fungosa* из р. Согожи (Рыбинское водохранилище), найденных в зарослях рдеста блестящего, показал высокое разнообразие компонентов пищи (табл. 2). Преобладали зеленые водоросли, представленные 43 видами. Следует отметить большую роль синезеленых и пиррифитовых, остальные компоненты немногочисленны. Постоянно присутствовали коловратки *Keratella cochlearis*, в каждом зооиде их было от 1 до 8 экз. У мшанок из р. Кесьмы при высоком разно-

Таблица 1

Размеры (в скобках, мкм) фекальных комочков и массовых растительных и животных компонентов пищи волжских мишенок

Компонент пищи	<i>Plumatella fungosa</i> (1022—1260×280—290)	<i>Hyalinaella punctata</i> (800×300)	<i>Cricatella muscoides</i> (700×280)	<i>Plumatella repens</i> (600×280)	<i>Plumatella casimiana</i> (550×150)	<i>Plumatella emarginata</i> (450×300)
Водоросли						
Зеленые шары Ø	8—32	10—28	11—17	6—24	8—18	8—20
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.)	20×28	16×22—28×40	—	17×25	—	16×20
<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Ø	32—45	28—40	32—38	—	—	28—32
Род <i>Cyclotella</i> Ø	9—23	18—25	7—24	8—20	6—25	6—18
Род <i>Navicula</i>	—	6—10×20—46	—	8×34	8×30	—
Род <i>Melosira</i>	5—10×35—64	5—8×30—72	—	5—10×35—60	—	—
Род <i>Glenodinium</i>	16—46	40—45	8—27	17—36	16—30	—
Животные						
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	106×61	105×50	—	104×51—106×64	105×54	105×50
Род <i>Festudinella</i> Ø	162	—	—	—	—	—
<i>Brachionus angularis</i> (Gosse)	125×100	—	—	120×98	—	—
<i>Lepadella costata</i> (Wulf) Ø	—	—	—	122	—	—
Фрагменты клadoцер	100—270	—	—	—	—	—
Всплывающие дрейссены Ø	48—53	—	—	100	50—55	80

Состав пищи волжских миванок, % численности основных компонентов в пищевом комке

Компонент пищи	<i>Plumatella Jungosa</i>						<i>Cristatella mucedo</i>				
	1981 г.			1984 г.			1981 г.		1984 г.		
	Р. Со- гожа	Р. Ситы	Р. Себ- ла	Р. Себ- ла	Р. Ла- ма	Р. Ке- сьма	Р. Чер- на	Р. Сы- ровер- ка	Р. Чер- на	Р. Те- реш- ка	Р. Удя- на
Зеленые шары	10	15	15	20	1	40	15	30	40	2	30
<i>Scenedesmus</i> <i>quadricauda</i> (Turp.)	3	—	2	—	—	—	—	2	—	—	—
<i>S. acumina- tus</i> (Zagerh.)	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. opoliensis</i> Richt.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. arcuatus</i> Lemm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. denticula- tus</i> Zagerh.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coelastrum</i> <i>pseudomi- crop.</i> Näg.	—	—	2	—	—	—	5	—	—	—	—
<i>C. micropo- rum</i> Näg.	—	—	—	—	—	—	10	2	—	—	—
<i>Cruzigenia</i> <i>quadrata</i> Morr.	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dicyclophae- rium ehren- bergianum</i> Näg.	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. pulchel- lum</i> (Schmid- le)	3	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—
<i>Pandorina</i> <i>morum</i> (Müll.)	3	—	2	—	—	5	5	2	20	2	1
<i>Pediastrum</i> <i>duplex</i> Meyen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Melosira ita- lica</i> (Ehr.)	—	—	2	—	15	—	—	—	—	—	—
<i>Cyclotella</i>	—	50	10	—	5	3	5	30	—	20	—
<i>Navicula</i>	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—
<i>Stephanodis- cus</i>	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cocconeis</i> <i>placentula</i> Ehr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cymbella</i> <i>leptocerus</i> (Ehr.) Grun.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glenodinium</i> <i>guadrident</i>	10	—	50	30	60	—	10	15	20	45	30
<i>Glenodinium</i> sp.	—	10	—	—	—	—	—	—	—	2	—

Таблица 2 (продолжение)

Компонент пищи	<i>Plumatella fungosa</i>						<i>Cristatella mucedo</i>					
	1981 г.			1984 г.			1981 г.		1984 г.			
	Р. Со- гожа	Р. Сить	Р. Себ- ла	Р. Себ- ла	Р. Ла- ма	Р. Ке- сьма	Р. Чер- па	Р. Сы- ровер- ка	Р. Чер- па	Р. Те- реш- ка	Р. Уди- на	
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	—	—	—	10	—	15	15	2	5	2	20	
<i>T. planctonica</i> Swir.	—	—	—	10	—	10	10	—	—	—	1	
<i>T. intermedia</i> Dang.	—	—	—	10	—	5	—	—	—	2	—	
<i>Euglena acus</i> Ehr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Euglena</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Phacus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Microcystis pulvere</i> (Wood.)	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G. S. West	10	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	
<i>Coelosphaerium</i> Веего:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
зеленые	49	24	31	26	2	50	41	42	64	6	35	
диатомовые	4	61	12	3	32	10	20	34	4	28	3	
пирифитовые	11	10	50	30	60	—	10	15	20	47	30	
эвгленовые	5	2	—	31	3	30	27	4	6	12	24	
синезеленые	23	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	
прочие	8	3	5	9	3	10	2	5	6	7	8	
Число видов	69	49	31	48	68	61	44	38	38	34	34	

Таблица 2 (продолжение)

Компонент пищи	<i>Plumatella repens</i>		<i>Plumatella casmiana</i>			<i>Plumatella emarginata</i>		<i>Hyalinella punctata</i>		
	1981 г. 1984 г.		1983 г. 1984 г.			1983 г.		1983 г.		
	Р. Те- решка	Р. Ла- ма	Р. Ша- ча	Заяв- у с. По- литот- дель- ского	Р. Ла- ма	Р. Яч- менка	Стари- ца вы- ше г. Сара- това	Р. Ше- рма	Р. Ка- ма, ви- же г. Чисто- поля	Р. Ка- ма, устье
Зеленые шары	10	—	—	15	—	5	80	40	10	20
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.)	2	—	5	20	—	10	—	1	2	—
<i>S. acuminatus</i> (Za- gerh.)	—	—	5	—	—	—	—	1	2	—
<i>S. opoliensis</i> Richt.	—	—	5	—	—	5	—	—	—	—
<i>S. arcuatus</i> Lemm.	—	—	5	—	—	5	—	—	—	—
<i>S. denticulatus</i> Za- gerh.	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—
<i>Coelastrum pseudo- microp.</i> Næg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20

Таблица 2 (продолжение)

Компонент пищи	<i>Plumatella repens</i>		<i>Plumatella casimiana</i>			<i>Plumatella emarginata</i>		<i>Hyalinella punctata</i>		
	1981 г. 1984 г.		1983 г.		1984 г.	1983 г.		1983 г.		
	Р. Терешка	Р. Лама	Р. Ша-ча	Залив у с. Полянто-дельского	Р. Лама	Р. Ячменка	Старица выш. г. Саратова	Р. Шешма	Р. Кама, ниже г. Чистополя	Р. Кама, устье
<i>C. microporum</i> Näg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cruzigenia quadrata</i> Morr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dactyosphaerium chrenbergianum</i> Näg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. pulchellum</i> (Schmidle)	—	—	—	—	—	5	—	—	2	—
<i>Pandorina morum</i> (Müll.)	2	—	5	—	—	—	—	1	—	—
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	—	—	—	—	—	15	—	—	—	—
<i>Melosira italica</i> (Ehr.)	30	5	—	—	30	—	—	1	2	2
<i>Cyclotella</i>	20	30	25	—	40	30	—	1	30	30
<i>Navicula</i>	10	5	—	—	5	—	—	—	—	—
<i>Stephanodiscus</i>	2	15	—	—	15	—	—	1	5	2
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	2	—	5	—	—	—	10	—	—	—
<i>Cymbella leptoceros</i> (Ehr.) Grun.	—	—	—	—	—	—	—	35	—	—
<i>Glenodinium quadri-dens</i>	10	—	—	—	1	—	—	—	—	—
<i>Glenodinium</i> sp.	—	—	25	—	—	—	—	1	—	—
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. planctonica</i> Swir.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. intermedia</i> Dang.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Euglena acus</i> Ehr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Euglena</i> sp.	—	5	5	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phacus</i> sp.	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Microcystis pulvere-a</i> (Wood.)	—	—	—	40	—	—	—	—	—	—
<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G. S. West	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Coelosphaerium</i> Vsero:	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—
зеленые	18	5	30	36	2	59	80	46	27	44
диатомовые	66	60	35	1	91	33	16	45	45	42
пиритовые	10	—	25	—	1	—	—	1	—	—
эвгленовые	—	10	5	—	1	—	—	—	2	2
синезеленые	4	—	—	60	—	2	—	1	2	2
прочие	2	25	5	3	5	6	4	7	24	10
Число видов	33	31	30	27	38	32	13	37	34	35

Примечание. Прочерк означает отсутствие или незначительную долю кормового объекта в пищевом комке (от 0 до 1 %).

образии компонентов пищи массовыми были зеленые и эвгленовые водоросли. В других реках *Plumatella fungosa* были не так обильны, но представлены крупными колониями. В составе их пищи преобладали пирифитовые, диатомовые, зеленые и эвгленовые водоросли. Среди указанных групп в пище мшанок на всех биотопах довольно значительна роль зеленых шаров, куда входят зооспоры водорослей и фрагменты распавшихся колоний. Из пирифитовых в большом количестве мшанки потребляли *Glenodinium guadridentis* (Stein.) Schill., из диатомей — виды рода *Cyclotella*, а из эвгленовых — виды рода *Trachelomonas*.

Следовательно, число видов водорослей, потребляемых *Plumatella fungosa*, велико; разнообразны и варианты сочетаний преобладающих компонентов пищи.

Мшанки *Cristatella mucedo* в Рыбинском водохранилище были массовыми на отдельных биотопах, в других водоемах они редки и немногочисленны. Набор потребляемых ими водорослей несколько меньше, чем у предыдущего вида. В большинстве случаев основную часть пищевого комка составляли зеленые в сочетании с пирифитовыми и эвгленовыми водорослями. В разные годы в кишечниках мшанок содержались преимущественно одни и те же водоросли — *Glenodinium guadridentis*, *Trachelomonas volvocina*, зеленые шары. Из диатомей иногда в большом количестве потреблялись виды рода *Cyclotella*. Этот вид мшанок не использует в пищу синезеленые водоросли и при их массовом развитии погибает. Так, в р. Санехте (Горьковское водохранилище) в период сильного цветения воды в июле 1983 г. на рдесте гребенчатом были найдены многочисленные отмирающие колонии *Cristatella mucedo*, у которых в кишечниках содержалось немного зеленых и диатомовых водорослей. Обитавшие здесь же редкие колонии других видов — *Plumatella fungosa* и *P. casmiana* — находились в удовлетворительном состоянии. В состав их пищи в довольно большом количестве (14—32 %) входили синезеленые — *Microcystis pulvereae*, *Aphanothece clathrata*, *Microcystis aeruginosa*.

Мшанки *Plumatella repens* не образуют многочисленных колоний, как предыдущие виды, но встречаются довольно часто (особенно в Рыбинском водохранилище) на листьях и стеблях макрофитов. Основная пища этого вида — диатомовые водоросли рода *Cyclotella*, *Melosira italica*, потребляются также зеленые, пирифитовые, эвгленовые, но в гораздо меньшем количестве. Характерно почти постоянное присутствие в кишечниках животных компонентов, из которых наиболее обычны коловратки *Keratella cochlearis*, реже фрагменты клadoцер, встречались прозрачные кристаллы восьмигранной формы неизвестного состава.

Состав пищи мшанок *Plumatella casmiana* довольно разнообразен, преобладают диатомовые водоросли или диатомовые в сочетании с зелеными и пирифитовыми, либо с зелеными и синезелеными. Этот вид тяготеет к водоемам Нижней и Средней Волги. Состав его пищи в водоемах с севера на юг меняется следующим образом: в Рыбинском водохранилище (р. Лама) — преимущест-

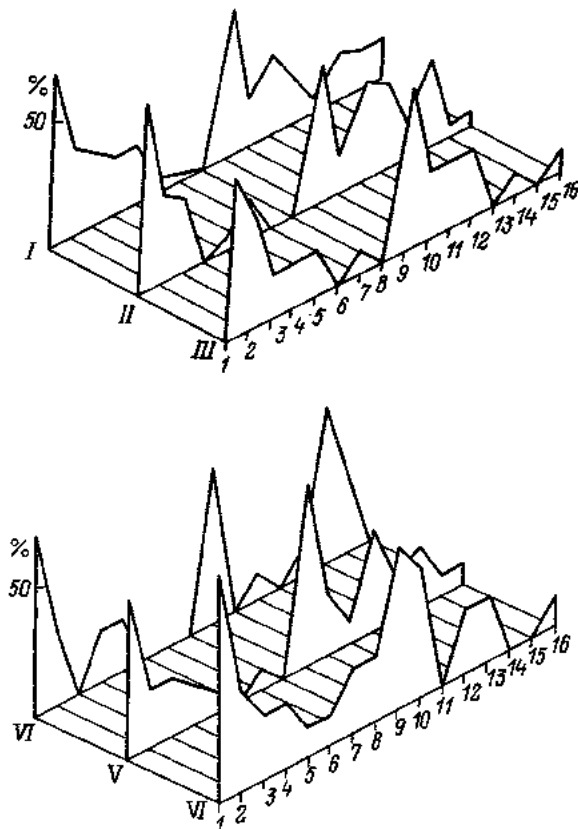


Рис. 1. Встречаемость основных видов и групп водорослей в пище мшанок.

Мшанки: I — *Plumatella fungosa*; II — *P. repens*; III — *Hyalinella punctata*; IV — *Cristatella mucedo*; V — *Plumatella caspiana*; VI — *P. emarginata*. Водоросли: 1 — зеленые шары; 2 — зеленые шары хламидомонадного типа; 3 — *Scenedesmus quadricauda*; 4 — *Coelastrum microporum*; 5 — *Pandorina morum*; 6 — *Ankistrodesmus pseudomirabilis* Korschik; 7 — *Scenedesmus acuminatus*; 8 — *S. denticulatus*; 9 — *Cyclotella*; 10 — *Stephanodiscus*; 11 — *Melosira italica*; 12 — *Cocconeis placentula*; 13 — *Navicula*; 14 — *Glenodinium quadridens*; 15 — *Trachelomonas volvocina*; 16 — *Microcystis pulverea*.

венно диатомовые (виды рода *Cyclotella*, *Melosira italica*), в Горьковском (р. Шача) — диатомовые с зелеными рода *Scenedesmus* и пиррофитовыми рода *Glenodinium*, в Волгоградском — синезеленые (*Microcystis pulverea* и виды рода *Caelosphaerium*), в меньшем количестве зеленые (зеленые шары и *Scenedesmus quadricauda*).

Основную часть пищи мшанок *Plumatella emarginata* составляют зеленые и диатомовые водоросли, роль других групп незначительна. Из зеленых водорослей используются виды родов *Scenedesmus* и *Chlamydomonas*, из диатомей — *Cyclotella*, *Cocconeis*.

У мшанок *Hyalinella punctata* пищевой спектр, как и у предыдущего вида, узок. Они потребляют только зеленые и диатомовые водоросли, в основном зеленые шары, виды родов *Cyclotella*,

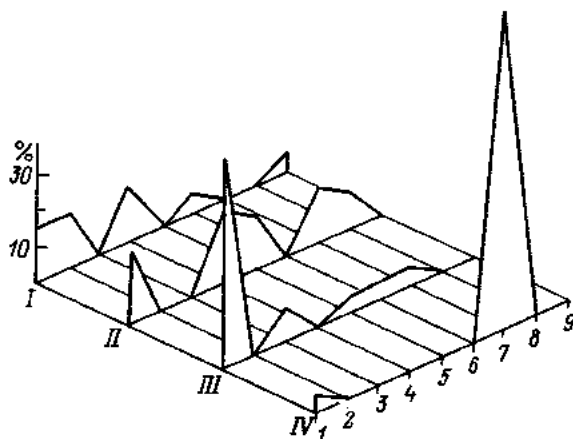


Рис. 2. Состав пищи у разных видов мшанок, найденных в р. Стежере (Горьковское водохранилище) в июле 1983 г.

Мшанки: I — *Plumatella fungosa*; II — *P. repens*; III — *P. casmiana*; IV — *Cricatella mucedo*. Водоросли: 1 — зеленые шары; 2 — *Ankistrodesmus*; 3 — *Coelastrum*; 4 — *Navicula rhynchocephala* Kütz.; 5 — *N. menisculus* Schum.; 6 — *Cyclotella*; 7 — *Glenodinium*; 8 — *Microcystis pulverea*; 9 — *Oscillatoria* sp. По оси ординат — численность отдельных компонентов пищи.

Cymbella. В реках Кама и Шешме (Куйбышевское водохранилище), где эти мшанки находят благоприятные условия для развития, в их кишечниках иногда в значительном количестве (до 30 %) присутствовали минеральные частицы, роль которых неясна. Возможно, этот вид живет в условиях повышенной мутности воды и хорошо переносит ее.

Расчет встречаемости наиболее значительных компонентов пищи, доля которых в пищевом комке составляет не менее 5 %, для каждого вида мшанок из разных водоемов показал, что основные виды водорослей, потребляемых выросшими при благоприятных условиях развития животными, имели и наибольший процент встречаемости (рис. 1). Обычной пищей всех видов мшанок волжских водохранилищ оказались зеленые шары различного происхождения — зооспоры водорослей, виды рода *Chlamydomonas*, фрагменты распавшихся ценобиов. Из диатомей все мшанки используют в пищу представителей рода *Cyclotella*. Остальные группы водорослей потребляются не всеми мшанками, что свидетельствует о наличии пищевой специализации. Так, основная пища мшанок *Cricatella mucedo* — зеленые, пиропитовые и эвгленовые водоросли. У других видов встречаемость (в процентах) 2 последних групп водорослей невелика, либо они вообще не используются. Практически в пище мшанок *C. mucedo* отсутствуют синезеленые, в то время как у всех остальных видов они иногда значительный, хотя и непостоянный, компонент.

Еще более убедительные данные о пищевой специализации мшанок были получены при анализе содержимого пищеваритель-

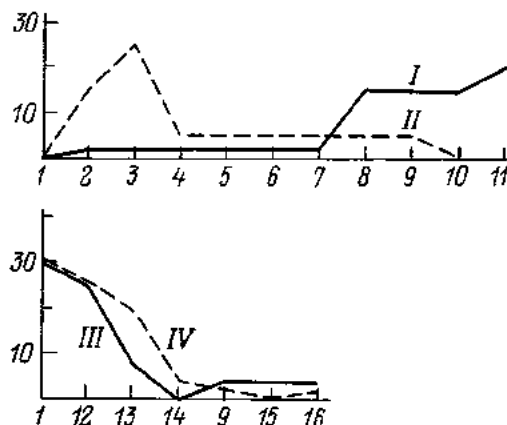


Рис. 3. Состав пищи у разных видов мшанок, поселившихся на одном и том же субстрате.

Мшанки: I — *Plumatella repens*; II — *P. casmiana*; III — *P. emarginata*; IV — *Hyalinella punctata*. По оси ординат — численность компонентов пищи. По оси абсцисс — водоросли: 1 — зеленые шары; 2 — *Scenedesmus*; 3 — *Cocconeis placentula*; 4 — *Achnanthes lanceolata* (Bred.) Grun.; 5 — *Meridion circulare* Ag.; 6 — *Stephanodiscus*; 7 — *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm.; 8 — *Cymbella* sp.; 9 — *Cyclotella*; 10 — *Fragillaria* sp.; 11 — *Microcystis pulverosa*; 12 — *Pandorina morum*; 13 — *Ankistrodesmus*; 14 — *Pediastrum* (*P. boryanum* + *P. duplex*); 15 — *Melosira italica*; 16 — *Gleocapsa* sp.

ного тракта животных, собранных одновременно на одном и том же биотопе. В данном случае устраняется такой фактор, как вариации среды. Рассмотрим три варианта расположения колоний нескольких видов мшанок на отдельных микробиотопах: 1 — колонии разных видов мшанок поселялись на листьях и стеблях макрофитов одной и той же растительной ассоциации, пространственно разобщены и не контактируют непосредственно; 2 — нередко колонии мшанок *Plumatella repens* и *P. casmiana* поселялись рядом, на одном и том же субстрате (лист кувшинки, горца земноводного), но их ветви никогда не переплетались; 3 — на компактных субстратах (затопленная древесина) часто встречались колонии мшанок *Hyalinella punctata* и *Plumatella emarginata*, их ветви сильно переплетались, в итоге получал преимущество один из видов.

В первом случае анализ содержимого кишечника 4 видов мшанок, обитавших на водных растениях в р. Стежере (Горьковское водохранилище), показывает четкую избирательность пищевых частиц разными видами (рис. 2). Наиболее ярко она выражена у мшанок *Cristatella mucedo*, пища которой на 90 % состояла из пиррофитов рода *Glenodinium*. У *Plumatella casmiana* преобладали зеленые шары. У *P. fungosa* и *P. repens* нет четко выраженного преобладания одного вида корма — они потребляли зеленые, диатомовые и пиррофитовые водоросли.

При анализе состава пищи у мшанок *P. casmiana* и *P. repens* (рис. 3) было установлено, что они использовали разные виды водорослей: первые использовали в основном диатомеи (*Cocconeis*

placentula) и зеленые (виды рода *Scenedesmus*); у второго преобладали диатомовые (виды родов *Cymbella*, *Cyclotella*, *Fragillaria*) и синезеленые (*Microcystis pulverea*).

И наконец, у 2 конкурирующих за территорию видов мшанок — *Hyalinella punctata* и *Plumatella emarginata* — кишечники были наполнены одними и теми же водорослями — зелеными шарами, *Pandorina morum*, и видами рода *Ankistrodesmus*.

Таким образом, анализ состава пищи у 6 наиболее распространенных в волжских водохранилищах видов мшанок показал, что они в основном потребляют водоросли: зеленые, диатомовые, пиропитовые, эвгленовые, синезеленые; животные используются редко. Исключение составляют мшанки *Plumatella repens* и *P. fungosa*, в пище которых обычны, а иногда многочисленны коловратки, главным образом *Keratella cochlearis*.

Размер массовых компонентов пищи у всех мшанок сходен и колеблется от 6 до 45 мкм.

Выделены 2 группы мшанок. Первая — виды с большим набором кормовых объектов и использующие все основные группы водорослей. К ней относятся широко распространенные в водохранилищах Волги *Plumatella fungosa*, *P. repens*, *P. caspiana*; у второй группы — *Cristatella mucedo*, *Hyalinella punctata*, *Plumatella emarginata* — пищевой спектр которых уже. В пище первого вида отсутствуют синезеленые водоросли, а у 2 других — пиропитовые и эвгленовые. Распространение этих видов приурочено к отдельным водохранилищам.

Характер поселений колоний разных видов мшанок свидетельствует об отсутствии у большинства видов конкуренции за территорию. Конкурентные отношения вероятны лишь у *Hyalinella punctata* и *Plumatella emarginata*.

Литература

1. Гаевская Н. С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выростах Черного моря: Сообщение 1. Питание брюхоногого моллюска *Rissoia splendida* Eich // Тр. Ин-та океанологии. АН СССР. 1954. Т. 8.
2. Скальская И. А. Распространение мшанок в волжских водохранилищах // Фауна и морфология водных беспозвоночных // ИБВВ АН СССР. 1986, с. 47—89. Деп. в ВИНТИ. 14.01. 1986, № 306 — В деп.
3. Смирнов Н. Н. О приближенном количественном исследовании состава пищи водных беспозвоночных при вскрытии // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. 1959. № 5.
4. Gilmour T. H. J. Feeding in tornaria larvae and the development of gill slits in enteropneust hemichordates // Canad. J. Zool. 1982. Vol. 60, N 12.
5. Strathmann R. R. Cinefilms of particle capture by an induced local change of beat of lateral cilia of a bryozoan // J. Exp. Mar. Biol., Ecol. 1982. Vol. 62, N 3.

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЭМБРИОНАЛЬНОЕ
РАЗВИТИЕ
EOCYZICUS ORIENTALIS DADAY (BRANCHIOPODA,
CONCHOSTRACA)**

Конхострака населяют в основном временные водоемы и, как правило, моноцикличны. Жизненный цикл в зависимости от температурного режима составляет от 15 сут до 1.5 мес. После сбрасывания самками нескольких порций яиц половозрелые особи отмирают, и все остальное время, т. е. 9—11 мес в году, популяция представлена покоящимися яйцами.

В литературе имеются отдельные сведения об условиях, необходимых для развития яиц конхострака, находящихся в диапаузе, причем единого мнения по этому вопросу нет. Одни авторы считают, что для вылупления из яиц науплиев необходимо высушивание, другие — промораживание, третьи — и то и другое одновременно, четвертые — что яйца могут развиваться без высушивания и промораживания. Так, Матиас [7] отмечает, что яйца *Cyzicus (Estheria) cycladoides* (Joly) могут быть высушены и сохранены в течение нескольких месяцев, а когда они увлажняются, то развиваются и наблюдается вылупление рачков. Пакард [12] при описании жизненных циклов ракообразных установил, что науплии *Limnadia (Eulimnadia) agassizii* Packard вылупляются спустя 5—10 сут после извлечения яиц из-под карапакса. Кэннон [5] в работе по развитию эстериид отмечает, что из яиц могут выходить науплии только в случае, если они высушены вместе с грунтом. Многократные опыты О. И. Цхомелидзе и Ж. Н. Сергеевой [2] показали, что непросушенные яйца *Leptestheria* sp. не развиваются. Гравьер и Матиас [6] обнаружили, что яйца *Cyzicus cycladoides* могут развиваться как после высушивания, так и без него. Маттокс [8] наблюдал вылупление науплиев *C. cycladoides* из яиц, которые: 1 — были высушены, 2 — сохранялись влажными, 3 — были заморожены, 4 — не промораживались.

Бэлк [3] отмечает, что высушивание и последующее увлажнение яиц *Eulimnadia antlei* Mackin индуцируют выклев молоди,

в темноте вылупление не происходит, а на свету оно возобновляется. По мнению Заффагини [13], высыхание и промерзание не являются необходимыми условиями для нормального развития яиц *Limnadia lenticularis* L. и вылупления из них молоди.

Маттокс и Велардо [11] наблюдали вылупление науплиев *Caenestheriella gynecia* Mattox из яиц сразу после откладки их самками. Яйца, находившиеся в течение 8 лет в воде комнатной температуры в темных и герметично закрытых бутылках, сохраняли жизнеспособность и после помещения их в аэрированную воду начинали развиваться. Науплии этого же вида появлялись в воде после замачивания грунта, который хранился в сухом состоянии 5 лет. Нами установлено, что яйца *Eocyzicus orientalis* и *Leptestheria dahalacensis* (Rüppell) остаются жизнеспособными спустя более чем 10 лет хранения их в сухом грунте, причем даже через такой большой промежуток времени науплии вылупляются в большом количестве.

К настоящему времени существует ряд работ, где авторы указывают температуру, при которой наблюдали вылупление науплиев конхострака. Так, Гравьер и Матиас [6] отмечают развитие яиц *Cyzicus cycladoides* при температуре 12–15 °C через 4,5 сут. Маттокс [9] наблюдал успешное вылупление науплиев *C. cycladoides* при температуре 10–38 °C. Этот же автор [10] отмечает вылупление молоди *Caenestheriella gynecia* и в природе, и в лабораторных условиях, если температура воды выше 10 °C. Развитие яиц *Limnadia stanleyana* King во временных водоемах Австралии начинается при температуре не ниже 16 °C [4]. В то же время молодь *Lynceus brachyurus* O. F. Müller (вида, характерного для умеренных и северных широт Европы) появляется сразу после таяния снега при температуре воды 1–2 °C [1].

Известна только работа Маттокса и Велардо [11], проведенная специально по выяснению влияния температуры на время эмбрионального развития одного из представителей конхострака — *Caenestheriella gynecia*. При таком недостатке данных необходимо дальнейшее накопление сведений по этому вопросу с одновременной разработкой унифицированного подхода.

В нашей работе мы поставили следующие задачи: 1) определить минимальные и максимальные температуры, при которых развитие яиц прекращается; 2) выяснить время, необходимое для развития яиц при разных температурах; 3) определить влияние температуры на количество вылупившихся рачков.

Работу проводили в лабораторных условиях в 1983 г. Для опытов использовали сухой грунт с покоящимися яйцами *Eocyzicus orientalis*, собранный в 1978 г. в одном из прудов Александровского осетрового рыбопроизводного завода Астраханской обл. Грунт, который до начала экспериментов хранился в полиэтиленовом пакете при комнатной температуре, тщательно перемешивали, чтобы обеспечить равномерное распределение в нем яиц. Предварительно определяли жизнеспособность яиц и их количество в грунте. В дальнейшем в экспериментальные сосуды объемом

Время выклева и количество вылупившихся рачков
при разных температурах

Температура, °C	$\tau_1 \pm m$	$\tau_2 \pm m$	$\tau_3 \pm m$	$\tau_4 \pm m$	$n \pm m$	V	$1/D_q$
5	360 ± 24	—	—	—	2 ± 0	—	—
10	114 ± 4	—	—	—	2 ± 0	—	—
15	50 ± 1	58 ± 1	75 ± 2	25	96 ± 7	3.8	0.41
20	26 ± 1	29 ± 2	55 ± 1	29	111 ± 6	3.8	0.83
25	17 ± 2	21 ± 3	49 ± 4	32	122 ± 14	3.8	1.14
30	12 ± 1	13 ± 0	36 ± 1	24	103 ± 4	4.3	1.85
35	11 ± 1	14 ± 1	28 ± 1	17	41 ± 4	2.4	1.72
36	12 ± 1	16 ± 0	29 ± 1	17	40 ± 2	2.4	1.49
37	12 ± 1	16 ± 1	24 ± 1	12	33 ± 3	2.8	1.49
38	15 ± 1	18 ± 2	26 ± 2	11	10 ± 2	0.9	1.33
39	20 ± 2	—	—	—	2 ± 0	—	—
40	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. $\tau_4 = \tau_3 - \tau_1$ — продолжительность выклева, n — суммарное количество вылупившихся за время опыта рачков, $V = n/\tau_4$ — скорость выклева, $1/D_q$ — скорость эмбриогенеза, где D_q — продолжительность эмбрионального развития.

50 см³ помещали по 1.5 г грунта, в котором содержалось около 120 яиц, и заливали его дистиллированной водой. В работе использовали термостат U-10 и постоянное освещение 700 лк. Сосуды просматривали каждый час под биноклем, вылупившихся рачков в ходе просмотра сразу же отсаживали из них. Опыты, каждый в 5 повторностях, проводили в диапазоне температур 5—35 °C через 5 °C, 35—40 °C — через 1 °C.

При температурах 5 и 10 °C рачки практически не выклевались. За все время наблюдения (около 1 мес) в опытных сосудах появилось в среднем по 2 науплия: при 5 °C — на 15-е сутки, при 10 °C — на 8-е. По мере повышения температуры количество вылупившихся рачков резко возрастало и достигало максимальных величин в диапазоне 20—30 °C, с 35 °C — число науплиев уменьшалось, при 40 °C развитие эмбрионов прекращалось (см. таблицу).

Для оценочного сравнения выклева рачков при разных температурах мы выделили 3 временных параметра: τ_1 — время от заливки грунта водой до появления первых науплиев; τ_2 — время от начала опыта до появления максимального числа личинок; τ_3 — время от заливки грунта до выклева 95 % всех рачков. С увеличением температуры от 15 до 37 °C τ_1 , τ_2 и τ_3 уменьшаются в 3—4 раза, причем начиная с 20 °C разница между τ_1 и τ_2 небольшая (см. таблицу).

Несмотря на быстрое вылупление в зоне благоприятных температур первых науплиев, сама продолжительность выклева растянута. Так, если при температуре 25 °C первые науплии появляются через 17 ч после помещения яиц в воду, то последние — через 60—70 ч. По мере повышения температуры кривые эмбрионального развития характеризуются все большей асимметричностью, появляется четко выраженный максимум, сдвинутый влево к началу выклева первых рачков (рис. 1).

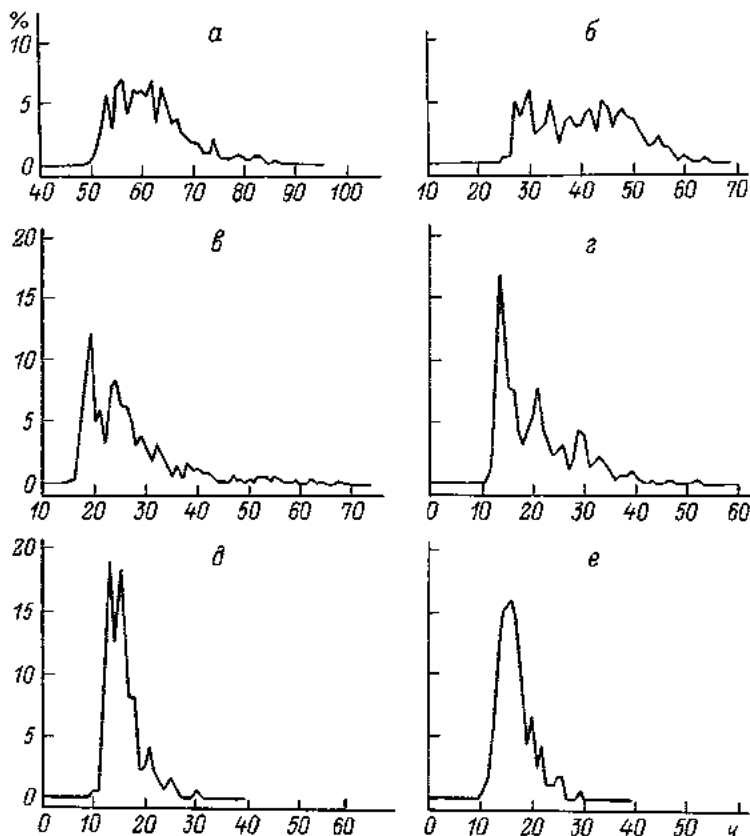
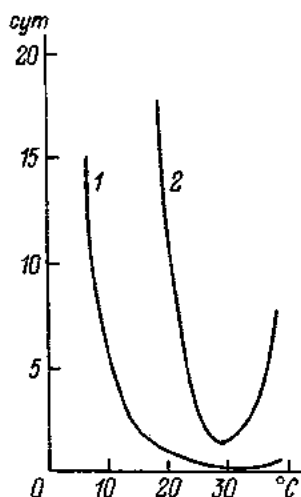


Рис. 1. Динамика вылупления *Eosyzicus orientalis* в диапазоне температур 15—37 °C.

а — 15 °C; б — 20; в — 25; г — 30; д — 35; е — 37 °C. По оси ординат — количество вылупившихся рачков; по оси абсцисс — продолжительность эксперимента.

Зависимость времени развития эмбриона от температуры показывает, что с увеличением температуры воды с 5 до 30 °C сроки развития уменьшаются с 15 сут до 13 ч (рис. 2). В сторону высоких температур наблюдается небольшое увеличение времени эмбрионального развития. У другого представителя конхострака — *Caenestheriella gynecia* — эмбриогенез при тех же температурах идет значительно дольше, чем у *Eosyzicus orientalis*, а высокие температуры затормаживают этот процесс.

Полученные результаты (рис. 1; см. таблицу) позволяют выделить 6 температурных интервалов, различающихся по воздействию на развивающиеся эмбрионы *E. orientalis*: менее 5 °C — развитие не начинается; 5—15 °C — развитие существенно подавлено; в интервале 10—15 °C скорость выклева и число (в процентах) выклюнувшихся рачков увеличиваются, t_1 сокращается более чем в 2 раза;



15—30 °C — оптимальная зона, характеризующаяся максимальным количеством личинок и максимальной скоростью выклева; 30—37 °C — постоптимальная зона, скорость выклева уменьшается в 1.5 раза, суммарное количество вылупившихся личинок до 27 %, скорость эмбриогенеза максимальна; 38—39 °C — резко снижаются численность молоди и скорость выклева, увеличивается τ_1 ; более 39 °C — развитие эмбрионов прекращается.

Рис. 2. Зависимость продолжительности эмбрионального развития *Eosyzicus orientalis* (1) и *Caenestheriella gynecia* (2) (по: [11]) от температуры.

Так как при уменьшении или увеличении температуры от оптимальной зоны число вылупившихся рачков резко сокращалось, мы решили проверить жизнеспособность оставшихся в грунте яиц. Была поставлена серия двухрежимных температурных экспериментов. Сначала яйца термостатировали при температурах 10, 15, 35, 38 и 39 °C, как и ранее подсчитывали количество личинок. Когда вылупление рачков прекращалось, эти же сосуды с грунтом и оставшимися в нем яйцами помещали в термостат с температурой 25 °C, при которой наблюдался максимальный выклев личинок (рис. 3).

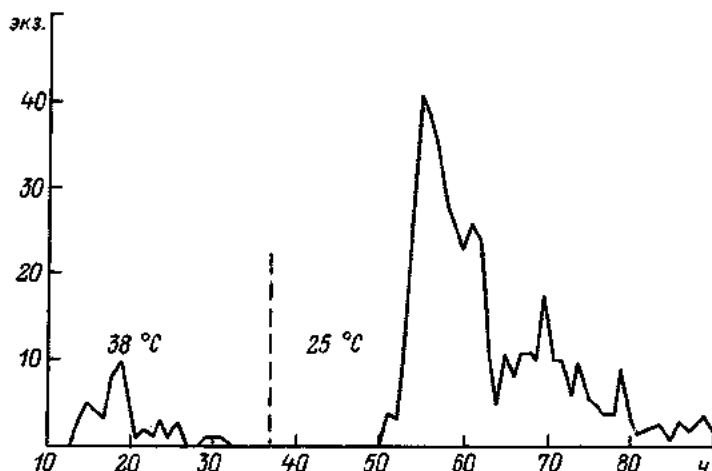


Рис. 3. Динамика вылупления *Eosyzicus orientalis* в двухрежимном температурном эксперименте — 38—25 °C.

По оси ординат — численность вылупившихся рачков; по оси абсцисс — продолжительность эксперимента.

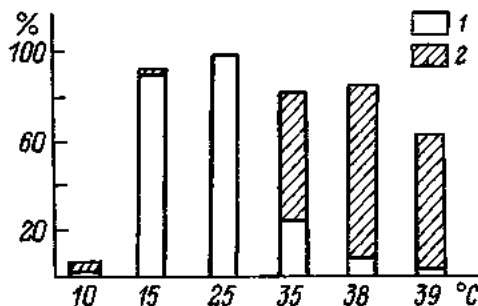


Рис. 4. Количество вылупившихся рачков в двухрежимных температурных экспериментах.

1 — число науплиев, вылупившихся при исходных температурах; 2 — то же при температуре 25 °C.

Опыты показали, что во всех случаях при втором режиме 25 °C происходит довыклев рачков, причем более значительный, когда первоначальные режимы высокие — 35, 38 и 39 °C (рис. 4).

Временные параметры довыклева при 25 °C, несмотря на разные исходные температуры, постоянны и совпадают с результатами опытов, когда яйца с самого начала выдерживали только при температуре 25 °C. Так, t_1 и t_2 остаются без изменений — (17 ± 3) и (20 ± 2) ч соответственно, и только t_3 несколько увеличивается с (49 ± 4) до (55 ± 5) ч, что впрочем находится в пределах ошибки опытов. Кривая довыклева практически тождественна кривой выклева при 25 °C (рис. 1, 3).

Сравнение результатов экспериментов, проведенных при круглосуточном освещении и полной темноте, показало, что темнота не замедляет скорость вылупления *E. orientalis*, а ингибирует лишь часть яиц (рис. 5). Общее количество вылупившихся в темноте науплиев было на 30 % меньше, чем на свету.

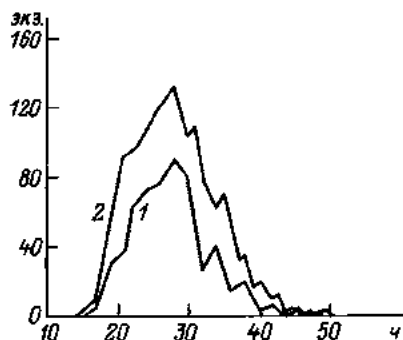


Рис. 5. Динамика вылупления *Eosyzicus orientalis* в различных фотопериодах.

По оси ординат — количество рачков, вылупившихся при полной темноте (1) и круглосуточном освещении (2); по оси абсцисс — продолжительность эксперимента.

E. orientalis — массовый вид на осетровых рыбоводных заводах юга нашей страны. Развиваясь в больших количествах в рыбоводных прудах, они взмучивают мелкие фракции грунта во всей толще водоема, что препятствует развитию фитопланктона и рачков-фильтраторов. Полученные результаты по вылуплению рачков позволяют понять малоэффективность проведения общепринятых провокационных заливов прудов ранней весной перед посадкой рыбы. В этот период температура воды еще недостаточно высокая для массового выклева молоди, к тому же часть яиц после перепашки земли закапывается в грунт, где они остаются в течение ряда лет. Необходимо учитывать, что почти полный выклев рачков наблюдается при температурах 20—25 °С и не менее чем за 3 сут. Возможно, больший эффект можно ожидать, если проводить провокационные заливки прудов в конце лета после спуска воды и обсыхания грунта, когда температура воды высокая и все диапаузирующие яйца находятся на поверхности грунта.

Литература

1. Монаков А. В., Пивельева Е. Б., Добрынина Т. И. К биологии *Lynceus brachyurus* O. F. Müller (Branchiopoda, Conchostraca) // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.
2. Цхомелидзе О. И., Сергеева Ж. Н. К биологии массовых форм зоопланктона, пригодных для искусственного разведения // Тр. н.-н. рыбохоз. станции Грузии. Тбилиси, 1964. Т. 9.
3. Belk D. The biology and ecology of *Eulimnadia antlei* Mackin (Conchostraca) // Southwest. Natur. 1972. Vol. 16, N 3—4.
4. Bishop J. A. Seasonal occurrence of a branchiopod crustacean, *Lirandania stanleyana* King (Conchostraca) in eastern Australia // J. Anim. Ecol. 1967. Vol. 36, N 1.
5. Cannon H. G. On the development of an estherid crustacean // Philosophical Trans. Roy. Soc. London B. 1924. Vol. 212.
6. Gravier C., Mathias P. Sur le mode d'accouplement d'un crustace phyllopede, *Cyzicus cycladoides* (Joly) // Arch. zool. ital. 1932. Vol. 16 (314).
7. Mathias P. Resistance a la chaleur de l'oeuf des Crustaces phyllopedes // Bull. Soc. zool. France. 1929. Vol. 54.
8. Mattox N. T. Studies on the development of the eggs and nauplii of a phylloped belonging to the genus *Cyzicus* (Estheria) // Anat. Rec. 1939. Vol. 75.
9. Mattox N. T. Influence of temperature on hatching of eggs of a conchostracan phylloped // Anat. Rec. 1946. Vol. 94.
10. Mattox N. T. Notes on the life history and description of a new species of conchostracan phylloped, *Caenestheriella gynecia* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1950. Vol. 69 (1).
11. Mattox N. T., Velardo J. T. Effect of temperature on the development of the eggs of a conchostracan phylloped, *Caenestheriella gynecia* // Ecology. 1950. Vol. 31, N. 4.
12. Packard A. S. Life histories of the crustacea and insect // Amer. Natur. 1875. Vol. 9.
13. Zaffagnini F. Contributo alla conoscenza della biologia ripriduttiva dei Fillopodii Conchostraci: 1. Osservazioni sull'accrescimento e sul ciclo riproduttivo di *Limnadia fenticularis* (L.) // Mem. Ist. ital. idrobiol. «Dott. M. Marchi». 1967. Vol. 21.

ОБЗОР ФАУНЫ ОСТРАКОД (П/КЛ. OSTRACODA) ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

В работе использованы многолетние фаунистические сборы ракушковых ракообразных Рыбинского, Угличского и Ивановского водохранилищ, материалы по сезонной динамике и структуре популяций отдельных видов в водоеме, данные по жизненным циклам, полученные в полевых и лабораторных условиях, и имеющиеся литературные сведения.

Большинство обнаруженных видов широко распространены и являются либо голарктическими, либо палеарктическими формами (*Ilyocypris gibba*, *Notodromas monacha*, *Cyprois marginata*, *Candona candida*, *C. balatonica*, *Cyclocypris ovum*, *C. laevis* и др.). По З. С. Бронштейну [3], значительное число видов родов *Cypripopsis* и *Cypria* известно из Неарктики.

В водохранилищах Верхней Волги найдено 60 видов остракод, относящихся к 21 роду из 3 семейств. В Ивановском водохранилище обнаружен 51 вид, в Угличском — 49, а фауна Рыбинского пополнилась 22 видами (всего 52). В целом видовой состав остракод в исследованных водоемах сходен, коэффициент видового сходства равен 75 %.

Сем. CYPRIDIDAE Baird.

Подсем. ILYOCYPRINAE Kaufmann, 1900

***Ilyocypris gibba* (Ramd.).** Встречается преимущественно во впадающих в водохранилища реках, плотность 3—4 тыс. экз./м², биомасса 0.15—0.25 г/м². $B^1=15.6, 17.6, 9.1$. Предпочитает глинисто-илисто-песчаные грунты, обитает на глубине 0.2—2 м. Дицикличесен. Первая генерация отмечена в середине мая—начале июня. Единичные особи новорожденных рачков второй генерации попадаются в конце июля—августе. В прудах 2, а в отдельные годы 3 генерации (новорожденные рачки встречаются в середине мая, конце июня и в августе—начале сентября). Половозрелые особи отмечены с середины июня по декабрь. Размножение, по-видимому,

¹ Здесь и далее: B — встречаемость в Рыбинском, Угличском и Ивановском водохранилищах, %.

партеногенетическое. Длина самок 0.94—1.07 мм, самцов 0.94—1 мм (самцы чрезвычайно редки). В водоемах Швеции и Польши наблюдаются также 2 генерации — ранним летом и осенью [14, 30].

Pyocypris biplicata (Koch). Распространение сходно с предыдущим видом. Предпочитает илисто-песчаные и глинистые грунты с перепревшей листвой и глубину 0.2—1.5 м. Встречаемость в водохранилищах невысокая (15.6, 4.7, 5.5). Дицикличен, в водохранилищах обильнее первая, весенняя генерация, а в реках и прудах — летняя.

Массовое размножение *I. biplicata* в водохранилищах — в середине мая и середине июля, в реках и прудах — в начале мая и в начале июля. Единичные особи новорожденных встречаются и в сентябре. Половозрелые рачки присутствуют с середины июня по ноябрь (см. рисунок, а). Размножается путем амфигонии. Длина самок 0.94—1.12 мм, самцов — 0.92—0.95 мм.

Pyocypris decipiens Masi. Предпочитает мелководные участки водохранилищ с глубинами 0.5—1.5 м. Обитает на песчаном и илисто-песчаном грунте, где есть плавающая растительность. $B=18.7, 13.0, 10.3$. Малочислен. Дицикличен, первая генерация появляется в прибрежье водохранилищ в мае—начале июня, вторая, менее многочисленная — в июле—августе. Половозрелые рачки встречаются с конца июня по октябрь. Длина самок 1.08—1.15 мм, самцов — 1.02—1.10 мм.

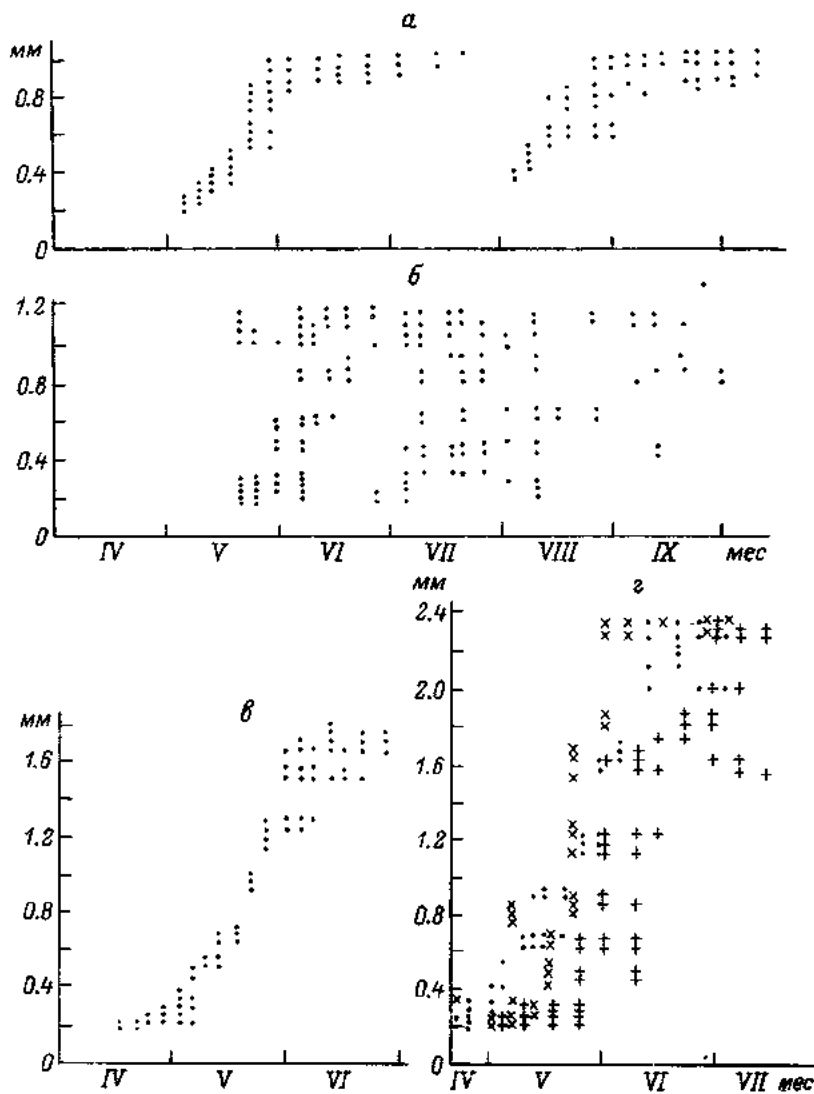
Pyocypris bradyi G. O. Sars. 3 половозрелые самки длиной 1.05—1.08 мм найдены 7 июля 1974 г. в Болжском плёсе Иваньковского водохранилища на песчаном грунте среди зарослей хвоща и роголистника на глубине 0.5 м. Известно, что *I. bradyi* встречается в водоемах различного типа: озерах и реках, лужах, ключах, грунтовых водах [1—4]. В водоемах Швеции и Польши дицикличен [14, 30].

Pyocypris inermis Kaufm. 2 самки длиной 0.95—1 мм собраны 10 июня и 7 экз. — 24 сентября 1976 г. в притоке р. Дубны, впадающей в Угличское водохранилище, на песчаном грунте с глубинами 0.2—0.4 м. В водоемах Польши вид дает 2 генерации в год — весеннюю и раннелетнюю [30].

Подсем. CYPRIDINAE Kaufmann, 1900

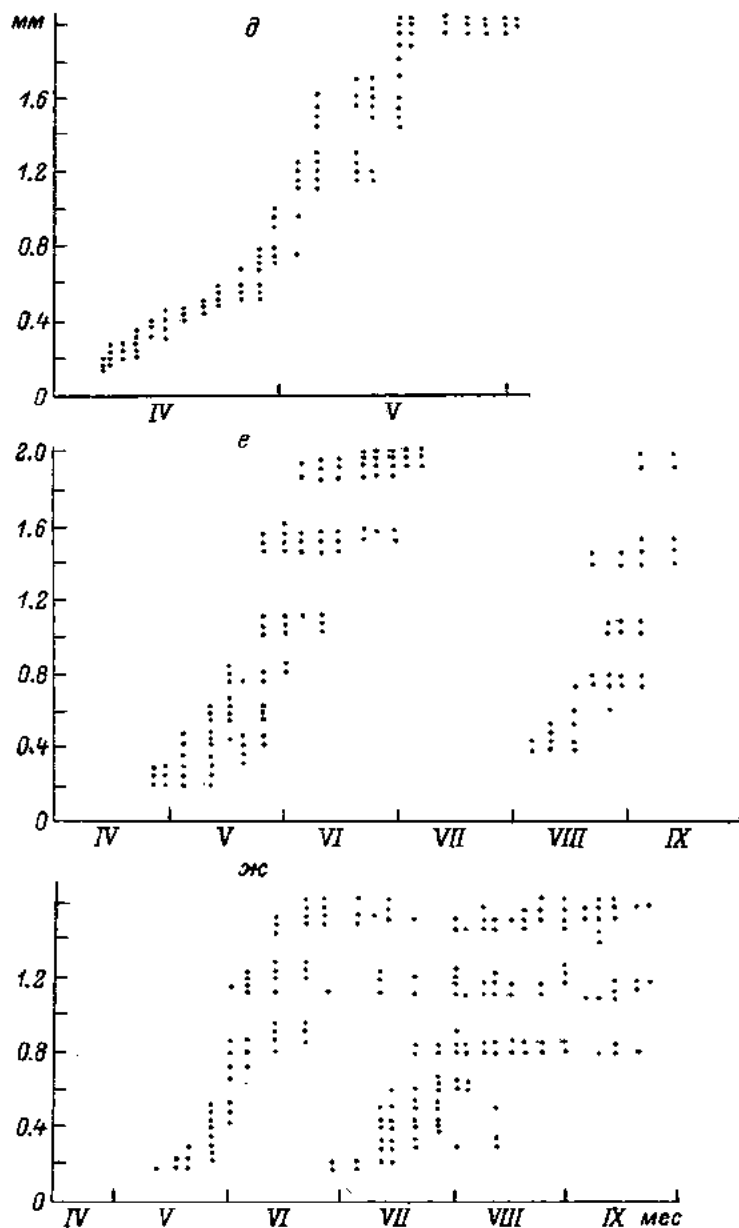
Notodromas monacha (O. F. Müller). Обитает как в зарастающей, так и в открытой литорали водохранилищ на глубине 0.3—2 м. $B=21.8, 28.9, 29.5$. Ведет планктонный образ жизни. Наибольшая плотность (7 тыс. экз./м³) наблюдается в зарастающем мелководье. Типично летняя форма, на что указывают и другие исследователи [3, 8, 19, 20, 32].

Дицикличен. В прибрежье на глубине до 2 м в конце мая при температуре воды 15—17 °С встречаются половозрелые особи обоего пола и личинки старших возрастных групп. Массовое отрож-

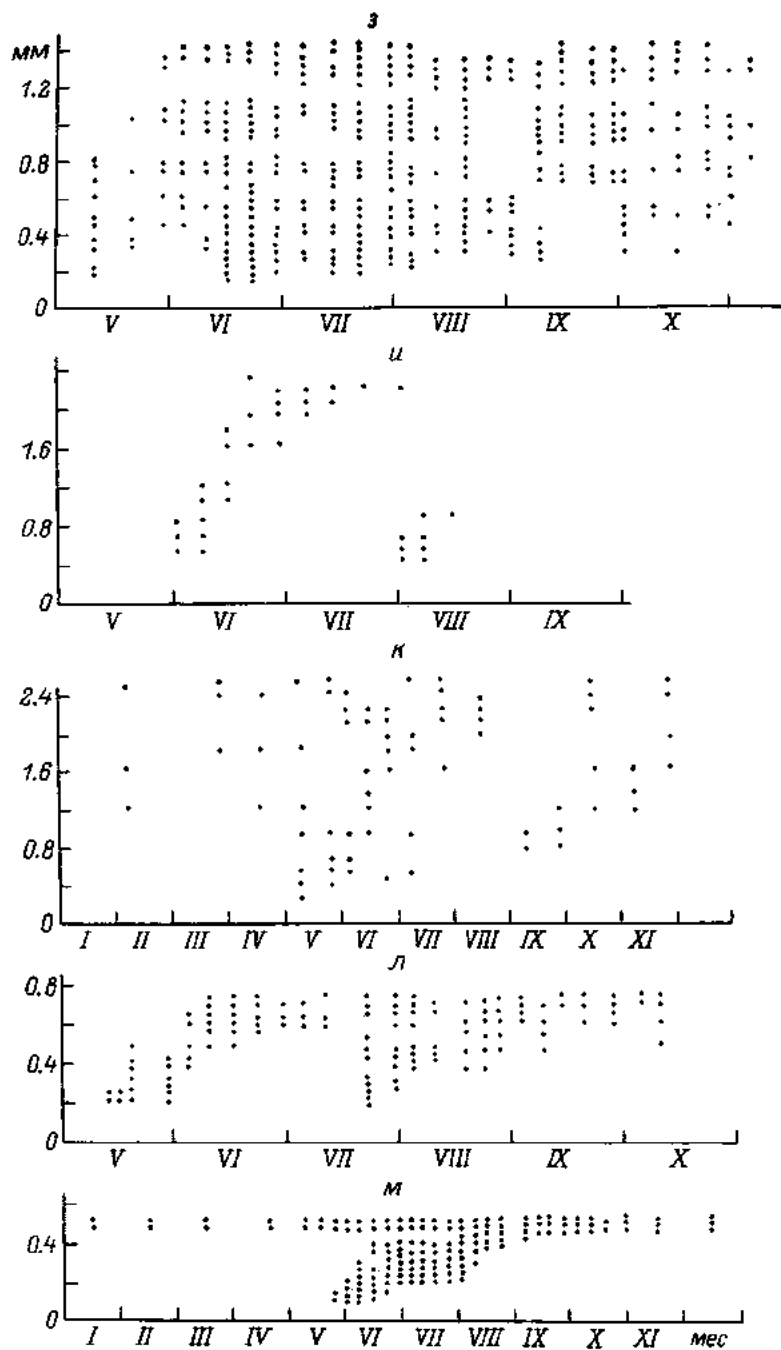


Размерно-возрастная структура популяций.

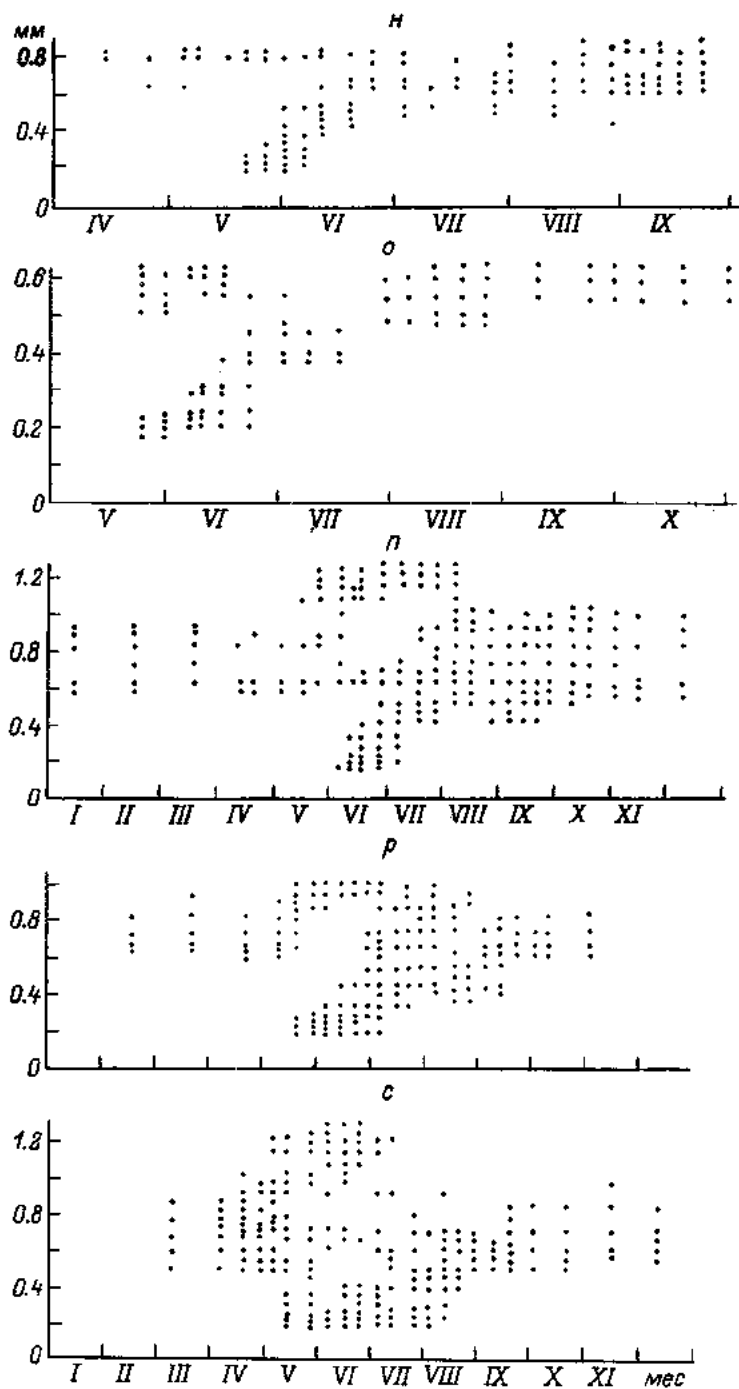
а — *Hyacypris biplicata*; б — *Notodromas monacha*; в — *Cyprois marginata*; г — *Cypris pubera*; д — *Eucypris crassa*; е — *E. serrata*; ж — *Dolerocypris fasciata*; з — *Isocypris priomema*; и — *Stenocypris fischeri*; к — *Herpetocypris reptans*; л — *Polamocypris smaragdina*; м — *Cyclocypris laevis*; н — *Cypria exsculpta*; о — *C. ophthalmica*; п — *Candona rostrata*; р — *C. crispata*; с — *C. holzkampfi*; т — *C. caudata*; у — *C. balatonica*; ф — *Limnocythere inopinata*.



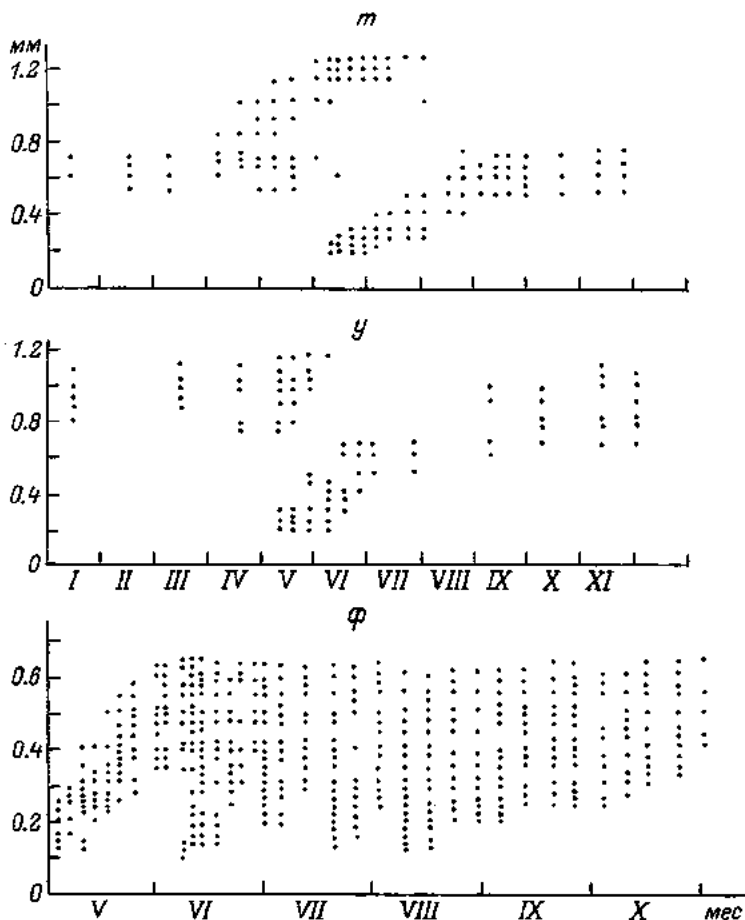
Продолжение.



Продолжение.



Продолжение.



Продолжение.

дние молоди отмечено в различные годы в конце мая—июне и во второй половине июля—августе. Летом в водоеме популяция представлена разновозрастными рачками, осенью — преимущественно (70 %) половозрелыми и животными старшего возраста (см. рисунок, б). Продолжительность постэмбрионального развития в эксперименте колеблется от 26 до 46 сут, общая продолжительность жизни — 2—2.5 мес. Кладки в виде длинных цепочек, состоящих из 10—30 яиц, рачки прикрепляют к стенкам сосудов, на стебли растений или листья. Число кладок от 5 до 15, а плодовитость 80—120 яиц. Размножается путем амфигонии. Длина половозрелых самок 1.05—1.15 мм, самцов — 1.1—1.25 мм.

Cypreis marginata (Straus). В Рыбинском и Угличском водохранилищах обитает в прибрежье (ближе к урзу) на чистых песчаных грунтах в непосредственной близости от деревьев или кус-

тарников. Единичен. В Ивановском водохранилище в массе собран в р. Орше, в зарастающих протоках у с. Городня, в оз. Выдогоц (Волжский плёс) на слабозаиленных песках, но с большим слоем перегнившей растительности. На остальной площади водохранилища единичен. $B=12.5, 2.4, 11.2$.

В водоемах появляется ранней весной при температуре воды $5-10^{\circ}\text{C}$. Массовое размножение наблюдается в первой декаде мая. В начале июня около 30 % особей достигают размеров половозрелых животных, а в середине июня почти вся популяция состоит из половозрелых самцов и самок (см. рисунок, в). Самцы созревают раньше самок, процесс оплодотворения регулируется самками по мере созревания яиц. Вид, как правило, моноциклический. Продолжительность постэмбрионального развития в эксперименте составляет 35—45 сут, жизни — около 2 мес. Размножается путем амфигонии. Длина самок 1.65—1.80 мм, самцов — 1.49—1.70 мм. Зимует на стадии яйца.

В водоемах Швеции [14] дает также одну генерацию. В озерах Польши, если есть вторая генерация, численность невелика [30].

Cypris pubera O. F. Müller. Широко распространен в осушающем и зарастающем мелководье водохранилищ на глубине 0.1—0.6 м на различных грунтах. $B=43.7, 42.3, 47.2$. В Ивановском водохранилище весной вид доминирует с максимальной плотностью до 1 млн экз./м² (средняя численность в середине мая в Ивановском водохранилище составляет 58, в Угличском — 15, в Рыбинском — 9.5 тыс. экз./м²). Моноциклический. Молодь появляется в водоеме в конце апреля—мае при температуре воды $7-12^{\circ}\text{C}$, половозрелые особи — только в конце мая—июне (см. рисунок, г). Как в полевых, так и в лабораторных условиях постэмбриональное развитие рачков длится 25—30 сут, столько же живут и половозрелые особи. В течение этого времени одна половозрелая самка продуцирует 5—6 кладок, выметывая 230—260 яиц. Размножение партеногенетическое. Длина самок 2.37—2.62 мм. Самцы не обнаружены. Зимует на стадии яйца. Морфология вида детально обследована [15].

Eucypris crassa (O. F. Müller). Заселяет преимущественно обсыхающую и зарастающую литораль с глубинами 0.2—0.8 м. $B=23, 1.2, 2.7$. Малочислен. В водохранилищах максимальная плотность не превышает 1 тыс. экз./м². Во временных водоемах Ярославской обл. (залитые луга, каналы, пруды) многочислен, наибольшая плотность в мае 40 тыс. экз./м².

Моноциклический. Развитие личинок начинается ранней весной (апрель) при температуре воды $1-8^{\circ}\text{C}$. До середины мая популяция состоит из личинок разных возрастов, а со второй половины — более 50 % самок имеют наполненные яичники и «яйцевые сумки» (см. рисунок, д). Размножение партеногенетическое. Длина самок 1.95—2.03 мм. Половозрелые особи во временных водоемах встречаются с 14 мая по 5 июня, в прибрежье водохранилищ — с 25 мая по 15 июня. Зимует на стадии яйца.

Самцы этого вида нами не найдены, хотя ранее были указаны Л. А. Луферовой [6]. Спорадическое нахождение самцов отмечено в водоемах Польши [30].

Eucypris serrata (G. W. Müller). В прибрежной зоне водохранилищ единичен. $B=4.0, 1.2, 2.7$. В обсыхающем мелководье и во временных водоемах с ключевым питанием многочислен. Предпочитает глинистый грунт с опавшей лиственной древесиной и кустарников. Дициклический. Массовое развитие первой генерации наблюдается в мае, средняя численность — 4.5 тыс. экз./м²; второй — в августе, численность не превышает 0.3 тыс. экз./м² (см. рисунок, е). Размножение партеногенетическое. Длина самок 1.95—2.03 мм. Зимуют на стадии яйца.

Eucypris virens (Jurine). Единичные особи найдены в прибрежье Рыбинского и Ивановского водохранилищ на глинистом грунте и на глубине 0.1—0.5 м. $B=4.0, 1.7$. Во временных водоемах, ключах Ярославской обл. *E. virens* появляется в апреле при температуре воды 7—10 °С. Моноциклический. Размножение партеногенетическое. Длина самок 1.9—2.1 мм. В большинстве водоемов Европы найдены только самки [17, 31], но в прудах Алжира обнаружены оба пола [32].

Eucypris fuscata (Jurine). В небольшом количестве встречается повсеместно на глубинах 0.1—1.5 м. $B=28.1, 22, 3, 44.4$. Предпочитает глинисто-песчаные грунты с отмершей растительностью. Массовое размножение отмечено в мае—июне, но единичные особи длиной 0.32—0.37 мм попадают и в августе—сентябре во всех водохранилищах. По-видимому, дициклический. Встречается с мая по сентябрь. Размножение партеногенетическое. Длина самок 1.38—1.58 мм. Шрайбер [29] содержала *E. fuscata* в аквариальных условиях и считает, что яйца этого вида могут развиваться и без периода обсыхания, что свидетельствует о возможности развития нескольких генераций. В водоемах Германии, Чехии вид моноциклический и обитает только в небольших водоемах [31, 32].

Eucypris affinis (Fisch.) В обследованных водоемах редок и малочислен. $B=25.0, 11.7, 14.0$. Встречается в мае—июле в зарослях тростника, хвоща, на илисто-песчаном грунте на глубине 0.3—0.5 м. Во временных водоемах Ярославской обл. обычен. Массовое размножение с середины апреля по май. Продолжительность постэмбрионального развития 45—50 сут, продолжительность жизни 2.5 мес.

Eucypris pigra (Fisch.). Редок и единичен. $B=4.0, 1.2, 8.3$. Обнаружен в июне в р. Орше, оз. Выдогощ (Ивановское водохранилище), в Красном ручье (Рыбинское водохранилище) и р. Медведице (Угличское водохранилище) на илисто-песчаном грунте с отмершей растительностью на глубине 0.2—0.4 м. Длина самок 0.75—0.95 мм.

Dolerocypris fasciata (O. F. Müller). Один из широко распространенных и многочисленных видов водохранилищ. $B=67.5, 57.5, 86.3$. Предпочитает зарастающую литораль с глубинами 0.1—1 м, изредка встречается на глубинах 3—4 м. Дициклический. Массовое

появление молоди первой генерации приходится на вторую декаду мая при температуре воды 15—17 °С (численность 15 тыс. экз./м²). Вторая генерация более растянута, новорожденные рачки встречаются в конце июня—июле (см. рисунок, ж). Размножение партеногенетическое. Длина новорожденных особей 0.24—0.26 мм, половозрелых — 1.5—1.6 мм. Зимует на стадии яйца. Изучены некоторые стороны биологии и спектр питания этого вида [8]. В окрестностях Гамбурга *D. fasciata* — стенохронная летняя форма, вероятно, имеет 2 генерации [19].

Isocypris priomene G. W. Müller. Впервые указывается для фауны СССР [6] только в водохранилищах Верхней Волги. Обитает преимущественно в устьях рек и на хорошо прогреваемом мелководье на глубине 0.1—3 м. $B=31.2, 14.1, 24.1$. Предпочитает песчаные, илесто-песчаные грунты, задернованные почвы с наилком, избегает густых зарослей высшей растительности. Вертикальные миграции не выражены. Для вида характерны горизонтальные перемещения весной к берегу, а осенью — на глубины. Это связано с сезонными изменениями уровня воды. Численность — от 3 до 45 тыс. экз./м², биомасса — от 0.2 до 5 г/м².

Ди- или полициклический. Типичная летняя форма. Появляется в водоеме при температуре воды 13—15 °С. Весенняя популяция состоит исключительно из молоди длиной 0.19—0.35 мм. К концу мая—началу июня животные представлены личинками старших возрастов и единично половозрелыми самками. В течение всего вегетационного периода в водоеме присутствуют рачки всех возрастных групп. В конце октября—ноябре популяция *I. priomene* отмирает (см. рисунок, з). Отложенные самками яйца перезимовывают. Размножение партеногенетическое. Длина самок 1.32—1.52 мм. Изучены морфологические особенности развития конечностей на всех стадиях развития [11]. Продолжительность постэмбрионального развития составляет 43 сут, жизни — 73 сут.

Heterocypris incongruens (Ramd). В Рыбинском, Ивановском и Угличском водохранилищах обитает преимущественно в устьях рек, реже в зарастающем мелководье на глубине 0.1—1 м. $B=9.3, 4.7, 3.4$. Массовое размножение в мае до 5 тыс. экз./м². Во временных водоемах рачки встречаются с апреля по июнь, достигая плотности 20—25 тыс. экз./м². Моноциклический. Размножение партеногенетическое. Длина самок 1.35—1.60 мм. Образ жизни и биология вида хорошо изучены [9, 14, 16, 19, 29, 32, 33].

Stenocypris fischeri (Lilljeborg). Редок и малочислен. $B=12.5, 2.4, 19.4$. Предпочитает мягкие илистые грунты, часто зарывается в них. Появляется в начале лета. По-видимому, моноциклический, хотя личиночные стадии иногда встречаются и в начале августа (см. рисунок, и). Размножение партеногенетическое. Длина половозрелых особей — 2.15—2.35 мм.

Herpetocypris reptans (Baird). Редок и единичен. $B=9.3, 2.4, 6.8$. Обитает на илистых грунтах на глубине 0.3—1.3 м. Встречается в течение всего года на различных стадиях развития. По-видимому, дициклический (см. рисунок, к). Во временных водоемах ранней

весной попадают почти все личиночные стадии — от новорожденных до половозрелых, поскольку при обсыхании водоема не все особи находятся в состоянии половозрелости, часть из них перезимовывает на VI—VIII стадиях личинки. Возрастную неоднородность популяции в течение года наблюдали и другие исследователи [19, 21, 23, 30]. Длина половозрелых особей 2.40—2.75 мм.

Herpetocypris chevreauxi (G. O. Sars). 6 самок длиной 2.10—2.25 мм обнаружены в Ивановском водохранилище (р. Шоша и Перетрусовский залив) в июне 1973 г. в зарастающем мелководье на глубине 0.3—0.5 м. В больших количествах встречается во внутренних водоемах ФРГ [27].

Scottia sp. Найдены 2 самки длиной 0.73 и 0.92 мм в районе Моложского плёса Рыбинского водохранилища на залитых почвах на глубине 0.3 м.

Cypridopsis newtoni Brady et Roberts. Обитает на песчаных и слабозаиленных грунтах с зарослями хвоща, гречихи, рдестов на глубине 0.2—3 м. $B=28.1, 7.0, 5.1$. Малочислен. В снабжающихся водой из Рыбинского водохранилища рыбоводных прудах многочислен. Исследование структуры популяции показало, что рачки появляются в водоеме при температуре воды не ниже 14—16 °C. Дициклический. Массовое отрождение молоди в конце мая—июне и в июле—августе. В течение вегетационного периода в водоеме присутствуют все возрастные группы — от I до VIII. Половозрелые самки встречаются с июня по октябрь. Осенью самки отмирают, откладывая латентные яйца. Размножение партеногенетическое. Длина самок 0.80—0.87 мм. По лабораторным наблюдениям, продолжительность постэмбрионального развития рачков составляет 25—30 сут, общая продолжительность жизни около 2 мес. Средняя плодовитость — 60 яиц, максимальная — до 120. Очень редко самки откладывают яйца врасыпную, чаще в виде овала, цепочки. Иногда в одной кладке насчитывается до 75 яиц, чаще 20—35.

В окрестностях Гамбурга вид стенотермно-теплолюбивый. Структура популяции в течение вегетационного периода сходна с таковой в условиях Рыбинского водохранилища [19]. Самцы известны из Северной Африки и Кавказа, в отдельных районах размножаются партеногенетически [3].

Cypridopsis hartwigi G. W. Müller. Редок и малочислен. $B=25.0, 2.4, 5.2$. Предпочитает песчаные и илисто-песчаные грунты с глубинами 0.2—0.5 м. Дициклический. Массовое развитие первой генерации наблюдается в мае—начале июня, второй — в августе. Половозрелые, партеногенетические самки длиной 0.7—0.8 мм встречаются с июня по октябрь. В спускаемых прудах плотность *C. hartwigi* значительна и в течение вегетационного периода колеблется от 10 до 37 тыс. экз./м². В водоемах ФРГ является стенохронной весенней формой [25].

Cypridopsis vidua (O. F. Müller). Один из самых многочисленных и широко распространенных видов литорали верхневолжских водохранилищ. $B=96.0, 97.6, 96.5$. Населяет различные биотопы:

заиленные пески, илистые грунты с наличием водной растительности, задернованные почвы, на глубине 0.2—2.5 м обычен, единичен на глубинах до 13 м. Массовое размножение партеногенетических особей длиной 0.65—0.72 мм наблюдается в мае—июне и в начале августа—сентябре. Дицикличен. Зимой единичен, так как в октябре большинство половозрелых самок, отложив яйца, отмирает. Изучены морфология конечностей, темп роста при различных температурах, характер кладки, питание, плодовитость [5, 7, 22].

Cypridopsis orientalis Bronst. Обитает как в зарастающей литорали, так и в открытой части водоема на глубине 0.1—10 м. $B=31.2, 9.4, 9.1$. Малочислен. Размножение партеногенетическое. Половозрелые самки длиной 0.62—0.67 мм встречаются с июня по октябрь.

Cypridopsis obesa Brady et Roberts. Единичные самки длиной 0.70—0.77 мм найдены на заливных лугах Ивановского и Угличского водохранилищ на глубине 0.1—0.4 м в июне—октябре. Биология не изучена.

Potamocypris variegata (Brady et Norman). Обычен, но малочислен. $B=31.2, 11.7, 10.3$. Половозрелые самки длиной 0.55—0.60 мм встречаются в июне—октябре на песчаной слабозарастающей литорали и на глубинах 0.2—2 м. Молодь появляется в июне и в начале сентября. В экспериментальных прудах многочислен, плотность в июле более 30 тыс. экз./м². Размножение партеногенетическое.

Potamocypris smaragdina Vavra. В Ивановском и Угличском водохранилищах редок и малочислен, в Рыбинском в период размножения достигает 5—8 тыс. экз./м². $B=31.2, 2.4, 5.1$. Обитает преимущественно на песчаных и илисто-песчаных грунтах с наличием погруженной и полупогруженной растительности на глубинах 0.3—3 м. По-видимому, дицикличен. Массовое развитие молоди в конце мая—июне и в конце июля—августе. Половозрелые особи встречаются с июня по октябрь (см. рисунок, л). В спускаемых прудах в течение вегетационного периода наблюдаются также 2 генерации (в июне—июле и августе—начале сентября) с плотностью 5—15 тыс. экз./м². Размножение партеногенетическое. Длина половозрелых самок 0.69—0.78 мм. В постоянных прудах (окрестности г. Гамбурга) первая генерация появляется ранней весной (март), вторая — в конце июля—августе [19].

Подсем. CANDONINAE Kaufmann, 1900

Cyclocypris ovum (Jurine). Повсеместно встречающийся и многочисленный вид. $B=82.5, 64.7, 94.1$. Обитает на всех биотопах с глубинами 0.1—13 м, но предпочитает илистые грунты и глубины 0.7—2 м. Особенно многочислен в Ивановском и Шовинском плёсах Ивановского водохранилища. Моноцикличен. Массовое размножение во временных водоемах — 25—30 мая, в постоянных — в середине июня—начале июля. Зимует во взрослом состоя-

нии. Размножается путем амфигонии. Длина половозрелых особей — 0.48—0.52 мм. Сходная структура популяции вида отмечена и в водоемах Германии [19, 32, 33].

Cyclocypris laevis (O. F. Müller). Массовый и широко распространенный вид в водохранилищах Верхней Волги. $B=93.7, 78.8, 74.1$. Встречается на различных грунтах на глубине 0.2—5 м, реже до 15 м, преимущественно в зарослевых участках, где их численность в течение вегетационного периода колеблется от 15 до 60 тыс. экз./м², биомасса — от 0.3 до 1 г/м². В открытой литорали с песчаными грунтами численность *C. laevis* не превышает 4 % от общей плотности остракод.

Ранней весной популяция *C. laevis* состоит из половозрелых самцов и самок. Массовое отрождение молоди происходит в конце мая—июне при температуре воды 14—19 °С. Период размножения растянут. Летом и осенью популяция представлена личинками разного возраста, поздней осенью состоит из особей, достигших размеров половозрелых, но с еще не сформировавшейся половой системой (см. рисунок, *ж*). По-видимому, моноциклический. Длина самцов и самок — 0.49—0.51 мм. По лабораторным наблюдениям, длительность постэмбрионального развития в среднем 60 сут.

Изучена структура популяции *C. laevis* в водоемах ГДР и ФРГ [19, 25]. Отмечена длительность развития этого вида. Авторы относят их к термоэврипластичным (от 1.8 до 26 °С). Проведено сравнительное исследование роста и личиночного развития. Рост створок обусловлен эндогенными процессами роста тела животных [18]. Отмечено, что в водоемах Чехословакии *C. laevis* полициклический [20].

Cyclocypris globosa (G. O. Sars). Редок и малочислен. $B=15.6, 1.2, 5.5$. Обитает преимущественно в обсыхающем прибрежье на глубине 0.1—1.5 м. Половозрелые особи встречаются в апреле—августе. По-видимому, моноциклический, так как новорожденные рачки отмечены только в конце мая—июне. Размножение амфигенетическое. Длина взрослых самок 0.65—0.80 мм, самцов — 0.63—0.75 мм. В водоемах ФРГ обитает стенохронная весенняя форма, размножающаяся с апреля по июль [25].

Cypria exsculpta (Fisch.). В Рыбинском водохранилище малочислен, в заросших протоках и заливах Ивановского и Угличского водохранилищ многочислен (более 10 тыс. экз./м²). $B=34.3, 14.1, 13.6$. Предпочитает мягкие илистые грунты и глубины 0.4—2.5 м, реже до 8.5 м. Развитие длительное. Массовое появление новорожденных рачков приходится на конец мая—июнь, половозрелые самки и самцы длиной 0.75—0.85 мм встречаются с мая по ноябрь (см. рисунок, *и*). Зимуют рачки старших возрастов и половозрелые особи. Размножение амфигенетическое. В водоемах ГДР и ФРГ также имеет длительный цикл развития, термоэврипластичный [19, 25].

Cypria ophthalmica (Jurine). Круглогодичный, широко распространенный, но немногочисленный вид. $B=36.2, 14.1, 34.1$. Встречается среди зарослей хвоща, гречихи, рдестов на различных

грунтах (ил, илистый песок, перегной, почвы) на глубине 0.2—2 м, реже до 8 м. Массовое размножение в мае—июне (см. рисунок, о). Развитие сходно с предыдущим видом. По-видимому, моноциклический. Длина самок и самцов — 0.62—0.65 мм. В водоемах Польши и ФРГ наблюдаются 2 генерации [19, 30], а в водоемах Североморавского края Чехословакии полициклический [20].

Cypria curvifurcata Klie. Обычен, но малочислен. Обитает в зарастающих заливах, протоках, в прибойной зоне, лишенной растительности, а также на руслах рек и водохранилищах на различных грунтах на глубине 0.5—13 м. $B=31.2, 28.8, 19.0$. Ведет малоподвижный образ жизни. Молодь встречается только в июне. Круглогодичен. Размножение амфигенетическое. Длина самок 0.76—0.80 мм, самцов — 0.82—0.86 мм.

Cypria lacustris G. O. Sars. Редок и малочислен. $B=25.4, 2.4, 22.7$. Самцы и самки длиной 0.55—0.60 мм встречаются преимущественно в обсыхающих зонах водохранилищ на глубине 0.1—0.7 м на различных грунтах в мае—октябре.

Cypria reptans Bronst. 2 самки длиной 0.62 и 0.65 мм обнаружены 25 мая 1973 г. в Весегонском расширении Рыбинского водохранилища и 1 (0.65 мм) — 16 июля 1975 г. в Перетрусовском заливе Иваньковского водохранилища.

Physocypria fadeevi Dub. Встречаемость соответственно равна 37.5, 25.8, 53.4. Малочислен. Найдены на глубине 0.3—15 м на всех биотопах. Предпочитает илистые грунты с наличием растительности. Размножение амфигенетическое. Половозрелые особи длиной 0.61—0.65 мм встречаются с апреля по октябрь.

Candona rostrata Brady et Norm. Широко распространен и многочислен среди зарослей литоральной зоны водохранилищ, особенно заливов, на глубине 0.5—3.5 м на различных грунтах. $B=40.6, 28.9, 56.1$. Круглогодичен. В озерах Карелии обнаружен на глубинах 1.5—17 м [13]. В апреле—мае популяция *C. rostrata* во всех водохранилищах представлена разновозрастными стадиями (преимущественно VI—VIII). Единично попадаются и взрослые, но еще нелицензные самки и неполовозрелые самцы. Массовое размножение наблюдается в июне—июле (см. рисунок, п). В это время семяприемники большинства самок заполнены спермой, а в яичниках насчитывается от 10 до 18 яиц. Период размножения очень растянут. По-видимому, моноциклический, хотя в водоемах Польши [30] указаны 2 генерации. Размножается амфигонией. Длина самок 1.05—1.20 мм, самцов — 1.15—1.26 мм.

Candona stagnalis G. O. Sars. Редок и малочислен. Обнаружен в апреле—июне в торфяных болотах в районе Волжского плеса Рыбинского водохранилища на глубине 0.5—0.7 м. $B=12.5$. Длина самок и самцов одинакова — 0.83—0.92 мм.

Candona pratensis Hartwig. В Рыбинском и Угличском водохранилищах найден в зарастающем побережье на глубине 0.1—1.5 м с апреля по октябрь. $B=6.2, 4.7$. Новорожденные рачки отмечены только весной, по-видимому, моноциклический. Размножаются путем амфигонии. Длина самцов и самок — 0.97—1.16 мм. В большинстве водоемов Европы также моноциклический [14, 30, 32].

Candona candida (O. F. Müller). Обитает на различных грунтах на глубине 0.5—5 м, реже до 12 м. $B=40.6, 25.8, 13.6$. Средняя численность в литорали Рыбинского водохранилища в период максимального развития (август—сентябрь) — около 4 тыс. экз./м², в реках — 10—15 тыс. экз./м².

Круглогодичен, моноцикличен. Ранней весной популяция *C. candida* в водоеме представлена половозрелыми самками, «яйцевые сумки» которых заполнены яйцами. Размножение в мае при температуре воды 8—15 °С. Летом популяция состоит из ювенильных рачков, осенью — из половозрелых самцов и самок, у которых в это время происходит спаривание. К концу декабря почти все самцы отмирают, а половозрелые самки зимуют, не размножаясь. Жизненный цикл изучен в лабораторных условиях. Продолжительность постэмбрионального развития — 94 сут, жизни — 1 год. Установлены размеры всех 8 личиночных стадий [10]. Длина самок 1.11—1.20 мм, самцов 1.15—1.22 мм. Отрывочные сведения по биологии имеются для водоемов ГДР, ФРГ, Швеции, Чехословакии, Польши [14, 19, 20, 30, 32]. Стенотермный, холодолюбивый вид [13].

Candona protzi Hartwig. Редок и единичен. $B=12.0, 7.0, 2.7$. Преимущественно на песчаных и илисто-песчаных грунтах на глубине 0.4—1.7 м. Всегда оба пола длиной 0.98—1.16 мм. Круглогодичен. Размножение в июне. Сходная структура популяции вида наблюдается в озерах и прудах ФРГ [19]. В озерах Карелии найдены на глубинах до 29.5 м с плотностью до 6 тыс. экз./м² [13].

Candona parallela G. W. Müller. Обитает преимущественно в зарастающем прибрежье на глубине 0.5—1.5 м, реже до 8 м. $B=32.0, 4.7, 5.5$. Малочислен. По-видимому, моноцикличен. Размножение летом. Половозрелые самки обнаружены весной и поздней осенью длиной 0.75—0.90 мм. На наличие самцов в Рыбинском водохранилище указывает Л. А. Луферова [6]. По наблюдениям Вольфа [33], в тех водоемах, которые обсыхают, но не вымерзают до дна, личинки *C. parallela*, появившиеся в апреле—мае, достигают половой зрелости только в феврале следующего года. В промерзающих водоемах половозрелые самки появляются лишь в июле, а молодь — в сентябре—октябре.

Candona crispata Klie. Широко распространенный вид. $B=62.5, 22.3, 53.4$. В Рыбинском и Угличском водохранилищах численность не превышает 3 тыс. экз./м², в Ивановском — до 15 тыс. экз./м². Встречается круглый год на всех типах грунтов и глубинах от 0.1 до 3 м. Массовое размножение в конце мая—июле при длине половозрелых особей 0.90—1.05 мм. Зимуют на личиночных стадиях (см. рисунок, p).

Candona weltneri Hartwig. Редок, но в местах обитания всегда обилен. $B=8.0, 2.4$. Моноцикличен. Размножение весной. Длина самок 1.15—1.25 мм, самцов — 1.20—1.35 мм. Сходная структура популяции вида наблюдается в водоемах ФРГ [19].

Candona angulata G. W. Müller. Редок и единичен. Преимущественно в зарастающем мелководье. Размножение амфигенетическое. Известен из водоемов Польши, Германии [27, 30, 31].

Candona holzkampfi Hartwig. Обитает преимущественно в за-
растающей литоральной зоне водохранилищ на глубине 0.3—
5 м. $B=25.0, 8.2, 36.1$. Массовое размножение наблюдается в мае—
июле. В это же время встречаются и половозрелые особи. В осталь-
ное время года в водоеме присутствуют личинки разных возрастов
(см. рисунок, с). Круглогодичен. По-видимому, моноцикличен.
Длина половозрелых самок 1.05—1.16 мм, самцов — 1.12—
1.30 мм. В водоемах ФРГ *C. holzkampfi* также моноцикличен [25].

Candona fabaeformis (Fischer). Распространение и сроки раз-
множения те же, что у предыдущего вида. $B=25.0, 2.4, 44.4$.
Размножается путем амфигонии. Длина половозрелых самок
0.95—1.07 мм, самцов — 1.05—1.20 мм. Сходная структура попу-
ляции вида отмечена и для водоемов ФРГ [19].

Candona caudata Kaufm. Обнаружен на различных биотопах
на глубине 0.3—6.5 м. $B=25.0, 7.0, 14.0$. Моноцикличен. Полово-
зрелые самки длиной 1.02—1.17 мм встречаются с середины мая
по июль. В июне—июле происходит размножение. В остальное
время года в водоеме присутствуют личинки *C. caudata* (см. рису-
нок, т). В водоемах ГДР указан как стенохронная, весенняя, моно-
циклическая форма [25].

Candona compressa (Koch). Редок и малочислен. $B=18.5, 1.2, 9.1$. Личинки обнаружены летом наряду с половозрелыми
особями. Длина половозрелых самцов и самок 0.90—1.05 мм. Сход-
ная структура популяции вида отмечена и для водоемов ФРГ [19].

Candona balatonica Daday. Редок, но в местах обитания много-
числен. Предпочитает участки, заросшие растительностью, с глуби-
нами 0.5—1.5 м и илисто-песчаным грунтом. Моноциклический. Мас-
совое размножение в конце апреля—мае. Круглогодичен. Зимуют
половозрелые особи и личинки старшего возраста (см. рисунок, у).
Длина самок 1.0—1.1 мм, самцов — 1.05—1.25 мм.

Candona hyalina Brady et Roberts. Распространение ограничено.
В местах скопления многочислен. Основные биотопы — ил
с детритом и песчаный ил с отмершей растительностью (телорез,
уруть, хвощ, рдесты). Встречается на глубине 0.7—2.5 м.
Круглогодичен. Моноциклический. Размножается весной амфигенети-
чески. Длина самок 1.25—1.50 мм, самцов — 1.35—1.60 мм. В водо-
емах Польши и ФРГ также моноциклический [19, 30].

Candona acuminata (Fischer). Обнаружен в реках Суножке,
Сити, Чеснаве, впадающих в Рыбинское водохранилище, и в про-
токе р. Нерль (Угличское водохранилище), заросшей раститель-
ностью, на глубине 0.6—1.5 м. Малочислен. Круглогодичен. Раз-
множается в мае—июле. Зимуют половозрелые особи и личинки
старших возрастных групп. Моноциклический. Длина самок 1.53—
1.70 мм, самцов — 1.45—1.55 мм. В большинстве водоемов Европы
отмечена также 1 генерация [19, 30, 32].

Candonopsis kingsleii (Brady et Roberts). Половозрелые особи
и молодь обнаружены в июне в Иваньковском водохранилище
в районе с. Городня и в р. Орша в большом количестве на глубине
0.5—1.7 м в сильно заросших участках (телорез, хвощ, тростник,

гречиха, рдесты). Длина половозрелых самок 0.95—1.02 мм, самцов — 1.0—1.07 мм. В водоемах ФРГ изучена структура популяции вида. Как взрослые особи, так и личинки встречаются в течение всего года с максимумом в мае, термоэврипластическая форма [19].

Сем. DARWINULIDAE Brady et Norman, 1889

Darwinula stevensoni (Brady et Robertson). Редок и малочислен (200—500 экз./м²). $B=23.1, 4.8, 22.7$. На различных грунтах на глубине 1.0—15 м с мая по октябрь обнаружены только самки длиной 0.77—0.82 мм.

В некоторых озерах Америки изучены жизненный цикл и потенциальная продукция этого вида [24]. Наибольшей плотности *D. stevensoni* достигает на глубине 6 м. Период размножения с мая по октябрь. Количество отродившейся молоди (на одну самку) от 3 экз. (в мае) до 15 экз. (в августе) [24]. Описаны все личиночные стадии [28]. Изучено развитие вида в олиготрофном оз. Пяярви (Финляндия), где жизненный цикл *D. stevensoni* длится 3—4 года. Численность рачков достигает 160 тыс. экз./м² [26]. Круглогодичен и в озерах ФРГ [19]. Основным способом питания является скребуще-грызущий, не исключен и фильтрационный [12].

Сем. CYTHERIDAE Baird, 1850

Cytherissa lacustris G. O. Sars. Обнаружен только в северной части Рыбинского водохранилища на песчаном или слабозаиленном грунтах на глубине 3—6 м. Разновозрастные рачки плотностью 7—11.5 тыс. экз./м² встречаются с мая по октябрь. По-видимому, полициклический. Размножение партеногенетическое. Длина самок 0.75—0.97 мм. В озерах Карелии обнаружен на глубине 2.8—105 м. Наибольшей численности достигает на глубине 4—6 м. Добывает пищу скребуще-грызущим способом [12, 13].

Limnocythere relictæ (Lilljeborg). Редок и единичен. Обнаружены самки длиной 0.70—0.75 мм и 1 самец (0.72 мм) в июне в Угличском и Ивановском водохранилищах на песчаном и илисто-песчаном грунтах и на глубине 0.5—1.5 м. В водоемах Польши, по-видимому, дициклический. Всегда оба пола [30].

Limnocythere sancti-patricii Brady et Roberts. Широко распространенный, довольно многочисленный вид в водохранилищах Верхней Волги. $B=28.1, 42.3, 38.0$. Обитает на различных грунтах в зарастающей и незарастающей литорали на глубине 0.2—7 м, реже на 8—12 м. Май—ноябрь. По-видимому, полициклический. Зимует на стадии яйца, реже на личиночной стадии. Длина самок 0.75—0.87 мм, самцов 0.80—0.90 мм. В Онежском озере обычен на глубине от 5 до 75 м, численность — 440 экз./м² [13].

Limnocythere inopinata (Baird). Повсеместен и многочислен. $B=70.5, 53.0, 58.6$. Населяет все типы грунтов на глубине 0.1—

5 м, реже до 15 м. Летом достигает численности 30 тыс. экз./м², биомассы — 0.5 г/м².

Полициклический. Ранней весной популяция представлена личинками длиной 0.10—0.25 мм (см. рисунок, *ф*). Первые половозрелые животные появляются во второй половине мая, а в массе — в июне. Если летом 60—80 % популяции составляют неполовозрелые особи, то осенью тот же процент приходится на половозрелых яйценосных самок. К концу октября рачки в большинстве отмирают. Зимуют на стадии латентного яйца, реже во взрослом или личиночном состоянии. Размножение партеногенетическое. Длина самок 0.55—0.65 мм. В лабораторных условиях установлены размеры всех личиночных стадий. Продолжительность постэмбрионального развития составляет 24 сут, жизни — 42 сут. Плодовитость одной самки колеблется от 40 до 120 яиц [11]. Сходная структура популяции *L. inopinata* наблюдается и в водоемах ФРГ [19]. Для этого вида хорошо изучены экологические особенности, детально описана морфология конечностей, дается описание самцов [19, 28, 30, 32].

Литература

1. Акатова Н. А. К фауне остракод некоторых водоемов Латвии // Фауна Латвийской ССР. Л., 1959. Т. 2.
2. Акатова Н. А. Остракоды грунтовых вод южной части Кызылкумов и побережья оз. Иссык-Куль // Фауна грунтовых вод Средней Азии. Л., 1972. Т. 51.
3. Брокштейн З. С. Фауна СССР. Ракообразные. Ostracoda пресных вод. М.; Л., 1947.
4. Коваленко А. Л. Новые для СССР виды рода *Hyocypris* (Crustacea, Ostracoda) // Изв. АН МолдССР. Сер. биол. и хим. наук. 1972. № 4.
5. Луферова Л. А. К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968.
6. Луферова Л. А. Список остракод // Рыбинское водохранилище. Л., 1972.
7. Луферова Л. А. К биологии *Cypridopsis vidua* (Ostracoda) // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974.
8. Луферова Л. А., Сорокин Ю. И. К биологии *Dolerocypris fasciata* (Ostracoda) // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971.
9. Семенова Л. М. К биологии *Heterocypris incongruens* (Ramd.) // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1978. № 37.
10. Семенова Л. М. Основные черты биологии *Candona candida* (Ostracoda, Crustacea) // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15, № 2.
11. Семенова Л. М. К биологии *Isocypris priomera* (G. W. Müller) и *Limnocythere inopinata* (Baird) (Ostracoda) // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.
12. Яковлева Н. А. О механизме питания остракод *Darwinula stevensoni* (Brady et Roberts) и *Cytherissa lacustris* Sars // Рыбохоз. изуч. внутр. водоемов. 1978. № 23.
13. Нравекульг А. А. О фауне остракод озер Карелии // Тр. Карельского отделения ГОСНИОРХ. 1968. Т. 5, вып. 1.
14. Alm G. Ostracoden aus den nordschwedischen Hochgebirgen // Naturwissenschaftl.-Untersuch. des Sarekgebirgen. Stockholm, 1914. Bd 4, Lfg 5.
15. Fassbinder K. Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostacoden // Zool. Jahrb. Abt. 2. 1912. Bd 32, H. 4.
16. Gunning B. On the ecology of *Heterocypris salinus*, *H. incongruens* and *Cypridopsis aculeata* (Crustacea, Ostracoda) from Baltic brackish — water rockpools // Mar. Biol. 1971. Vol. 8, N 4.

17. Hartmann G. Asiatische Ostracoden (Systematische und zoogeographische Untersuchungen) // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1964. H. 3.
18. Heitkamp U. Postembryonales Grössenwachstum limnischer Cyprididae (Crustacea, Ostracoda) // Zool. Anz. 1979. Bd 202, H. 5/6.
19. Hiller D. Untersuchungen zur Biologie und zur Ökologie limnischer Ostracoden aus der Umgebung von Hamburg // Arch. Hydrobiol. 1972. Bd 40, H. 4.
20. Kantorek J. Ekologie lasturnatek (Ostracoda) některých typů stojatých vod Severomoravského kraje // Sb. pr. Red. fak. Ostravé. 1976. Sv. 49.
21. Kaufmann A. Cypriden und Darwinuliden der Schweiz // Rev. suisse Zool. 1900. Vol. 8.
22. Kesling R. The Morphology of Ostracod Molt Stages // Illinois. Biol. Monogr. 1951. Vol. 21, N 1-3.
23. Löffler H. Ostracoda. Limnofauna Europaea. Stuttgart, 1967.
24. McGregor D. L. The reproductive potencial, life history and parasitism of the freshwater ostracod *Darwinula stevensoni* (Brady and Robertson) // The taxonomy, morphology and ecology of recent ostracoda. Edinburgh, 1969.
25. Nüchterlein H. Süßwasserostracoden aus Franken // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1969. Bd 54, H. 2.
26. Ranta E. Population biology of *Darwinula stevensoni* (Crustacea, Ostracoda) in an oligotrophic lake // Ann. Zool. fenn. 1979. Vol. 16, N 1.
27. Schäfer H. W. Über Meers und Brak-Wasser Ostracoden aus dem Deutschen Küstengebiet // Hydrobiologia. 1953. Vol. 5, N 4.
28. Scheerer-Ostermeier E. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Süßwasserostracoden // Zool. Jahrb. Abt. 2. 1940. Bd 66, H. 3.
29. Schreiber E. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Süßwasserostracoden // Zool. Jahrb. Abt. 2. 1922. Bd 43.
30. Sywula T. Malzorzaczki (Ostracoda) // Fauna słodkowodna polski. Warszawa; Poznań, 1974. N 24.
31. Wagler E. Die Tierwelt Mitteleuropas. Crustacea. Leipzig, 1937. Bd 2, Lfg 2a.
32. Wohlgemuth H. Beobachtungen und Untersuchungen über die Biologie der Süßwasserostracoden, ihr Vorkommen in Sachsen und in Böhmen, ihre Lebensweise und ihre Fortpflanzung // Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1914. Bd 6.
33. Wolf J. P. Die Ostracoden der Umgebung von Basel // Arch. Naturgesch. 1919. Bd 85, H. 3.

ИЗМЕНЕНИЕ СКОРОСТИ ДЫХАНИЯ
***POLYPHEMUS PEDICULUS* (L.) CLADOCERA**
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СРОКА ЭКСПОЗИЦИИ В ОПЫТЕ

За последнее время значительно возрос интерес исследователей к величине скорости потребления кислорода водными беспозвоночными. Количественными данными обмена пользуются не только как самостоятельными показателями физиологического состояния животных, но также для расчетов продукции, потока энергии в популяции, оценки параметров обмена, роста и характеристики поведения гидробионтов. Однако, несмотря на их столь широкое применение, до сих пор не существует общих правил или принципов постановки и проведения экспериментов по дыханию водных беспозвоночных. В настоящее время это один из самых насущных вопросов современной гидробиологии особенно при работе со стайными животными, к которым относится большинство планктонных ракообразных.

Наиболее важно при постановке экспериментов по дыханию стайных ракообразных в закрытых респирометрах решить вопрос о продолжительности опытов. Если при выборе сосудов и плотности посадки в них ракообразных авторы производят расчеты объемов воды на 1 мг массы или 1 экз. особи, то время экспозиции опыта выбирается произвольно. Продолжительность опыта зависит и определяется в большинстве случаев личными желаниями исследователей. По литературным данным [1, 10, 14], длительность экспериментов по дыханию ракообразных колеблется от 1 до 36 ч. Во многих случаях авторы не указывают времени, которое рачки находились в респирометрах. Работы большого числа исследователей содержат только данные по скорости обмена, уже приведенные к определенной единице времени: час⁻¹ или сутки⁻¹ [14].

С целью выявления зависимости скорости дыхания от длительности эксперимента были проделаны опыты с одним из наиболее массовых и типичных представителей стайного образа жизни в пресноводном планктоне — *Polyphemus pediculus* (L.).

Ранее установлено [2, 9], что для полифема характерно существование небольшими временными так называемыми «охотничьими» микрогруппировками внутри больших постоянных стай

без доминирования одной особи над другой. Максимальный размер микрогруппировок не превышает 10 особей [2]. Данное число рачков было принято в проведенных экспериментах как оптимальный размер подопытных стай взрослых особей. Подопытные группировки новорожденных состояли из 20 рачков.

Для опытов использовали партеногенетических и гамогенетических самок размером 0.6—0.8 мм, самцов — 0.7—0.8 мм и неполовозрелых рачков (молодь) — 0.25—0.35 мм.

Группу особей одного размера, пола, возраста, с одинаковой степенью развития яиц у самок помещали в респирометры объемом 20 см³, заранее оттарированные с точностью до 0.0001. Таким образом, создавали равные условия существования сходных подопытных группировок: на 1 рачка приходился постоянный и равный объем воды. В эксперименте менялась только одна величина — время экспозиции респирометров в водоеме. Оно колебалось от 5 мин (0.08 ч) до 24 ч.

Отбор особей, посадка их в респирометры, постановка опытов в естественных условиях, фиксация кислорода после окончания срока экспозиции, титрование и последующая обработка полученных данных производились согласно ранее отработанной методике [3—8]. Респирометры одного суточного эксперимента с разным сроком экспозиции в 3 повторностях помещали в водоем одновременно на специальную установку [3]. Опыты с каждым типом особей *P. pediculus* были проведены по 3 раза. Полученные результаты и температурные условия экспериментов на протяжении вегетационного сезона 1977 г. представлены в табл. 1—4.

Содержание кислорода в контрольных респирометрах, не содержащих рачков, в течение суток практически оставалось неизменным при любой экспозиции (рис. 1). Его колебания не превышали 0.9—6.1 % от величины перед началом эксперимента.

Содержание кислорода в респирометрах с животными в разные сроки экспозиции для всех особей вида снижалось в среднем на 3.8—18.2 % от его величины в контроле (рис. 1). Количество кислорода, потребляемое группой рачков разных возраста и пола, в основном не превышало 20 % за сутки (табл. 5). У партеногенетических самок оно было несколько выше. Но даже в этих случаях потребление кислорода животными в закрытых респирометрах соответствовало общепринятой норме [1, 10, 14]. Потери кислорода составляли менее 1/3 его первоначального содержания в контроле (табл. 1—3).

Экспериментами установлено, что максимальная скорость дыхания у всех исследуемых особей наблюдается в первые 5 мин с момента постановки опыта (рис. 1). Эту величину принимали за исходную и приравнивали к 100 %. Относительно нее велись все дальнейшие расчеты потребления кислорода в респирометрах при более длительных сроках экспозиции склянок.

Скорость дыхания полифемов при содержании их в сосудах более 5 мин резко падает (рис. 1—2). У новорожденных рачков, спустя 15 мин после начала опыта, скорость дыхания одной особи

Таблица I

Содержание кислорода в респирометрах при разной длительности опытов по изучению дыхания партеногенетических самок

Время экспозиции, ч	Самки с зародышами на ранних стадиях развития						Самки с эмбрионами среднего развития						Самки со зрелыми эмбрионами					
	Контроль			Опыт			Контроль			Опыт			Контроль			Опыт		
	\bar{X}	m_z	σ	\bar{X}	m_z	σ	\bar{X}	m_z	σ	\bar{X}	m_z	σ	\bar{X}	m_z	σ	\bar{X}	m_z	σ
0.08	0.1755	0.0019	0.0033	0.1668	0.0002	0.0003	0.1734	0.0007	0.0012	0.1697	0.0012	0.0022	0.2249	0.0007	0.0012	0.2175	0.0014	0.0024
0.25	0.1755	0.0019	0.0033	0.1628	0.0007	0.0012	0.1738	0.0009	0.0016	0.1685	0.0002	0.0004	0.2074	0.0001	0.0001	0.1946	0.0007	0.0012
0.50	0.1755	0.0014	0.0025	0.1665	0.0023	0.0041	—	—	—	—	—	—	0.2276	0.0009	0.0016	0.2132	0.0038	0.0066
0.75	0.1717	0.0015	0.0025	0.1596	0.0045	0.0078	0.1662	0.0005	0.0009	0.1597	0.0014	0.0025	0.2338	0.0004	0.0008	0.2233	0.0002	0.0004
1.00	0.1764	0.0037	0.0064	0.1640	0.0005	0.0008	0.1735	0.0003	0.0005	0.1681	0.0015	0.0024	0.2350	0.0025	0.0043	0.2218	0.0007	0.0012
2.00	0.1763	0.0023	0.0041	0.1676	0.0017	0.0029	0.1834	0.0014	0.0024	0.1727	0.0014	0.0025	0.2287	0.0020	0.0035	0.2175	0.0001	0.0001
3.00	0.1753	0.0031	0.0053	0.1685	0.0026	0.0045	0.1790	0.0019	0.0033	0.1639	0.0027	0.0047	0.2268	0.0027	0.0047	0.2099	0.0001	0.0001
4.00	0.1844	0.0001	0.0001	0.1647	0.0001	0.0001	0.1648	0.0001	0.0001	0.1547	0.0007	0.0013	0.2342	0.0025	0.0043	0.2132	0.0016	0.0027
6.00	0.1849	0.0007	0.0013	0.1582	0.0038	0.0066	0.1661	0.0002	0.0004	0.1518	0.0001	0.0001	0.2282	0.0007	0.0013	0.2097	0.0001	0.0001
8.00	0.1567	0.0010	0.0017	0.1334	0.0031	0.0053	0.1575	0.0005	0.0008	0.1441	0.0007	0.0013	0.2058	0.0001	0.0001	0.1829	0.0011	0.0020
10.00	0.1738	0.0001	0.0001	0.1281	0.0028	0.0049	0.1665	0.0005	0.0008	0.1469	0.0010	0.0017	0.2097	0.0018	0.0031	0.1814	0.0042	0.0074
12.00	0.1706	0.0028	0.0049	0.1347	0.0033	0.0058	0.1534	0.0031	0.0053	0.1393	0.0018	0.0031	0.2140	0.0047	0.0082	0.1925	0.0001	0.0001
14.00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.2124	0.0033	0.0058	0.1888	0.0009	0.0016
16.00	0.1816	0.0002	0.0004	0.1483	0.0013	0.0023	0.1742	0.0002	0.0004	0.1494	0.0010	0.0017	0.2256	0.0020	0.0035	0.1740	0.0018	0.0031
18.00	0.1739	0.0074	0.0104	0.1375	0.0092	0.0004	—	—	—	—	—	—	0.2209	0.0020	0.0035	0.1856	0.0039	0.0086
20.00	0.1828	0.0061	0.0106	0.1465	0.0053	0.0075	0.1708	0.0007	0.0013	0.1276	0.0040	0.0069	0.2237	0.0004	0.0008	0.1685	0.0018	0.0031
24.00	0.1824	0.0049	0.0086	0.1428	0.0055	0.0008	0.1719	0.0003	0.0005	0.1186	0.0049	0.0085	0.2274	0.0001	0.0001	0.1701	0.0001	0.0001

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3: \bar{X} — среднее (из 3 опытов) содержание кислорода в респирометре, мг/20 см³; m_z — ошибка среднего; σ — среднее квадратичное отклонение.

Таблица 3

Содержание кислорода в респирометрах при разной длительности опытов по изучению дыхания самцов и новорожденных особей

Время экспозиции, ч	Новорожденные					
	Контроль			Опыт		
	\bar{X}	m_x	σ	\bar{X}	m_x	σ
0.08	0.2154	0.0013	0.0022	0.2092	0.0002	0.0006
0.25	0.2195	0.0015	0.0026	0.2138	0.0001	0.0004
0.50	0.2191	0.0021	0.0037	0.2118	0.0004	0.0008
0.75	0.2166	0.0011	0.0019	0.2110	0.0015	0.0021
1.00	0.2135	0.0010	0.0018	0.2106	0.0001	0.0001
3.00	0.1831	0.0013	0.0022	0.1772	0.0017	0.0030
4.00	0.1831	0.0008	0.0015	0.1783	0.0006	0.0011
6.00	0.1853	0.0001	0.0001	0.1776	0.0002	0.0004
8.00	—	—	—	—	—	—
12.00	0.1893	0.0010	0.0018	0.1709	0.0006	0.0011
16.00	0.1713	0.0004	0.0007	0.1507	0.0008	0.0015
18.00	0.1772	0.0017	0.0030	0.1551	0.0017	0.0030
20.00	0.1857	0.0049	0.0085	0.1633	0.0030	0.0052
24.00	0.1786	0.0004	0.0008	0.1566	0.0001	0.0001

Таблица 3 (продолжение)

Время экспозиции, ч	Самцы					
	Контроль			Опыт		
	\bar{X}	m_x	σ	\bar{X}	m_x	σ
0.08	0.2305	0.0010	0.0018	0.2235	0.0001	0.0001
0.25	0.2261	0.0019	0.0033	0.2221	0.0008	0.0015
0.50	0.2324	0.0021	0.0037	0.2283	0.0006	0.0011
0.75	0.2309	0.0001	0.0001	0.2254	0.0015	0.0026
1.00	0.2265	0.0004	0.0008	0.2193	0.0001	0.0002
3.00	0.2302	0.0008	0.0015	0.2271	0.0001	0.0001
4.00	0.2313	0.0002	0.0004	0.2250	0.0001	0.0001
6.00	0.2302	0.0008	0.0015	0.2235	0.0004	0.0007
8.00	0.2264	0.0001	0.0001	0.2136	0.0011	0.0019
12.00	0.2228	0.0030	0.0052	0.2070	0.0011	0.0019
16.00	0.2243	0.0021	0.0037	0.2089	0.0001	0.0001
18.00	—	—	—	—	—	—
20.00	0.2269	0.0015	0.0027	0.2117	0.0001	0.0001
24.00	0.2375	0.0012	0.0022	0.2191	0.0008	0.0015

в группе составляет 39.2 % от исходного, через 30 мин — 19.5, через 45 мин — 9.9, через 1 ч — 3.9 %. Через 3 ч дыхание отдельных рачков в группе сокращается до 2.6 % от исходного (табл. 5). При последующей 21-часовой экспозиции рачков в закрытых респирометрах скорость обмена почти не меняется. Она составляет 1.2—1.9 % от исходного.

Таким образом, в течение первых 15 мин потребление кислорода отдельными рачками в группе снижается в 3.3 раза. Далее в течение первого часа оно уменьшается каждые 15 мин в 1.7, 2.0, 2.5 раза соответственно (табл. 5). За 3 ч скорость дыхания особей сокращается в 38 раз, а за сутки — в 82 раза. Из них обмен в первый час

Температурные условия проведения суточных опытов по определению уровня дыхания различных особей *Polyphemus pediculus*

Особи		Время проведения опытов, мес	Колебания температуры, °C				
			n	min	max	\bar{X}	m_z
Новорожденные		IX	4	14.4	17.6	15.90	0.78
Партеногенетические самки с эмбрионами	на ранних стадиях развития	VI—VIII	5	17.3	21.0	19.42	0.77
	на средних стадиях развития	VII—VIII	8	13.0	22.8	18.40	1.25
	зрелыми	VIII	8	14.6	17.3	16.13	0.37
Гамогенетические самки с латентными яйцами	в личинках	IX	4	5.0	13.0	5.55	0.30
	в выводковой камере	IX	8	4.8	12.8	8.58	1.02
Самцы		IX	4	4.2	6.6	5.65	0.59

Примечание. n — количество опытов; min, max, \bar{X} — минимальное, максимальное и среднее значения температуры; m_z — ошибка среднего.

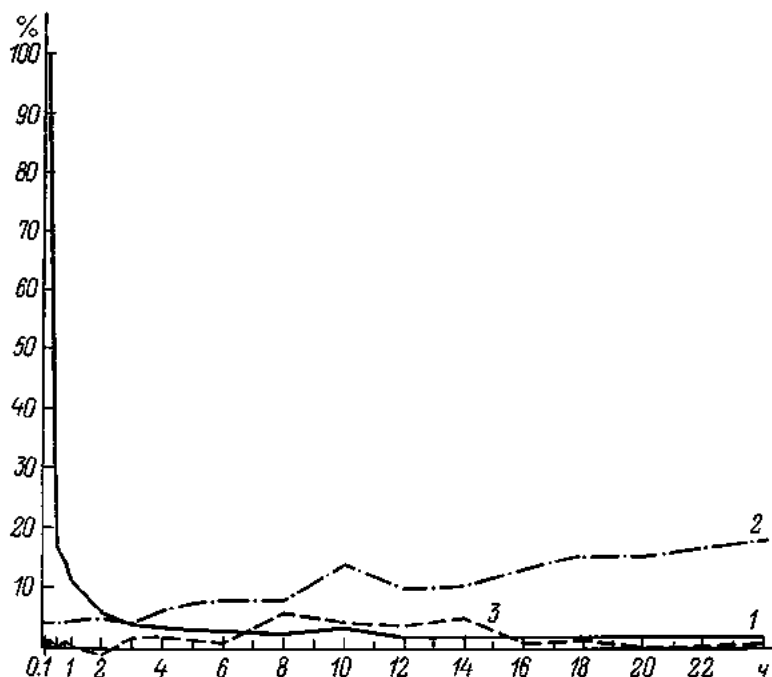


Рис. 1. Изменение скорости дыхания *Polyphemus pediculus* и содержания кислорода в респирометрах в зависимости от экспозиции опыта.

1 — изменение скорости дыхания одной особи в группе; 2 — потребление кислорода рачками за время опыта; 3 — потери кислорода в контроле за время опыта. По оси ординат — величина данных относительно первоначальных; по оси абсцисс — длительность опыта.

Таблица 5

Дыхание и поглощение кислорода в respiromетрах при разной длительности эксперимента

Время экспозиции опытов, ч	Новорожденные		Партеногенетические самки с эмбрионами				Гамогенетические самки с яйцами				Самцы	
			ранней стадии развития		среднего развития		зрелые		в кичинках		в выводящей камере	
	Q	O ₂ , %	Q	O ₂ , %	Q	O ₂ , %	Q	O ₂ , %	Q	O ₂ , %	Q	O ₂ , %
0.08	3.7550	2.9	10.4016	4.9	4.4177	2.1	8.9157	3.3	11.4859	3.9	11.9277	4.7
0.25	4.1333	2.6	5.0667	7.2	2.1200	3.1	5.1333	5.7	6.6000	6.7	2.7960	3.4
0.50	0.7333	3.4	1.8000	5.1	—	—	2.8733	6.4	1.0467	2.1	1.8360	4.5
0.75	0.3711	2.6	1.6178	6.9	0.8711	3.8	1.3956	4.7	1.2267	3.7	1.7700	6.4
1.00	0.1475	1.4	1.2367	7.1	0.5433	3.1	1.3200	5.9	0.0433	4.3	1.2500	6.0
2.00	—	—	0.4350	5.0	0.5333	6.2	0.5625	5.0	0.3250	2.6	0.6067	5.3
3.00	0.0989	3.1	0.2322	4.0	0.5011	8.7	0.5938	7.9	0.2200	2.7	0.3911	5.1
4.00	0.0596	2.5	0.4925	11.2	0.2533	5.8	0.5242	9.3	0.3700	6.0	0.3375	5.9
6.00	0.0644	4.1	0.4283	14.6	0.2383	8.3	0.3089	8.2	0.2400	5.9	0.3306	8.7
8.00	—	—	0.2908	13.3	0.1679	7.7	0.2867	10.2	0.0875	2.9	0.2208	7.7
10.00	—	—	0.4570	26.0	0.1963	14.3	0.2833	12.6	0.1660	6.8	—	—
12.00	0.0708	9.7	0.2992	20.5	0.1178	8.2	0.1789	9.5	0.1442	7.1	0.1986	10.4
14.00	—	—	—	—	—	—	0.1688	10.5	—	—	—	—
16.00	0.0686	10.9	0.2081	19.0	0.1552	14.3	0.3225	23.0	0.1008	6.6	0.1883	13.2
18.00	0.0611	11.6	0.2019	20.7	—	—	0.1795	14.4	—	—	0.1941	15.3
20.00	0.0560	11.9	0.1815	20.7	0.2161	24.9	0.2758	24.5	0.0515	4.2	0.1597	14.0
24.00	0.0458	11.6	0.1649	22.5	0.2220	30.8	0.2390	25.5	0.1225	12.0	0.1640	17.2
											Q	O ₂ , %
											8.4337	3.0
											1.6133	1.7
											0.8133	1.8
											0.7378	2.4
											0.7200	3.1
											—	—
											0.1006	1.3
											0.1567	2.7
											0.1411	2.9
											0.1604	5.6
											—	—
											0.1317	6.9
											—	—
											0.0964	6.7
											—	—
											0.0763	6.6
											0.0767	8.0

Примечание. Q — дыхание, мкг O₂/(экз. · ч); O₂, % — количество кислорода, поглощенного группой особей за время опыта, относительно его содержания в контроле.

меняется в 25.5 раза, за 2 последующих — еще в 1.5 раза, а за оставшиеся 21 ч — только в 2.2 раза.

У партеногенетических самок с эмбрионами на ранних стадиях развития скорость обмена одной особи в группе при длительной экспозиции меняется менее значительно. Через 15 мин с начала опыта она составляет 48.7 % от исходного, через 30 мин — 17.2, через 45 мин — 15.6, через 1 ч — 11.9, через 2 ч — 4.2, а через 3 ч — 2.2 % (табл. 5). Таким образом, скорость дыхания одной особи в группе в течение первых 15 мин с начала опыта снижается в 2.1 раза по сравнению с исходной величиной (табл. 5). Далее в течение часа она постепенно сокращается через каждые 15 мин в 2.8, 1.7, 1.3 раза соответственно. Всего за 1 ч потребление кислорода самками в замкнутых респирометрах уменьшается в 8.4 раза, за 2 ч — в 23.9 раза. За 3 ч экспозиции скорость дыхания сокращается в 44.8 раза, достигая минимальной величины.

В дальнейшем потребление кислорода особями в группе остается приблизительно на одном уровне (рис. 2), в результате чего за последующие 21 ч их пребывания в закрытых респирометрах дыхание снижается лишь в 1.6 раза (табл. 5). Всего за сутки скорость потребления кислорода самок с эмбрионами на ранних стадиях развития сокращается в 63.1 раза.

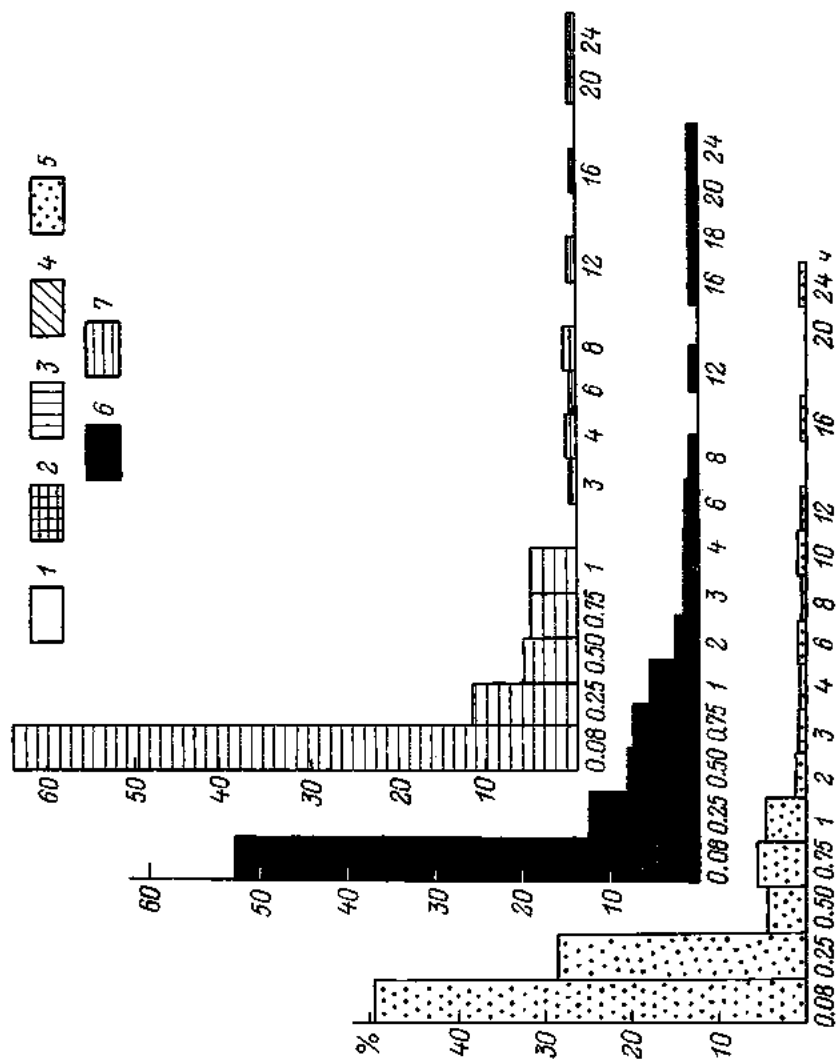
По мере созревания эмбрионов в выводковой камере у партеногенетических самок меняется характер дыхания особей в группах при одних и тех же сроках экспозиции в замкнутых респирометрах (табл. 5). Обмен у особей в течение опыта сокращается менее резко, а процесс стабилизации уровня дыхания затягивается на более длительный срок.

Потребление кислорода самками хотя и снижается, как у особей с эмбрионами на более ранних стадиях развития, при каждом последующем увеличении срока экспозиции опыта в 2.4, 1.7 раза, однако, не в течение 2 ч, а 4—6 ч (рис. 2). Дыхание партеногенетических самок с эмбрионами на средних стадиях развития и зрелыми через 15 мин с начала опыта составляет 48.0—57.6 % от исходного, через 30 мин — 20.0—32.2, через 1 ч — 12.3—14.9, через 3—4 ч — 11.3—5.7 % соответственно (табл. 5). К 6—8 ч экспозиции склянок в водоеме потребление кислорода одной особью в группе достигает 3.5—3.8 % от исходного и сохраняется на таком уровне на протяжении оставшихся 16—18 ч.

В результате за сутки скорость дыхания самок с созревающими и зрелыми эмбрионами сокращается в 19.9—37.2 раза: из них в первый час — в 8.1—6.7 раза, за 2—4 ч — в 15.0—17.4 раза, за 6 ч — в 18.5—28.9 раза, а за последующие 18 ч — только в 1.1—1.3 раза.

Изменение скорости потребления кислорода у гамогенетических самок происходит более интенсивно, чем у партеногенетических (рис. 2).

У самок с яйцами в яичниках скорость обмена за первые 15 мин опыта составляет 57.5 % от исходного, через 30 мин — 9.2, через 1 ч — 9.1, а через 2 ч — всего лишь 2.8 % (табл. 5). Другими



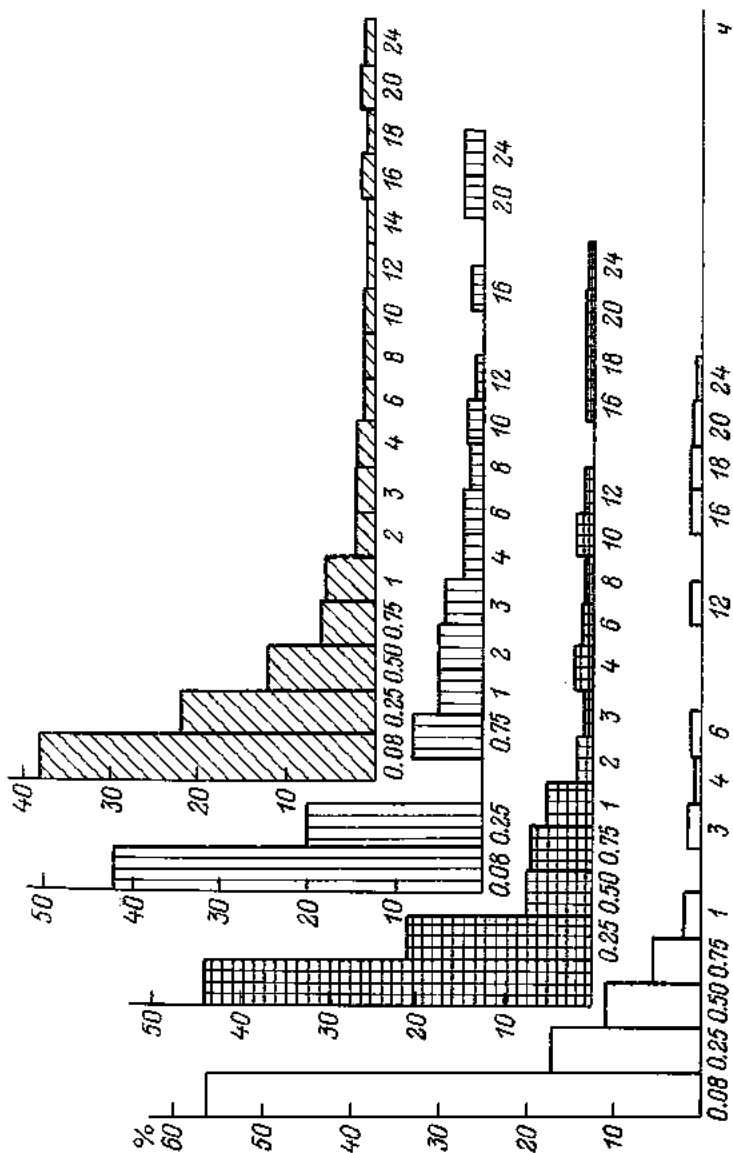


Рис. 2. Дыхание *Polyrhatus pedicularis* в группе при длительном эксперименте.

1 — новорожденные партеногенетические самки с эмбрионами; 2 — на ранних стадиях развития; 3 — на средних; 4 — зрелым; гамогенетические самки с латентными яйцами; 5 — в яйцешках; 6 — в инкубаторе; 7 — самцы. По оси ординат — скорость дыхания одной особи в опыте относительно общего количества кислорода, поглощенного рычками за сутки; по оси абсцисс — длительность опыта.

словами, за первые 15 мин с начала опыта скорость дыхания самок в подопытных группировках сокращается в 1.7 раза, за следующие 15 мин — еще в 6.4 раза (табл. 5). За 1 ч экспозиции склянок дыхание самок в группе снижается в 11 раз, за следующий — еще в 3.2 раза (табл. 5). Всего за 2 ч опыта скорость обмена у самок с яйцами в яичниках уменьшается в 35.3 раза, а за 3 ч — в 52.2 раза. При дальнейшем содержании рачков в закрытых респирометрах потребление кислорода гамогенетическими самками с латентными яйцами в яичниках остается практически неизменным в течение 21 ч, сокращаясь всего на 0.4—0.9 %. За сутки дыхание этих самок снижается в 93.8 раза.

После перетекания латентных яиц в выводковую камеру процесс стабилизации обмена и скорость его изменения в закрытых респирометрах в течение суток замедляется в 2—3.4 раза (табл. 5). Спустя 15 мин после начала опыта потребление кислорода у этих самок составляет 23.5 % от исходного, через 30 и 45 мин — 15.5—14.9, за 1 ч — 10.5, за 2 ч — 5.8, а за 3 ч — 3.7 %. Далее скорость дыхания сохраняется на одном уровне до 8-часовой экспозиции, при которой обмен особей вновь снижается в 1.5 раза. На этом уровне дыхание сохраняется неизменным в течение последующих 16 ч, составляя 0.5—1.4 % от исходного (рис. 2). Однако последние изменения скорости обмена столь незначительны, что практически дыхание самок в группе остается неизменным уже после 3-часовой экспозиции. Всего за 3 ч, т. е. за период стабилизации, скорость обмена старых гамогенетических самок со зрелыми латентными яйцами в выводковой камере сокращается в 27 раз, что в 2.9 раза ниже, чем у молодых гамогенетических самок с яйцами, развивающимися в яичниках. Причем за первые 15 мин скорость дыхания самок с латентными яйцами в камере снижается в 4.3 раза, за 1 ч — в 9.5, за 2 ч — в 2.1, а за 3 ч — в 1.6 раза. Всего за сутки дыхание рачков падает в 72.7 раза, что в 2—2.5 раза ниже, чем у самок с латентными яйцами в яичниках.

Самцы обладают большей скоростью изменения дыхания в закрытых респирометрах, чем самки (рис. 2). За первые 15 мин с начала опыта потребление кислорода особями в группе сокращается до 19 % от исходного, через 30 мин — до 9.7, через 45 мин — 1 ч — до 8.7—8.8, через 2 ч — до 5.3, а через 3 ч оно составляет всего 1.2 % от дыхания группы самцов в первые 5 мин. С этого момента скорость обмена рачков уже не меняется. Она сохраняется на одном уровне до конца опыта, т. е. в течение последующих 21 ч. Следовательно, на стабилизацию обмена у самцов, как у гамогенетических самок со зрелыми латентными яйцами в выводковой камере, требуется на 1 ч больше времени, чем у всех остальных особей. Процесс стабилизации обмена у самцов идет в 1.4—3.1 раза интенсивнее, чем у гамогенетических самок, и в 1.5—4.1 раза сильнее, чем у партеногенетических (табл. 5). Наиболее сильно снижается дыхание рачков за первые 15 мин опыта — в 5.3 раза. В течение следующего часа скорость потребления кислорода равномерно сокращается каждые 15 мин в 1—2 раза.

Всего в закрытых респирометрах за 1 ч опыта дыхание самцов в группах из 10 особей уменьшается в 11.4 раза, а за 3 — в 84 раза. За сутки скорость обмена отдельных рачков в подопытных группировках снижается в 110 раз (табл. 5).

Таким образом, скорость дыхания *P. pediculus* в закрытых респирометрах значительно и неравномерно меняется на протяжении суточного эксперимента. При постоянной и равной численности рачков и одинаковых условиях опыта степень и характер изменений зависят от пола, возраста и физиологического состояния исследуемых особей. Наиболее сильно снижается потребление кислорода у самцов, гамогенетических самок с латентными яйцами в яичниках, затем у новорожденных. Менее всего за сутки сокращается обмен у партеногенетических самок, особенно с эмбрионами на средних стадиях развития. Его изменение в 1.9—5.5 раза ниже, чем у других особей (табл. 5).

Резкий перелом скорости дыхания у рачков происходит уже в первые 0.5—3 ч существования стаи (рис. 2). Это — период стабилизации обмена подопытной группировки животных. Он проходит у разных особей с различной силой и длительностью и, следовательно, также зависит, при равных условиях постановки эксперимента, от пола, возраста и физиологического состояния рачков. За период стабилизации скорость дыхания отдельных особей в группах снижается в 8.1—83.4 раза, достигая определенного и строго постоянного уровня потребления кислорода (табл. 5). Его величина составляет всего 1.2—6.4 % кислорода, поглощенного рачками в первые 5 мин с начала опыта. Самый низкий относительный уровень устанавливается в группе у самцов (0.9—1.2 %) и у новорожденных рачков (1.1—2.6 %). Близок к ним по относительной величине и уровень дыхания молодых гамогенетических самок с латентными яйцами в яичниках (0.45—2.8). Величина стабильного уровня обмена в группах партеногенетических самок любого возраста и физиологического состояния, а также старых гамогенетических самок с яйцами, готовыми к откладке, в 2—9 раз выше, чем у других особей.

При дальнейшем экспонировании респирометров в водоеме в течение 21—23 ч дыхание особей, находящихся внутри них, меняется не более чем на 0.1—3.0 % от уровня, установившегося за период стабилизации. Наиболее бурно протекает процесс становления обмена у новорожденных рачков (рис. 2). Уже в течение первого часа опыта их дыхание, резко сокращаясь, выходит на плато. У самцов стабилизация обмена проходит не менее интенсивно, но в более длительный срок. Лишь после 3-часовой экспозиции склянок потребление кислорода в группах достигает строго постоянного уровня. У самок скорость дыхания снижается не так резко. Причем обмен у гамогенетических самок сокращается в 1.7—5.3 раза сильнее, чем у партеногенетических. Длительность периода стабилизации в группах у самок с развивающимися яйцами и зародышами составляет 2 ч, а у самок со зрелыми латентными яйцами и эмбрионами — 3 ч (табл. 5).

Установившийся уровень дыхания рачков в группе является довольно постоянной величиной. Он сохраняется почти неизменным до конца опыта (рис. 2). Если абсолютные величины потребления кислорода полифемом зависят и определяются целым рядом хорошо известных биотических и абиотических факторов [10, 13], то относительно стабилизировавшийся уровень дыхания определенной по численности группы животных, находящихся в определенном объеме воды, им не подчиняется. Эксперименты по дыханию *P. pediculus* проходили при различных условиях (табл. 4). Температура воды в водоеме менялась от 4 до 23 °С, а содержание кислорода в респирометрах с рачками снижалось на протяжении опытов на 1—31 % (табл. 1—3, 5). Тем не менее процесс стабилизации обмена проходил одинаково как по времени, так и по скорости. Его становление протекало независимо от уменьшения содержания кислорода в склянках и не определялось его количеством. Дыхание определенной группы особей, находившихся в равных условиях, устанавливается на одном и том же уровне за одно и то же время. Его величина не меняется в течение всех последующих часов экспозиции опыта, несмотря на колебания температуры окружающей среды и содержания кислорода в склянке (рис. 1; табл. 1—3).

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что процесс стабилизации обмена в группах гидробионтов есть не просто физиологическая реакция организма на внешние условия, а прежде всего определенный характер взаимоотношений особей, который имеет свои условия возникновения и действия. В подопытной группировке, как и в любой популяции, существуют факторы, которые имеют важное, а порой решающее значение для ее существования. При оптимальных абиотических условиях именно они определяют скорость физиологических процессов у особей в группе, а следовательно, их темпы роста, развития и размножения. Таким фактором является эффект группы, хорошо известный для более высокоорганизованных животных [6, 11—13, 15, 16]. По всей видимости, явление распространено шире, чем ранее предполагали авторы [1, 10, 14]. Оно является общебиологическим законом, обеспечивающим, с одной стороны, адаптивное существование в биоценозе любой популяции, независимо от уровня ее филогенетического развития, с другой — создающим определенные внутри- и межвидовые взаимоотношения особей в данной экологической обстановке. Проявление эффекта группы зависит от наличия в среде обитания комплекса абиотических и биотических стимулов, воздействующих на сенсорные органы животного [4—6]. Основными среди них являются химические, зрительные и вибротактильные сигналы, поступающие из экологической среды в определенных соотношениях друг к другу. От них зависят сила и степень проявления эффекта группы, величина которого строго постоянна и генетически закреплена для каждого вида. Выход кривой скорости дыхания животных в скоплении на плато означает действие эффекта группы на максимальном для вида уровне. Оно свидетельствует о преобра-

зовании подопытной группировки в эволюционно отработанную форму существования вида в конкретных экологических условиях, характеризующуюся определенной степенью взаимосвязи особей, стереотипностью и согласованностью их действий.

Литература

1. Алимов А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
2. Буторина Л. Г. Некоторые особенности поведения *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 16.
3. Буторина Л. Г. Прибор для изучения дыхания стайных животных в водоеме // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 42.
4. Буторина Л. Г. Зависимость скорости обмена *Polyphemus pediculus* (L.), *Cladocera* от зрительного восприятия условий окружающей среды // Экология. 1979. № 5.
5. Буторина Л. Г. Влияние зрительного восприятия на скорость дыхания *Polyphemus pediculus* (L.), *Cladocera* // Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Л., 1980.
6. Буторина Л. Г. К изучению интенсивности дыхания стайных животных // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.
7. Буторина Л. Г. О некоторых особенностях определения дыхания гидробионтов при использовании метода Винклера // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985.
8. Буторина Л. Г. О поглощении реактивов телами *Polyphemus pediculus* (L.), *Cladocera* при определении кислорода методом Винклера // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
9. Буторина Л. Г., Ивамова Н. В. Стайное поведение *Polyphemus pediculus* (L.) // Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975.
10. Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 1.
11. Мантейфель Б. П. Экология поведения животных. М., 1980.
12. Радяков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972.
13. Роцевский Ю. К. Особенности группового поведения животных. Куйбышев, 1978.
14. Суцени Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972.
15. (Chaurin R.) Шовен Р. Поведение животных. М., 1972.
16. (Dewsbury D. A.) Дьюсбери Д. Поведение животных. М., 1980.

ВРЕМЕННАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИНАМИКА ЗИМНИХ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

При исследованиях на зимних водоемах в бассейне Верхней Волги наиболее многочисленные скопления зоопланктона были обнаружены в глубоких озерах и котловинах водохранилищ. Эти скопления формируются вблизи дна и представляют собой биоценозы, состоящие из бактерий, гетеротрофных водорослей, простейших, коловраток, ветвистоусых, диапомусов и циклопов. Функционирование этого сообщества организмов обеспечивается благоприятной средой, складывающейся над глубокими участками, где или богаты органическим веществом и идут активные микробиологические процессы [1, 4—8].

Настоящая работа представляет собой попытку более детального анализа сезонной динамики и вертикального распределения групп и видов сообщества в связи с основными параметрами среды зимнего водоема, особенностями года и межвидовыми взаимоотношениями.

Регулярные исследования (2—3 раза в месяц) вели в излучине русла р. Мологи (ст. Бор-Дорки) в Главном плёсе Рыбинского водохранилища с 1979 по 1985 г. Температуру измеряли термометром с полупроводниковым датчиком по вертикали через 0.5 м. Содержание кислорода определяли методом Винклера, взвешенное вещество — на мембранных фильтрах «Сынпор-4» по массе. Сбор бактериопланктона и простейших производили батометром объемом 3 л, из которого брали пробы для учета простейших и фильтрации на мембранных фильтрах для подсчета бактерий по методу Разумова. Одновременно с этими измерениями собирали пробы зоопланктона 5-литровым батометром с вертикально открывающимися крышками [4] через 1 м по вертикали от поверхности до дна. Простейших и беспанцирных коловраток подсчитывали в живом виде в полевой лаборатории. Остальной зоопланктон консервировали фиксатором для предотвращения промерзания проб. Фиксатор готовили из насыщенного раствора сахарозы и 90°-ного спирта, смешанных в равных объемах. Пробу фиксировали таким образом, чтобы концентрация формалина составляла

около 2 %, а раствора спирта с сахаром 5—20 % в зависимости от силы мороза.¹ Собрано по 620 проб зоопланктона и простейших — *Sphaeroeca volvox*.

Среда водоема, покрытого льдом, отличается значительной стабильностью. В районе исследований зимой водообмен крайне замедлен — составляет около 58 сут, тогда как летом — 6—8 сут [11]. Течение инструментально не прослеживается. Температура, содержание кислорода, прозрачность, количество взвешенного вещества претерпевают медленные изменения. Суточные колебания этих параметров отсутствуют. Термический режим складывается под взаимодействием двух процессов — выхолаживания через снежно-ледовый покров и прогрева от донных отложений. Чем раньше замерз водоем и короче был период ледообразования,² тем больше тепла сохраняется в грунтах водоема и отдается затем толще воды и наоборот (табл. 1). Температура толщи воды в исследованном участке в различные годы значительно колебалась. Максимальный прогрев придонного слоя и средние для толщи воды температуры зависят от интенсивности предледоставной потери тепла водоемом и грунтами и сроков становления льда (табл. 1).

Сохранение тепла в водной толще зависит также от скорости образования толстого снежно-ледяного покрова, препятствующего потере тепла водоемом. Так, в суровую зиму 1979 г. интенсивное нарастание льда и максимальная его толщина наблюдались уже в декабре — 105 см, снега — 28 см, тогда как в теплую зиму 1983 г. — 52 и 12 см. Температура воды в эти годы значительно различалась (табл. 1).

Кислородные условия находятся в обратной зависимости от длительности периода ледообразования и даты полного замерзания водоема [4]. Развитие оксифильной зоны, где активизируются метанокисляющие бактерии, перемещение ее вверх и расширение заморного слоя у дна оказывают определяющее воздействие на распределение и медленные перемещения скоплений зоопланктеров в толще воды. Само формирование оксифильной зоны и слоя температурного скачка, где кроме бактерий развиваются гетеротрофные водоросли и накапливается оседающий детрит, создает значительную вертикальную неоднородность слоев по их трофическим условиям. У нижней кромки льда и в оксиклине количество бактерий достигает 2—4 млн кл./мл; в термоклине накапливающиеся детритные частицы в течение февраля—марта составляют около 4—5 мг/л [4, 7].

Особенности зимнего периода в отдельные годы — прогрев толщи воды (средние и придонные температуры), развитие термоклина, а также кислородный режим и сроки формирования окси-

¹ Пробы зимнего планктона по сравнению с летним содержат относительно небольшое количество фитопланктона и могут фиксироваться более слабым раствором формалина. Это предотвращает сильное сжатие бесланцирных коловраток. Присутствие сахара ослабляет деформацию ветвистеусых и выпадение из выводковых камер яиц и зародышей.

² Период ледообразования — отрезок времени от начала ледовых явлений до образования сплошного ледяного покрова.

Некоторые параметры аблиотической среды зимой в русле Мологи

Параметр	1979 г.	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	1985 г.	Среднее много- летнее
Продолжитель- ность периода ледообразо- вания, сут	14	3	9	13	27	8	—
Дата полного замерзания водоема	2 XI	31 X	10 XI	29 XI	3 XII	20 XI	—
Среднезимняя температура воды, °C	0.89	0.69	0.84	0.58	0.37	0.67	0.67
Отклонение температуры от среднего уровня, °C	+0.22	+0.02	+0.17	-0.09	-0.33	0	—
Максимальная придонная температура, °C	3	2.3	2.2	1.9	1.1	2.4	—
Среднезимнее содержание кислорода, мг/л	9.8	1.5	5.2	7.15	10.2	5.9	6.6
Отклонение от среднемого- летнего уров- ня, мг/л	+3.2	-5.1	-1.4	+0.55	+3.6	-0.7	—

фильной зоны — определяют трофические условия зоопланктона и влияют на общий уровень его развития, особенности сезонной динамики и вертикального распределения.

Средние за зимний период количественные показатели развития всего зоопланктона и простейших значительно колебались по годам. Колебания этих групп оказались синхронными (табл. 2).

Наибольшие показатели отмечены в 1980 и 1981 гг., наименьшие — в 1982 и 1983 гг. В 1980 и 1981 гг., когда было зарегистрировано интенсивное развитие простейших и остального зоопланктона, в водоеме шли активные микробиологические процессы с сильным поглощением кислорода, что проявилось в максимальных отрицательных отклонениях его содержания от среднемоголетнего уровня. Температурные отклонения этих лет были положительны. Отмеченные благоприятные условия среды сформировались под влиянием раннего в эти годы замерзания водоема и коротких периодов ледообразования. В 1982 г., и особенно в 1983 г., микробиологические процессы шли слабо (содержание кислорода оставалось высоким всю зиму) и температура воды была пониженной (отрицательные отклонения от среднемоголетнего уровня). Такая ситуация сложилась под влиянием позднего замерзания водоема и продолжительных периодов ледообразования (табл. 1).

Количественные показатели отдельных групп зоопланктона по годам в русле Мологи

Группа	1979 г.	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	1985 г.
Простейшие *						
<i>Sphaeroeca volvox</i>	170 0.027	560 0.096	210 0.036	56 0.01	90 0.015	130 0.022
Зоопланктон: **						
Rotatoria	10.5 0.01	12.5 0.05	24.5 0.123	21.72 0.03	2.37 0.002	8.97 0.063
Cladocera	0.33 0.01	0.3 0.01	1.66 0.1	0.57 0.01	0.31 0.005	0.79 0.08
Diaptomidae	3.37 0.14	0.73 0.02	1.54 0.133	1.14 0.09	1.49 0.146	2.54 0.13
Cyclopidae	7.36 0.18	66.76 2.32	16.5 0.23	10.5 0.21	3.00 0.073	13.68 0.21
Общий	21.56 0.33	80.3 2.4	44.23 0.59	38.58 0.345	8.43 0.23	26.00 0.49

* Над чертой — численность, колонии/л, под чертой — биомасса, г/м³.

** Над чертой — численность, тыс. экз./м³, под чертой — биомасса, г/м³.

Динамика численности Rotatoria зимой характеризуется одним наиболее высоким пиком, сроки которого не совпадают по годам. Ранние максимумы численности наблюдались в 1980 и 1982 гг., поздние — в 1979 и 1981 гг. Аналогично по годам распределялись максимальные величины численности жгутиконосца *Sphaeroeca volvox* (рис. 1). Это, видимо, связано со сходным отношением этих групп к основным лимитирующим факторам: развитию бактериопланктона, с одной стороны, и выеданию, воздействию хищников — с другой. Однако уровень развития сообщества коловраток, состоящего из нескольких видов, значительно более устойчив, чем простейших, представленных одним видом — *S. volvox*. Так, размах колебаний максимальной плотности жгутиконосцев по годам составляет 80—1000 колоний/л, тогда как сообщества коловраток всего 8—40 экз./л.

Зимнее сообщество Rotatoria включает 17 видов, 6—7 из которых обычно являются массовыми: *Synchaeta oblonga*, *Keratella quadrata*, *K. hiemalis*, *K. cochlearis macracantha*, *Polyarthra dolichoptera*, *Notholca squamula*, *Conochiloides natans*. Интенсивное размножение простейших обычно совпадает с высокой численностью некоторых мелких видов коловраток: *Synchaeta oblonga*, *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella hiemalis*, как это было в конце января—феврале 1980 г. Поздний максимум простейших (середина апреля 1979 г.) возник одновременно с повышением числен-

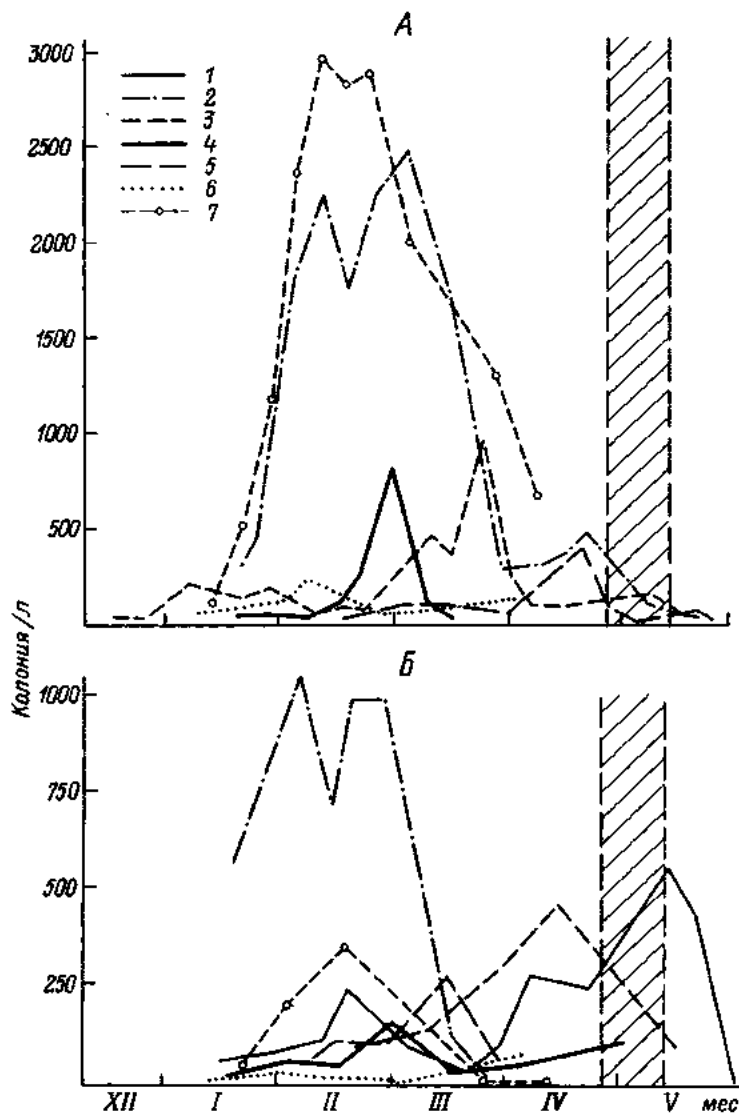


Рис. 1. Динамика численности *Sphaeroeca volvox* (колонии/л) и *Rotatoria* (тыс. экз./м³) в Рыбинском водохранилище.

А — *Sphaeroeca volvox*, Волжский плёс (ст. Коприно); Б — то же, Главный плёс (ст. Бор-Дорки); В — *Rotatoria*, Главный плёс (ст. Бор-Дорки). 1 — 1979 г.; 2 — 1980 г.; 3 — 1981 г.; 4 — 1982 г.; 5 — 1983 г.; 6 — 1984 г.; 7 — 1985 г. Затрихован период вскрытия водоема.

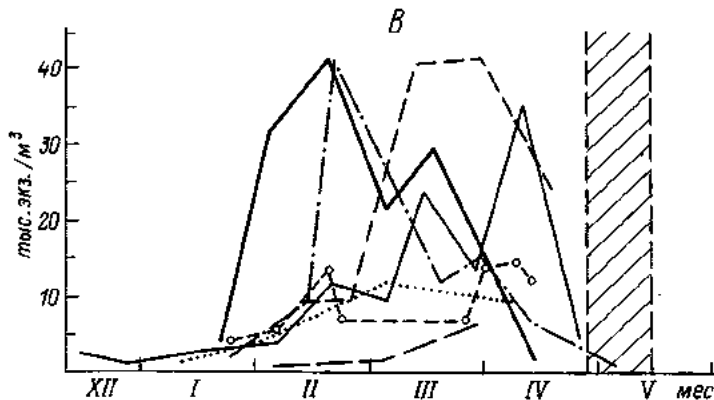


Рис. 1 (продолжение).

ности *K. hiemalis*, *K. cochlearis macracanta* и *Polyarthra dolichoptera* (рис. 2).

Сроки наибольшей численности крупного массового вида коловраток — *Conochiloides natans* — и перечисленных мелких форм обычно не совпадают. Для сезонной динамики *C. natans* характерны короткие периоды особенно интенсивного размножения (7–26 тыс. экз./м³), которые, как правило, происходят в конце подледного периода — с середины марта по апрель (1979, 1980, 1981 и 1985 гг.) (рис. 2). По-видимому, для *C. natans* необходимы иные условия питания: появление более крупных, чем бактерии, кормовых частиц (детрита, гетеротрофных водорослей). Накопление отмирающего фитопланктона и интенсивное размножение бактерий и водорослей происходят в металимнионе, где увеличена плотность воды и наблюдается резкое снижение содержания кислорода. Так, в марте 1979 г. массовое размножение *C. natans* происходило в слое термооксиклина на глубине 10–12 м, где располагались пики бактерий и гетеротрофных водорослей [4]. В марте 1985 г. скопления *C. natans* регистрировались на глубине 10 м, в слое термоклина и резкого снижения содержания кислорода, где количество взвешенного органического вещества было максимальным (рис. 3).

Массовое размножение именно гетеротрофных водорослей (золистых, криптонад, синезеленых) в металимнионе зимних водоемов отмечается многими авторами [2, 9, 10].

При сопоставлении особенностей сезонной динамики зимних ветвистоусых (*Daphnia cristata*, *D. longispina*, *Bosmina longirostris*) и *Conochiloides natans* было выявлено большое сходство в сроках возникновения максимумов их численности и в общем уровне развития. Наибольшей численности ветвистоусые и конохилоидес достигли в 1981 г., несколько меньше этих видов было в 1979, 1980 и 1985 гг.; в 1982 и 1983 гг. их количество было наименьшим. Пик численности *C. natans* обычен в конце подледного периода,

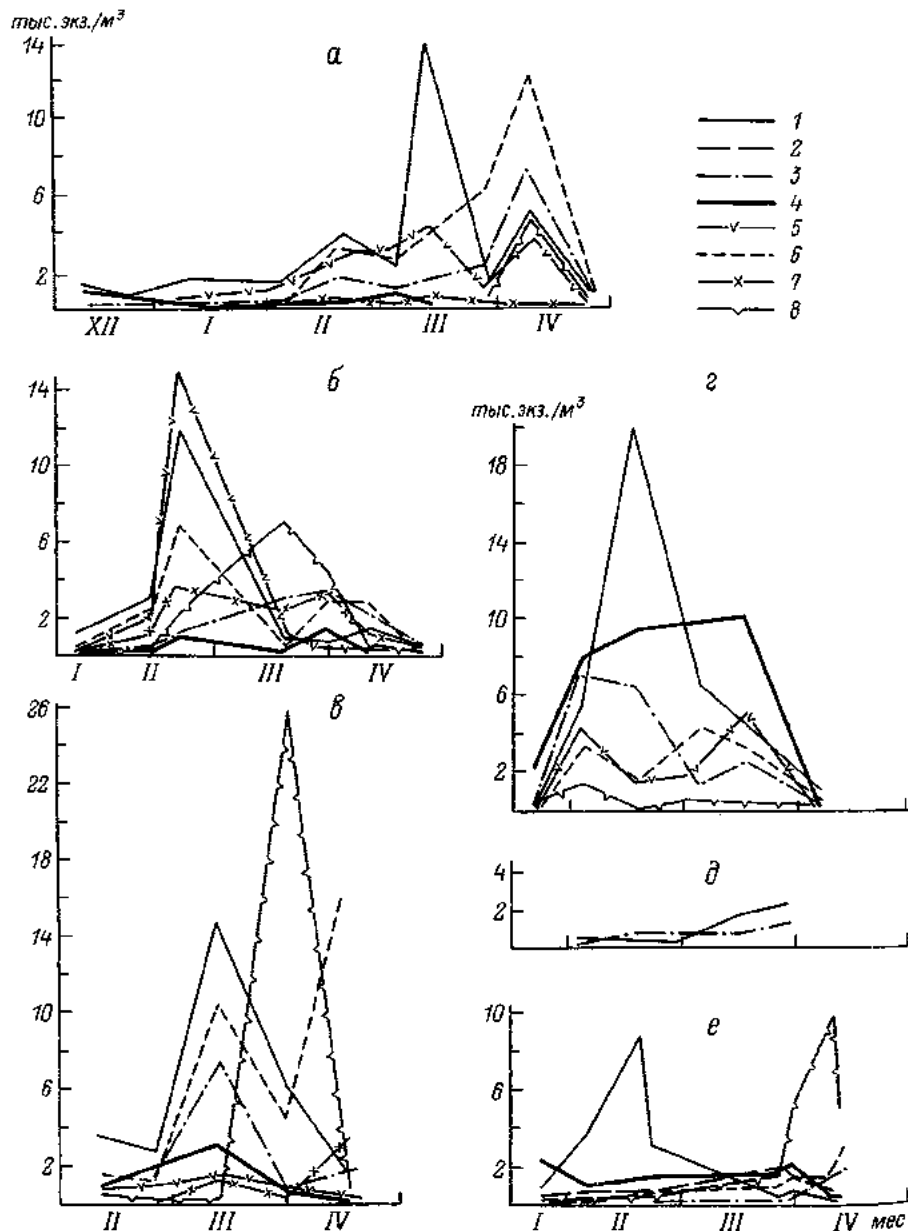


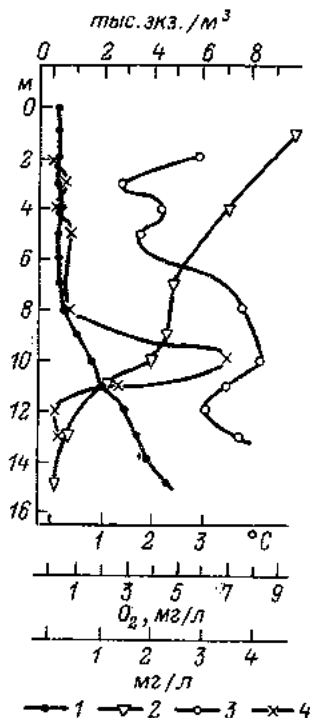
Рис. 2. Динамика численности отдельных видов коловраток в русле Мологи в Главном плесе.

a - 1979 r.; *b* - 1980 r.; *g* - 1981 r.; *z* - 1982 r.; *h* - 1983 r.; *e* - 1985 r. 1 - *Synchaeta oblonga*; 2 - *Keratella hiemalis*; 3 - *K. cocklebaris macracantha*; 4 - *K. quadrata*; 5 - *Polyarthra dolichoptera*; 6 - *Filinia maior*; *F. terminalis*; 7 - *Notholca squamula*; 8 - *Conochiloides natans*.

ветвистоусые иногда (1982 и 1980 гг.) образовывали более ранний максимум (рис. 4).

Таким образом, «мирная» часть зимнего зоопланктонного сообщества по особенностям сезонной динамики и численности может быть подразделена на 2 группы: первая — простейшие и мелкие коловратки родов *Synchaeta*, *Polyarthra* и *Keratella*, вторая — *Conochiloides natans* и ветвистоусые. Между собой эти группы разграничены по срокам массового развития. Так, пик численности простейших за период исследований перемещался от января до мая, аналогично перемещались сроки максимальной численности большинства мелких коловраток. Более стабилен в течение зимы период высокой численности видов рода *Conochiloides*, наблюдаю-

Рис. 3. Вертикальное распределение температуры (1), кислорода (2), взвешенного органического вещества (3) и *Conochiloides natans* (4) в русле Моголи в конце марта 1985 г.



щийся во второй половине подледного периода. Как правило, в это же время отмечается максимальная численность ветвистоусых.

Зимнее зоопланктонное сообщество так же, как и летнее, содержит все трофические звенья: тонких фильтраторов-потребителей, главным образом бактерий (колониальный жгутиконосец *Sphaerocysta volvox* и частично мелкие коловратки); потребителей преимущественно детрита и фитопланктона и в меньшей степени бактерий (*Conochiloides natans*, крупные *Synchaeta verrucosa*, *S. lakowitziana* и ветвистоусые); грубых фильтраторов (виды рода *Eudiaptomus*); хищников (*Cyclops kolensis* и виды рода *Asplanchna*). Последние потребляют главным образом представителей рода *Keratella*, но также *Filinia* и мелких особей *Conochiloides natans* [4].

Хищная часть сообщества — популяция *Cyclops kolensis* — представлена зимой копеподами IV стадии, пребывающими в состоянии подвижной диапаузы. Их интенсивное питание, рост и линька начинаются со второй половины марта. В период активизации копеподитов прослеживается их влияние на популяцию диаптомид: выедание копеподитов младших возрастных групп, а также воздействие на весь мирный зоопланктон, которое выражается в быстром снижении численности простейших, коловраток и молоди ветвистоусых в тех слоях, где доминируют циклопы [3, 4]. При высокой плотности (до 2 тыс. экз./л) циклопы оста-

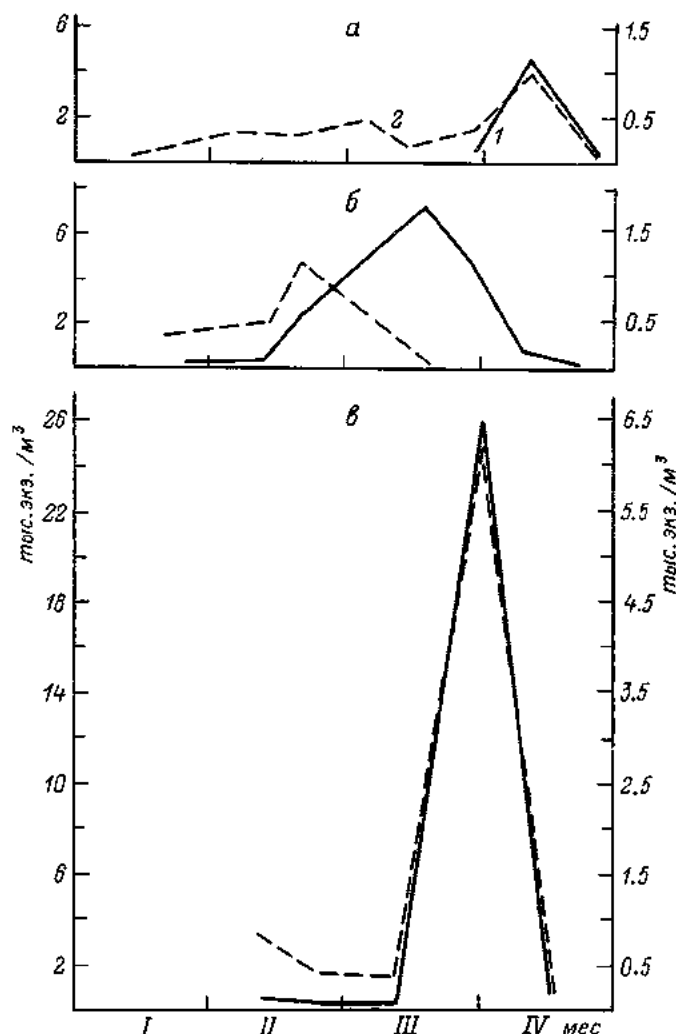


Рис. 4. Динамика численности *Conochiloides natans* (1) и Cladocera (2) в русле Молеги в Главном плёсе.

По оси ординат: слева — численность *Conochiloides natans*; справа — Cladocera. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

ются к концу ледостава в виде чистой культуры, в которой присутствуют лишь отдельные крупные особи *Daphnia longispina* (размером 1.5—2.2 мм) и взрослые особи *Eudiaptomus gracilis* (размером около 1.5—1.8 мм).

Воздействие циклопов, сосредоточенных в придонном слое, на мирную часть сообщества, особенно на простейших, а также распределение последних в толще воды в зависимости от массового

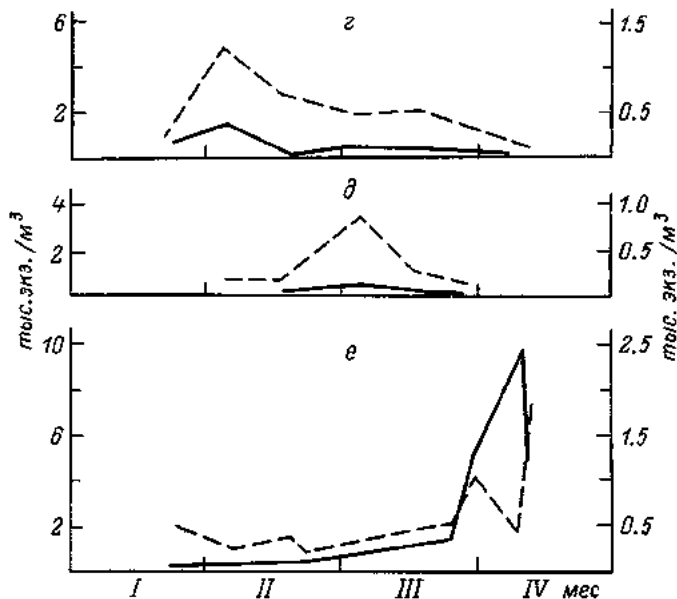


Рис. 4 (продолжение).

развития *Rotatoria* в том или ином слое прослежены в 1980—1983 гг. (рис. 5).

Зимой 1982 г. исследована динамика вертикального распределения отдельных видов в связи с изменением параметров среды и взаимодействием между трофическими группами и некоторыми видами (рис. 6). В узких слоях воды в течение зимы наблюдались короткие вспышки развития отдельных видов, возникновение которых связано с условиями питания — наличием бактерий и водорослей, с сезонными циклами, а также с пищевой конкуренцией и выеданием мирных форм хищными.

В начале зимы 1982 г. (рис. 6) *Synchaeta oblonga* образовала плотное скопление в поверхностном слое. Другие коловратки и простейшие располагались глубже, в слое 9 м. В начале марта, когда численность синхет в несколько раз снизилась, простейшие расселились более широко по вертикали. Отдельные виды и группы остались разобщенными по разным слоям: мирный зоопланктон — выше термоклина, хищный (циклопы) — вблизи дна. В середине марта в поверхностном слое (0—1 м) возросла численность другого вида коловраток, *Polyarthra dolichoptera*, а синхеты образовали максимум глубже, на горизонте 4 м. В первой декаде апреля, когда все виды коловраток исчезли из поверхностного слоя, здесь интенсивно стали размножаться простейшие. Но все эти «мирные» формы в минимуме остались в слоях, где концентрировались их потребители — циклопы. Активизация циклопов, которая начинается со второй половины марта, сразу отражается на общей числен-

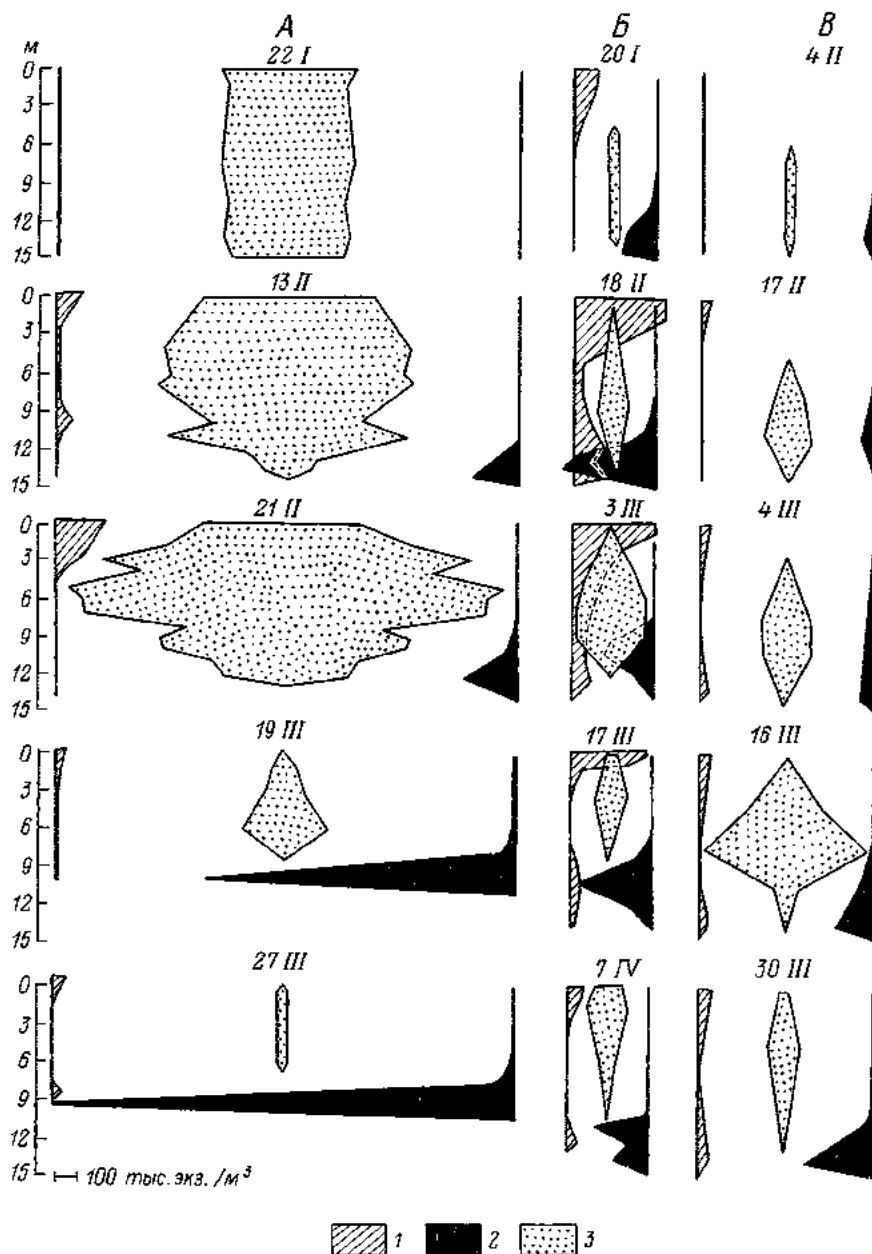


Рис. 5. Вертикальное распределение *Rotatoria*, *Cyclopoida* и *Sphaeroeca colvax* в русле Мологи.

A — 1980 г.; B — 1982 г.; B — 1983 г. 1 — колеснички; 2 — циклопоиды; 3 — простейшие.

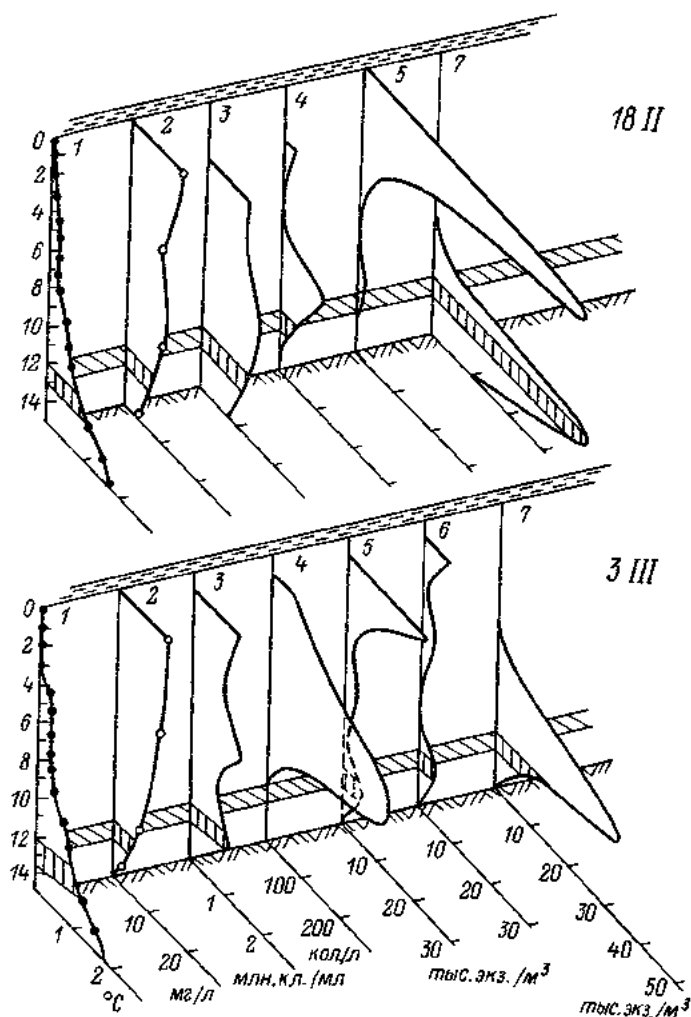


Рис. 6. Вертикальное распределение температуры (1), кислорода (2), бактерий (3), жгутиконосцев (4), синхет (5), олиартр (6) и циклопов (7) в русле Мологи зимой 1980 г.

По оси ординат — глубина, м.

ности их пищевых объектов [3]. В этот период количество коловраток резко снизилось во всей толще воды: численность колоний простейших в скоплениях циклопов, которое теперь подвинулось в средние слои, была минимальна (рис. 6).

За период исследований только в 1980 и 1985 гг. *Sphaeroeca colvax* исчезла из проб в течение зимы, в конце марта, в период активизации *Cyclops kolensis*. В отмеченные выше годы структура сообщества отличалась низкой численностью «мирных» форм (ко-

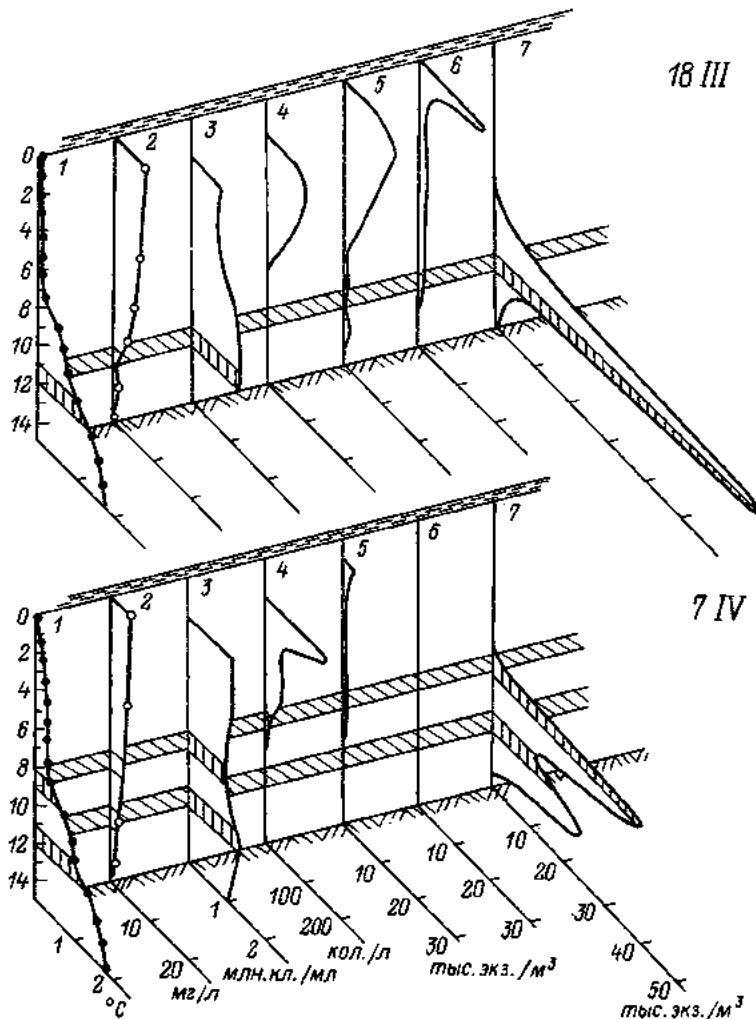


Рис. 6 (продолжение).

ловраток) по сравнению с хищниками (циклопами). Преобладание последних в сообществе вызвало быстрое и полное выедание ими колоний простейших (рис. 7). При относительно большей доле коловраток, ином количественном соотношении жертв и хищников и меньшем воздействии циклопов на жгутиконосцев последние сохраняются в биоценозе, продолжают размножаться, увеличивается их численность и после разрушения льда, как это наблюдалось в 1979, 1981 и 1982 гг. (рис. 1; табл. 2). Исчезновение простейших в марте связано именно с их выеданием, а не с окончанием жизненного цикла, как это имеет место для раннезимних видов коловраток [4].

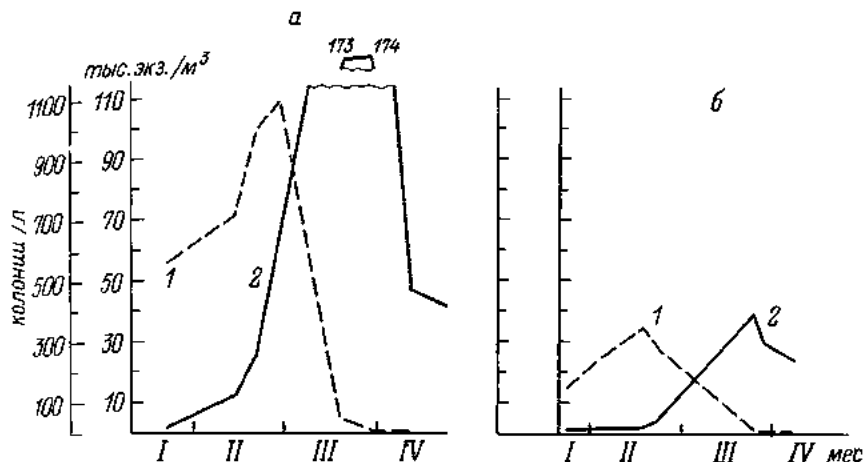


Рис. 7. Динамика численности *Sphaeroeca volvox* (1, колонии/л) и *Cyclops kolensis* (2, тыс. экз./м³) в русле Мологи.

а — 1980 г.; б — 1985 г.

Некоторая взаимосвязь между бактериями, простейшими и остальным зоопланктоном прослеживается при сравнении средних величин количественного развития этих групп в двух равных по глубине (16 м), но различающихся по основным параметрам среды участках: русло Мологи (ст. Бор-Дорки) в Главном плёсе и русло Волги (ст. Коприно) в Волжском плёсе [4, 5]. В русле Мологи благодаря отсутствию проточности регистрируется значительный зимний прогрев, средняя численность бактерий составляет более 1 млн кл./мл, постоянно существуют плотные скопления зоопланктона. В русле Волги вследствие почти речных скоростей течения температура воды (от поверхности до дна) близка к 0 °С, количество бактерий обычно ниже 1 млн кл./мл, зоопланктон практически отсутствует (табл. 3). Однако численность *Sphaeroeca volvox* на ст. Коприно, как правило, значительно выше, чем на ст. Бор-Дорки, что доказывается результатами многолетних наблюдений за зимней динамикой этого вида (рис. 1, А, Б) и различием средних величин, полученных нами в 1982 г. (табл. 3). Несмотря на более благоприятные условия развития всего зоопланктона, на ст. Бор-Дорки численность *Sphaeroeca volvox* ниже, чем на ст. Коприно, вследствие пищевой конкуренции со стороны фильтраторов, а также прямого потребления колоний жгутиконосцев ракообразными.

Таким образом, термический и газовый режимы Рыбинского водохранилища, определяющие уровень развития планктона, зависят от сроков замерзания водоема и продолжительности периода ледообразования.

Интенсивность развития зоопланктона, включая массовых простейших (жгутиконосцев), определяется величиной зимнего прог-

Таблица 3

Динамика численности бактерий (млн кл./мл), простейших (колонии/л) и зоопланктона (тыс. экз./м³) зимой 1982 г.

Группа	Январь	Февраль	Март	Средне- зимняя величина
Ст. Б о р-Д о р к и				
Бактерии	0.95	1.13	1.08	1.05
Простейшие	10	50	100	50
Коловратки	3.8	37.3	25	22
Ракообразные	10.5	34	13.8	19.4
Ст. К о п р и н о				
Бактерии	0.98	0.58	0.64	0.7
Простейшие	20	90	300	140
Коловратки	0.01	0.03	0.08	0.04
Ракообразные	—	—	0.02	0.02

Примечание. Среднезимняя температура толщи воды на ст. Бор-Дорки и Коприно соответственно 0.58 и 0 °С; максимальная придонная температура на этих же станциях 1.9 и 0.25 соответственно.

рева, сроками образования придонной оксифильной зоны, активностью микрофлоры.

Многолетнее изучение динамики численности мелких коловраток (синхет, керателл, полиартр) и массовых простейших (*S. volvox*) показало значительное сходство как в общем уровне развития, так и в сроках возникновения максимумов. Вертикальное распределение этих видов характеризуется тонкой слоистостью и взаимным исключением на отдельных горизонтах, что, видимо, связано с конкуренцией за пищу.

Образование пиков численности ветвистоусых (дафний, босмин) и *Conochiloides natans* происходит одновременно в конце ледоставного периода. Эти виды развиваются только в металимнионе, где наблюдается максимум взвешенного органического вещества, в том числе водорослей, способных к гетеротрофному росту.

В придонных горизонтах, занятых копеподами *Cyclops kolen-sis*, «мирных» зоопланктов мало. С конца марта, когда начинается активный рост циклопов, численность «мирных» форм резко снижается; в некоторые годы наблюдается полное их исчезновение.

Динамика численности *Sphaeroeca volvox* на различных участках Рыбинского водохранилища определяется количеством зоопланктона — пищевого конкурента простейших и их потребителя.

Литература

1. Жгарев Н. А. Планктонные колониальные Ctenophagellida Рыбинского водохранилища // Современные проблемы протозоологии. Вильнюс, 1982.
2. Лаврентьева Г. М. Особенности развития зимнего фитопланктона в малых озерах Северо-Запада // Гидробиологическая характеристика различных рыбохозяйственных водоемов европейской части РСФСР. Л., 1981.

3. Ривьер И. К. Структура популяции *Cyclops kolensis* Lillieberg и влияние на нее некоторых абиотических факторов в природе и эксперименте // Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980.
4. Ривьер И. К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986.
5. Ривьер И. К., Жгарец Н. А. Экология зимних зоопланктонных сообществ водоемов Верхней Волги // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985.
6. Романенко В. И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище // Продукцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1966.
7. Саратов А. И. Газохроматический метод определения интенсивности микробиологического окисления метана в водоемах // Микробиология. 1979. Т. 48, вып. 1.
8. Сорокин Ю. И. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водоемах: I. Подледный хемосинтез в водной толще Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1957. Т. 26(6).
9. Терешенкова Т. В. Вертикальное распределение фитопланктона в подледный период в малых озерах Ленинградской области // Изв. ГОСНИОРХ. Л., 1978. Т. 132.
10. Трифонова И. С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979.
11. Фомичев И. Ф., Литвинов А. С. О внутреннем водообмене в Рыбинском водохранилище // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.

СТРОЕНИЕ ГНАТЕМЫ И ПИТАНИЕ ВОДЯНОГО КЛЕЩА *PIONA LONGIPALPIS* KRENDOWSKY, 1878 (ACARIFORMES)

Первое описание скелета и мускулатуры гнатемы некоторых взрослых водяных клещей на примере *Piona coccinea* Koch, 1986 сделано А. И. Кронебергом [2]. Современный детальный анализ структуры и функций ротовых аппаратов гидракарин содержат работы Митчела [10, 11] и П. В. Тузовского [5]. Морфология гнатемы личинок водяных клещей, и в их числе рода *Piona*, с использованием светового микроскопа изучена Б. А. Вайнштейном [1]. Сведения о питании отдельных видов рода *Piona* приводятся в работах Ушида [13], Бетгера [6, 7], Патерсона [12], Дэвидса с соавторами [8].

Задача данной работы — детальное изучение строения гнатемы пioniid методами световой и сканирующей микроскопии на примере *P. longipalpis*, а также исследование питания этих клещей в лабораторных условиях.

Основные данные по строению ротового аппарата были получены при изучении просветленных в молочной кислоте препаратов, отмытых жавелевой водой, и фотографий элементов гнатемы, сделанных на сканирующем микроскопе YSM-25S. Исследовано около 150 экз. клещей.

Гнатема *P. longipalpis* колюще-сосущего типа расположена вентрально под передним краем туловища (рис. 1; 2, а—г; 4, а). Ее апикальная часть, заканчивающаяся гипостомальным диском (рис. 1; 3, В; 4, в, г), редуцированным до гипостомального воротничка (рис. 4, в, г), обращена книзу вперед под небольшим углом. Основание гнатемы имеет сложное строение, типичное для Acariformes [3, 5]. На вентральной стороне капсулы гнатемы проходит шов, обращенный в виде гребневидной складки внутрь капсулы (рис. 1; 3, А). Спереди от мест прикрепления пальцев верхняя стенка гнатемы, глубоко прогибаясь, формирует дорсально незамкнутый гипостомальный желоб, в котором помещаются двучлениковые несросшиеся хелицеры (рис. 1; 3, А, В). Участок гипостома, функционально являющийся стенками и дном желоба, окружающего хелицеры, утончается в сравнении с другими участками капсулы до состояния пленки. Вентральная поверхность хелицер

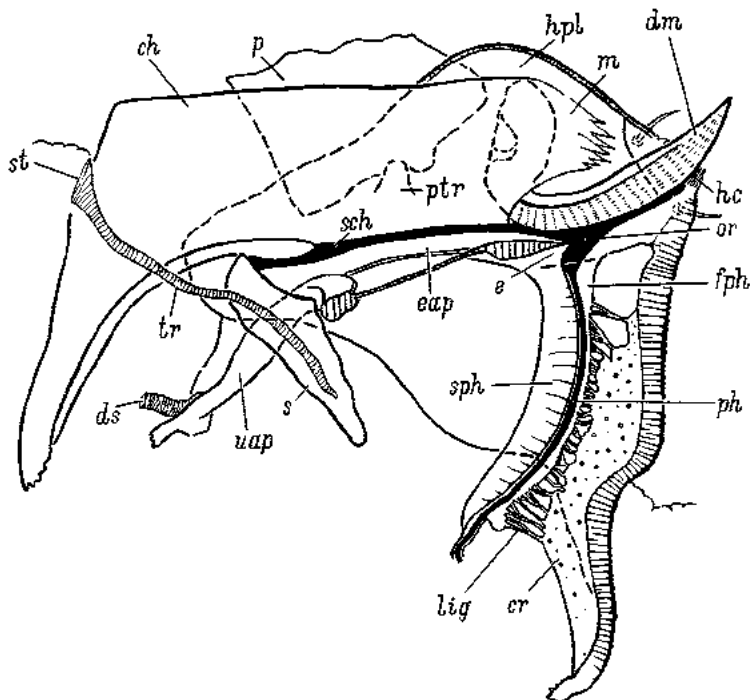


Рис. 1. *Piona longipalpis*, ротовые органы, вид изнутри.

hc — гипостомальный диск; hpl — гипостомальная складка; ch — хелицеры; dm — подвижный палец; m — мембранозный придаток; p — палец; ptr — мышелок трохантера; st — стигмы; tr — трахеи; sch — субхелицеральное пространство; or — ротовая полость; e — эпистом; ph — слотка; sph — подглоточный склерит; fph — надглоточный склерит; lig — связка, соединяющая дно глотки с вентральной складкой; cr — вентральная складка; s — сигмовидный склерит; eap — эпистомальная аподема; uap — U-образная базальная аподема; ds — проток оральной железы.

совместно с дном и стенками желоба ограничивает субхелицеральное пространство (рис. 1; 3, B). Изнутри вдоль желоба проходят эпистомальные аподемы, берущие начало от базально-латеральных выростов капсулы и срастающиеся на конце гипостома под гипостомальным диском (рис. 1; 3, A, B; 5, e). Субхелицеральное пространство и гипостомальный желоб ограничиваются U-образной аподемой, расположенной между базально-латеральными выростами капсулы (рис. 1; 3, A). Хелицеры снабжены ножевидными подвижными пальцами — хелами (рис. 1; 3, B; 4, a—e, d, e), неподвижные пальцы модифицированы в перистые мембранозные придатки (рис. 1). Серповидно изогнутые в дорсальном направлении хелы латерально несут ряд зубцов, внутренняя поверхность хел выстлана рядами бахромок (рис. 4, b, d, e; 5, a, b). Внутренняя и внешняя поверхности хел соединены вентрально, образуя по всей длине пальцев дорсально незамкнутые желобки (рис. 5, a, g). В базальных члениках хелицер находятся мышцы (рис. 6):



Рис. 2. Общий вид *Piona longipalpis* с вентральной стороны и детали строения гнатеи.

a — вентральная сторона самца ($\times 45$); *b* — вентральная сторона самки ($\times 45$); *в* — гнатеа, вентральная сторона ($\times 100$); *г* — гнатеа, вид сбоку ($\times 100$).



Рис. 2 (продолжение).

подниматель и опускающий хел. Выдвигание хелицер вперед обеспечивается довольно сложной, как показал Митчел [9, 10], работой хелицерного комплекса. Мышцы-протракторы хелицер прикрепляются к выемке их базальных члеников и к задней поверхности сигмоидных склеритов (рис. 1; 3, А, Б; 6), верхним концом при-
мыкающих к внутренним краям выемок хелицер. Медиальными

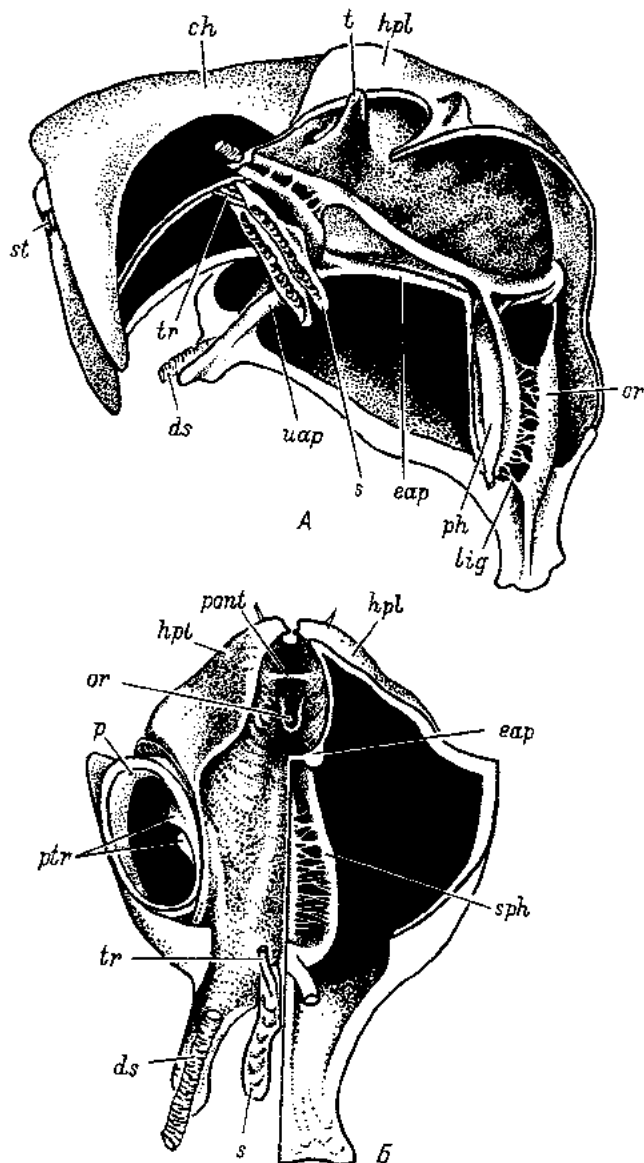


Рис. 3. Схемы строения склеритов элементов гнаты *Piona longipalpis*.

А — вид с базальной стороны; Б — то же с дорсальной стороны (справа часть гипостомальной складки и пальца удалены); В — то же (одна из хелицер удалена). *pont* — перемычка; *t* — склеритный бугорок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

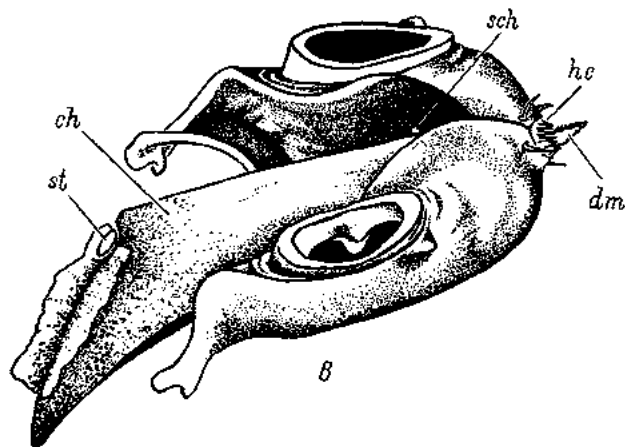


Рис. 3 (продолжение).

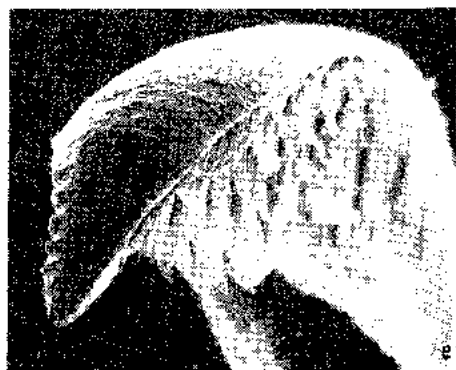
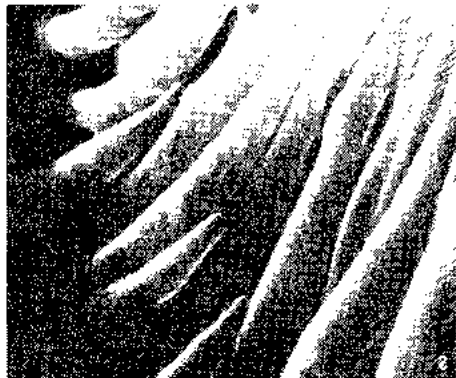
выступами сигмоидные склериты сочленены с центральным участком U-образной аподемы (рис. 3, А). Вращаясь вокруг сочленения, сигмоиды способствуют выдвижению хелицер вперед. Мышцы-ретракторы одним концом прикреплены к внутреннему краю базальной выемки хелицер, другим — дорсально к покрову тела клеща.

Трахеи, открывающиеся стигмами дорсально между базальными члениками хелицер, проходят между хелицерами до верхних концов сигмоидов, затем направляются вдоль тел сигмоидных склеритов, срастаясь с ними, и слепо заканчиваются полостями внутри сигмоидов (рис. 1; 3).

Ротовая воронка открывается на конце гипостома и ведет в предротовое пространство, ограниченное сверху стенками хелицер, а с боков и снизу — вогнутой поверхностью гипостома. Между ротовой воронкой и собственно ротовым отверстием имеется поперечная перемычка (рис. 3, Б; 5, в, д). Она, по-видимому, играет роль ограничителя, препятствующего во время сосания прилеганию хелицер ко дну предротового пространства. Ротовое отверстие (рис. 1; 3, Б; 5, д), над которым выступает эпистом (рис. 1), ведет в широкую корытообразную глотку (рис. 1; 3, А), сформированную 2 склеритами. Надглоточный склерит (рис. 1) лигаментом крепится к вентральной складке гнатемы (рис. 1; 3, А; 5, в). Подглоточный склерит снабжен 2 рядами связок, соединяющих дорсально-латеральные края глотки с ее вогнутым дном (рис. 3, Б; 5, е).

Мышцы-расширители глотки (рис. 6) начинаются на ее дорсальной стороне и прикрепляются к базально-латеральным выростам капсулы гнатемы. Латерально гнатема несет пятичлениковые пальцы, лапки которых вооружены 4 шипами (рис. 7, г, д).

Движение пальцев в целом осуществляется мышцами: элеватором (рис. 8) и депрессором. Мышцы прикреплены к основанию первого членика пальцев; подниматель соединен с вентральным выступом



основания капсулы, заглубленным в тело клеща; депрессоры фиксируются на вентрально-латеральных краях капсулы. На внутренних стенках гипостомальных складок (рис. 1; 3, А, Б) имеются склеритные бугорки (рис. 3, А), которые, сочленяясь с бугорками первых члеников пальп, образуют претрохантеральные мышелки (рис. 1; 3, Б).

Нимфы и имаго *P. longipalpis* — активные хищники. Жертвами пионид являются главным образом ракообразные — ветвистоусые и веслоногие, описаны случаи питания пионид личинками хирономид и поденок [6, 8, 12, 13].

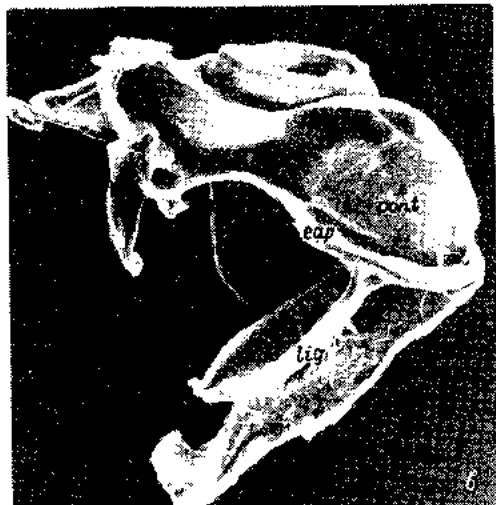
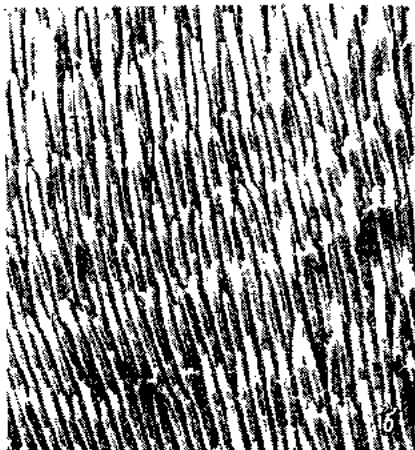
Действия, относящиеся к пищевому поведению *P. longipalpis*, изучали в лабораторных условиях в сентябре—октябре 1986 г. Наблюдения вели под бинокляр, помещая клещей в небольшие стеклянные чашки (диаметр 4 см, высота 2 см). Размеры клещей (самцов и самок) варьировали от 2 до 2.8 мм. Питание наблюдали у 80 клещей (50 самцов и 30 самок), предварительно выдерживая их по 3 сут без пищи.

Во время перемещения в толще воды или на поверхности субстрата клещи ощупывают все попадающиеся объекты: сброшенные экзuvии личинок насекомых, комочки детрита, трупы ракообразных, раковины небольших моллюсков; они чутко реагируют на механические колебания воды, вызванные проплывающими мимо животными, устремляясь за ними в погоню. Подобное поведение типично для многих гидракарин [7]. Кроме того, некоторые авторы [8] полагают, что ориентироваться в выборе пищи пионидам помогают находящиеся в воде «продукты движущейся жертвы».

Неживые объекты после обследования клещи отбрасывают. Попытки атаковать циклопов не всегда достигали цели — копейцы легко уходили от пионид. Нападения на дафний кончались захватом жертвы, если размеры дафнии были меньше или немногим крупнее клеща. При соприкосновении с добычей *P. longipalpis* сразу охватывает ее пальпами и всеми плавательными ножками, ланки которых вооружены коготками, и пытается пронзить покров жертвы хелами (рис. 9, а). Позиция захвата жертвы при помощи ног IV пары и удерживания ее за край панциря пальпами для *P. conglobata* описана Дэвидсом с соавторами [8]. Если жертве удавалось освободиться, атака повторялась снова. Максимальное число атак на одну жертву, по нашим наблюдениям, равнялось 4 и занимало 5 мин (размер клеща 2.8 мм, дафнии — 3 мм). Атаки на жертву, значительно превышающую размеры клеща, как правило, не повторялись, или не предпринимались вовсе. Время захвата и удерживания жертвы всеми конечностями варьировало

Рис. 4. Строение гипостомального диска и хелицер.

а — вид гнатымы сбоку с выдвинутыми хелами ($\times 70$); б — выдвинутые хелы ($\times 200$); в — гипостомальный воротничок, окружающий апикальный конец хелы ($\times 2000$); г — элементы строения гипостомального воротничка ($\times 10\,000$); д — внутренняя сторона хелы ($\times 200$); е — апикальный конец хелы ($\times 2000$).



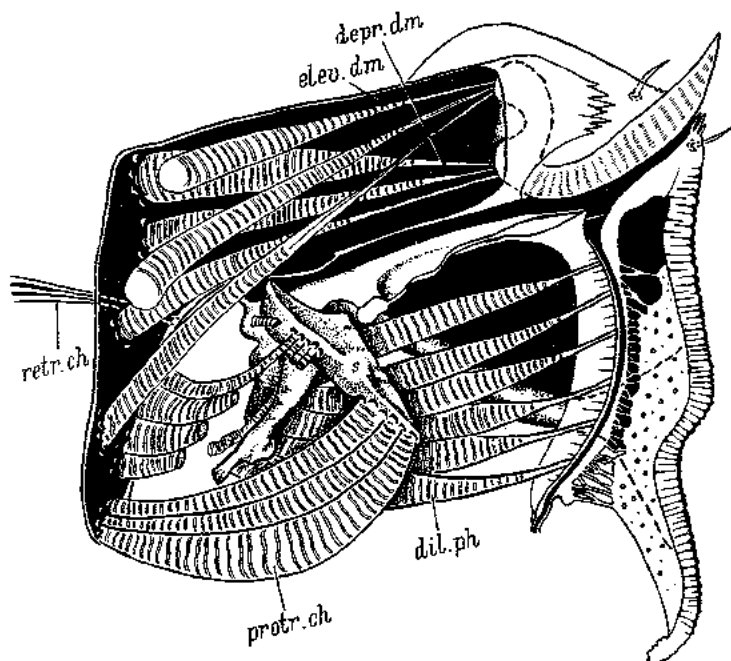


Рис. 6. Схема расположения мускулатуры хелицер и глотки *Piona longipalpis*.

elev. dm — подниматель подвижного пальца; *depr. dm* — опускатель подвижного пальца; *protr. ch* — мускулы, выдвигающие хелицеру; *retr. ch* — мускул, втягивающий хелицеру; *dil. ph* — мускулы-расширители глотки.

от 3 до 20 с. Затем клещ, проколов хелами покров дафнии, придерживал ее за край панциря или только пальцами, или пальцами и плавательными ножками I, II и III пар (рис. 9, з). Прокалывание хелами покрова не приводит к мгновенной смерти жертвы. Вероятно, в тело жертвы вводится парализующий секрет. Такое мнение высказывалось в литературе неоднократно [4, 7]. После прокалывания добычи клещ или пассивно опускается на субстрат, или ищет удобное для питания место: это может быть дно сосуда, его стенки, растительность. Нам довелось наблюдать питающегося самца пиониды, висящего на поверхностной пленке воды дорсальной стороной вниз. Удерживаться в таком положении клещу позволяют коротки на лапках плавательных ножек (рис. 7, а—в).

Рис. 5. Детали строения хел и гнафемы.

а — базальный участок хелы (×1500); б — бахрома на медиальном участке внутренней поверхности хелы (×7000); в — продольный разрез капитулума (×200); г — желобки между височными и внутренними поверхностями хелы (×3000); д — мостик между вторичным и ротовым отверстиями (×450); е — глотка с 2 рядами глоточных связок (×450).
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3.

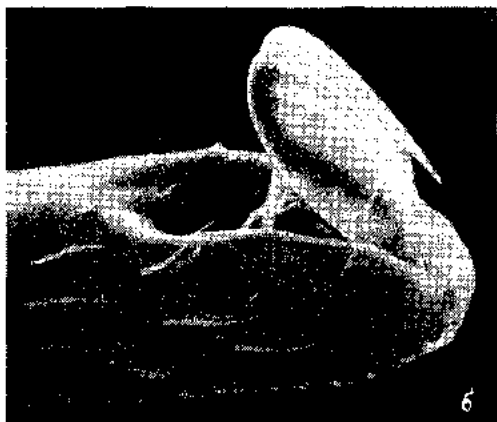




Рис. 7. Строение коготков на лапках плавательных ног I и II пар и вооружение лапки пальпы *Piona longipalpis*.

a — лапка ноги I пары (коготки почти убраны в ложе) ($\times 450$); б — лапка ноги I пары (коготки приподняты) ($\times 450$); в — лапка ноги II пары (коготки убраны в ложе) ($\times 700$); г — вооружение лапки пальпы (вид снизу) ($\times 1500$); д — то же (вид сбоку) ($\times 2000$).

После захвата добычи пищевое поведение клеща состоит из следующих элементов пищевого поведения и действий, связанных с питанием по времени: 1 — поиск места питания, 2 — высасывание жертвы, 3 — перемена места питания, 4 — чистка брюшка и ножек, 5 — попытка атаковать новую жертву, не выпуская из пальп имеющуюся, 6 — дефекация, 7 — переориентация жертвы относительно стилетов, 8 — состояние расслабленного покоя с убранными хелами. Продолжительность и набор действий в каждом отдельном случае различны. Время непосредственного контакта хищника и жертвы варьировало в наших опытах от 12 до 97 мин.

Поза клеща при питании часто зависит от размеров жертвы: при размерах дафнии меньших, чем размеры клеща, добыча располагается между вентральной стороной тела пхиониды и субстра-

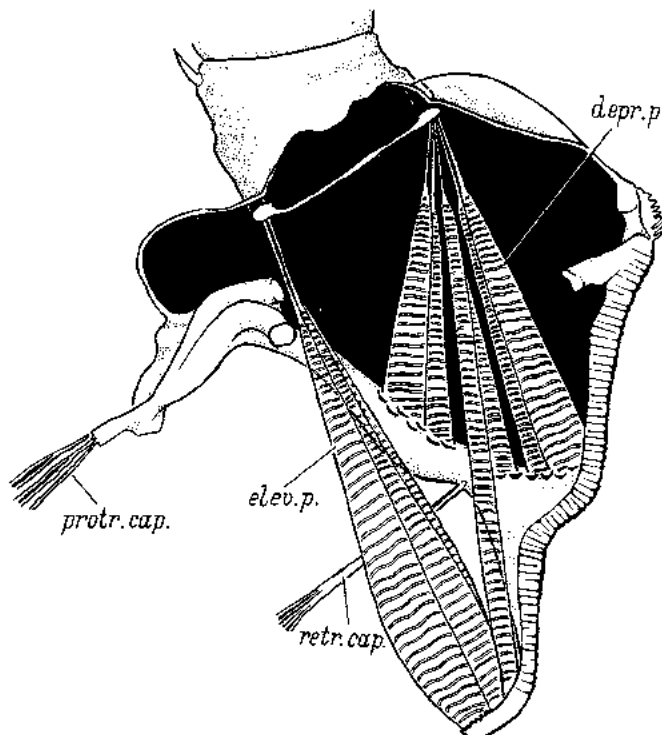


Рис. 8. Схема расположения мускулатуры пальп и капитулюма *Piona longipalpis*.

elev. p. — мускулы-элеваторы пальпы; *depr. p.* — мускулы-депрессоры пальпы; *retr. cap.* — мускул, втягивающий капитулюм; *protr. cap.* — мускул, вытягивающий капитулюм.

том и фиксируется пальпами, плавательные ножки могут или придерживать жертву или свободно располагаться на субстрате (рис. 9, б). Если дафния достаточно крупная, клещ высасывает ее, лежа на спине или на боку, при этом плавательные ножки обычно участвуют в удержании жертвы, помогая пальпам (рис. 9, в). В начале питания пиониды очень чутки к внешним раздражениям: при мельчайшем прикосновении или перемещении воды они ищут новое место, перебегая по субстрату или поднимаясь в толщу воды. Во время питания клеща видна работа хел, которые хорошо различимы через прозрачный покров дафний. Хелы могут быть либо сомкнуты и неподвижны, либо они совершают быстрые движения относительно друг друга. При этом удается заметить ток жидкости, направленный из тела жертвы к подвижным пальцам хелицер. К концу питания клещ заметно увеличивается в размерах. В некоторых случаях, закончив питание, клещи лежат, удерживая высосанную дафнию только пальпами, их плавательные ножки свободно повисают в толще воды, хелы втянуты. В таком состоянии клещи не реагируют на раздражения, их можно осторожно переворачивать препаровальной иглой. Однако в большинстве случаев питание

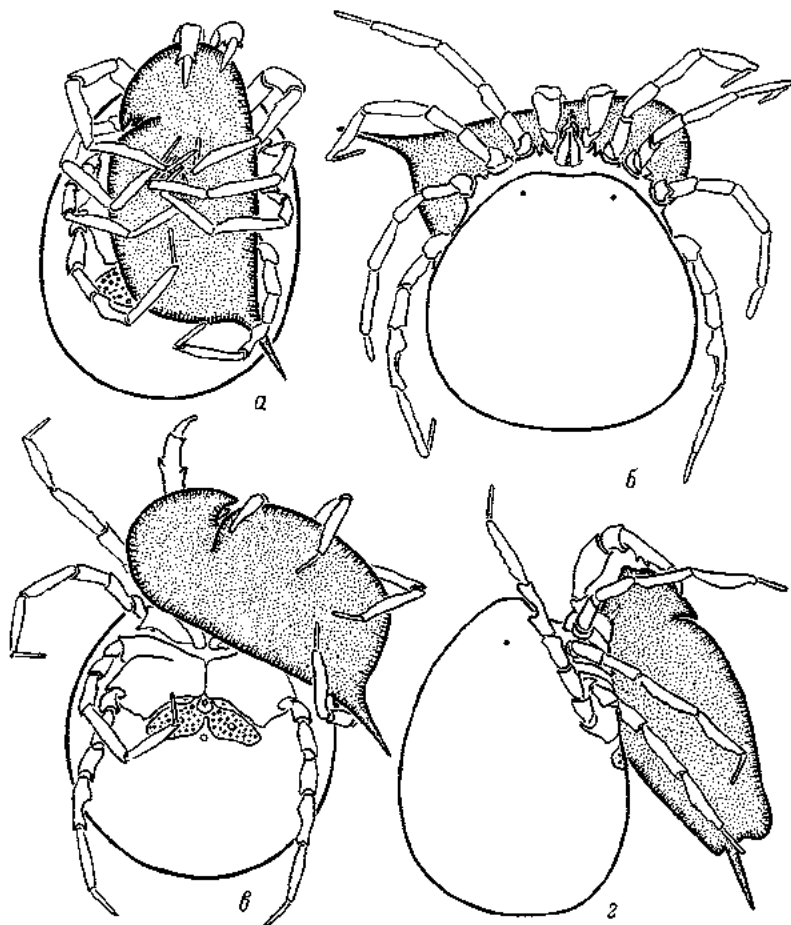


Рис. 9. Схемы поз *Piona longipalpis* при питании.

а — захват жертвы клещем; б — удерживание жертвы пальцами во время сосания; в — удерживание жертвы пальцами и несколькими плавательными ножками; г — удерживание жертвы пальцами во время плавания.

заканчивалось разжатием пальц и освобождением высосанной добычи. Иногда клещ возвращался к брошенной жертве, но после обследования ее пальцами оставлял.

Во время питания клещи вращают жертву ножками и наносят новые проколы, так что к концу питания покров жертвы бывает поврежден в нескольких местах. В отдельных случаях хелы вводятся в тело дафнии между створками панциря.

Высасывание добычи может быть прервано чисткой. Не выпуская жертву из пальц, клещ чистит брюшко или всеми конечностями, или 1, 2, 3 парами ножек. Чистка спинки обычно произво-

дится конечностями IV пары. Сами конечности очищаются трением друг о друга. Чистка занимает 30—40 с.

В состоянии насыщения разные особи клещей ведут себя по-разному. Наблюдения над напитавшимися клещами велись в течение часа после питания. Было использовано 16 экз. пнионид. Мы выделили три варианта поведения: 1 — клещи находятся в состоянии покоя, не реагируя на проплывающих дафний (3 особи), 2 — клещи атакуют дафний, захватывают их и тут же выпускают, не повредив покров, живыми (10 особей), 3 — клещи атакуют дафний, захватывают, прокалывают их, а затем, не начав высасывать, оставляют (3 особи). Из 16 подопытных клещей второй вариант поведения наблюдался у подавляющего большинства. Заметных отклонений в элементах поведения самцов и самок выявлено не было.

Литература

1. Вайнштейн Б. А. Определитель личинок водяных клещей. Л., 1980.
2. Кронеберг А. И. О строении *Eylais extendens* (O. F. Müller) с замечками о некоторых родственных формах // Изв. Импер. общ-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. М., 1878. Т. 29, вып. 2.
3. Ланге А. Б. Строение ротовых органов и система клещеобразных Chelicerata // Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. М., 1962.
4. Соколов И. И. Hydracarina — водяные клещи (ч. I: Hydrachnellae) // Фауна СССР. Паукообразные. М.; Л., 1940. Т. 5, вып. 2.
5. Тузовский Н. В. Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М., 1987.
6. Böttger K. Zur Biologie und Entomologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus* (Megaluracarus) *globator* (Müll.) 1776, *Piona nodata* (Müll.), 1776 und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon), 1899 (Hydrachnellae, Acari) // Zool. Jahrb. Syst. 1962. Bd 89.
7. Böttger K. Die Ernährungsweise der Wassermilbe *Limnochares aquatica* (L.) (Hydrachnellae, Acari) // Zool. Anz. 1969. Bd 33.
8. Davids C., Heijnis C. F., Weekenstrop I. E. Habitat, differentiation and feeding strategies in water mites in lake Maarsseveen // Hydrobiol. Bull. 1981. Vol. 15, N 1—2.
9. Mitchell R. The Musculature of a Trombiculid Mite, *Blankaartia acuscutellaris* (Walch) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1962. Vol. 55, N 1.
10. Mitchell R. The Structure and Evolution of Water Mite Mouthparts // J. Morphol. 1962. Vol. 110, N 1.
11. Mitchell R. The tracheae of Water mites // J. Morphol. 1972. Vol. 136, N 3.
12. Paterson C. G. Water Mites (Hydracarina) as Predators of chironomid larvae (Insecta: Diptera) // Canad. J. Zool. 1970. Vol. 48.
13. Uchida Tokru. Some Ecological Observation on Water Mites // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI. 1932. Vol. 1, N 4.

НОВЫЙ ВИД ОПТОКЛАДИИ РОДА *CRICOTOPUS* V. D. WULP
И МЕТАМОРФОЗ *ACRICOTOPUS LONGIPALPUS* REISS
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ИЗ РАЙОНА ПАМИРА

Материал собран в июле—августе 1979 г. на озерах Яшилькуль, Булункуль и близ оз. Сасыккуль, расположенных между Северо-Аличурским и Южно-Аличурским хребтами Восточного Памира на высоте 3734—3800 м над уровнем моря (Таджикская ССР, Горно-Бадахшанская автономная область).

При описании видов использована терминология по Хирвеноя [7] и Сэтеру [12].

Cricotopus shilovae Zelentsov sp. n. (рис. 1—3).

В прибрежной зоне оз. Яшилькуль собраны 13 личинок IV возраста и 1 куколка (♂), там же пойманы 18 ♂♂ и 3 ♀♀. В индивидуальном садке личинка IV возраста воспитана до куколки (♀). Исползован материал по личинкам М. В. Павловой, собранный на оз. Сонг-Кёль (Киргизская ССР).

Г о л о т и п (препарат ♂, 27.07.1979 г., оз. Яшилькуль, Восточный Памир, Горно-Бадахшанская автономная обл.) хранится в Институте биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР, Борок, Ярославская обл., паратипы там же.

Вид назван в честь известного энтомолога и систематика хиромид А. И. Шиловой.

С а м е ц (рис. 1, *A, B—E, 3—Д*). Черно-коричневый или черный. Длина тела 4.5—5.5 мм, крыла — 2.6—3.2 мм.

Голова. Глаза опушенные. Антенны (*AR*) равны 2.3—2.5. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 91 (90—108), 164 (132—186), 158 (132—180), 190 (168—210). Отношение длины максиллярного щупика к ширине головы (*PL/HW*) — 0.95—1.0. Число щетинок: на клипеусе (*Cl*) — 4—8; внутренних вертикальных (*IV*) — 3—7; наружных вертикальных (*OV*) — 3—7; посторбитальных (*PO*) — 2—3.

Грудь. Число щетинок: антеропренотальных (*Aps*) — 6—11; акростихальных (*Ac*) — 10—17; дорсоцентральных (*Dc*) — 16—28, расположены в 1—2 ряда и направлены от переднего и заднего краев к середине среднеспинки, преалярных (*Pa*) — 0; на щитке (*Set*) — 12—18, расположены в 1 ряд или редко в 2.

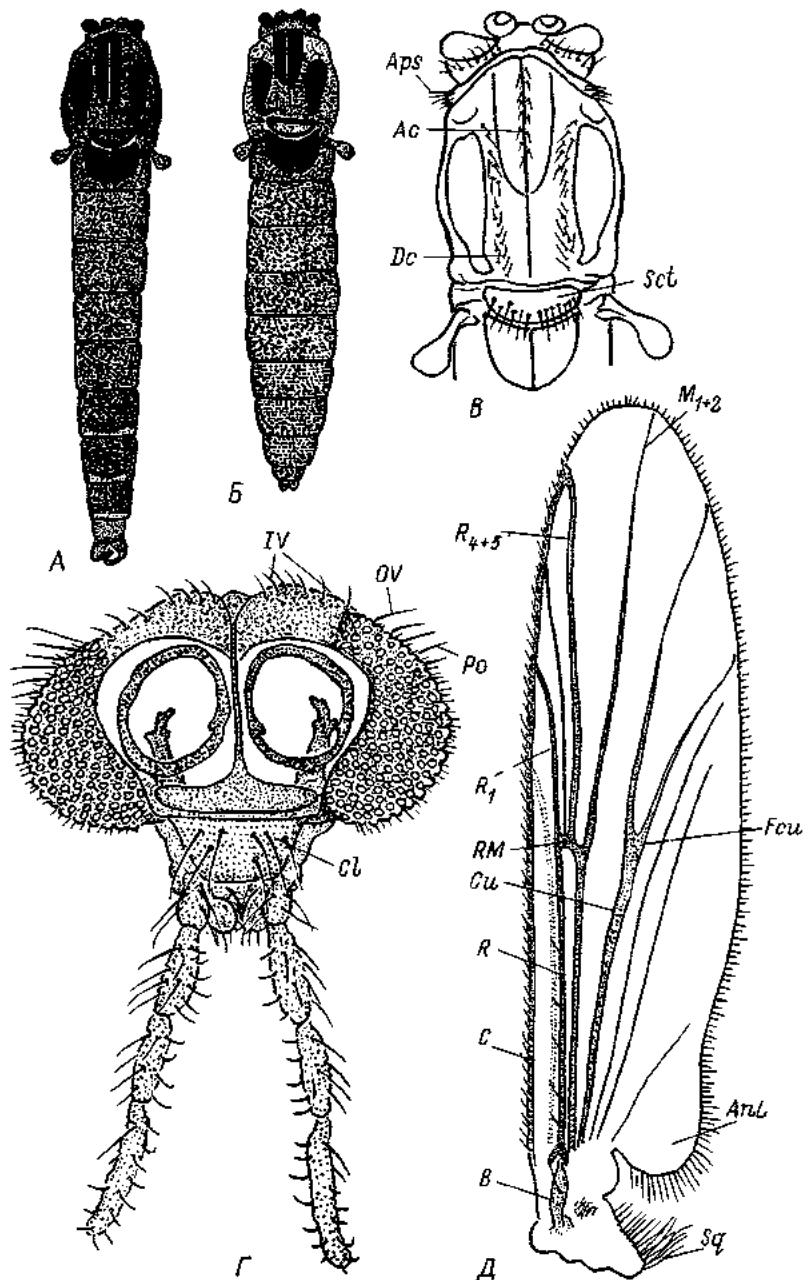


Рис. 1. Детали строения самца (А, В—Е, З—Л) и самки (Б, Ж, М, Н) *Cricolopus shilovae* sp. n.

А, Б — общий вид самца и самки сверху; В — голова и грудь самца сверху; Г — голова сверху; Д — крыло (общий вид); Е, Ж — I и IV тергиты самца и самки; З — вид спереди (t_1), средней (t_2) и задней (t_3) голеней ног; И — гениталии (общий вид); К — гопококсит с внутренним придатком и аподемы гениталий; Л — гоностиль сверху; М — конец брюшка самки снизу; Н — антенна самки. Остальные обозначения в тексте.

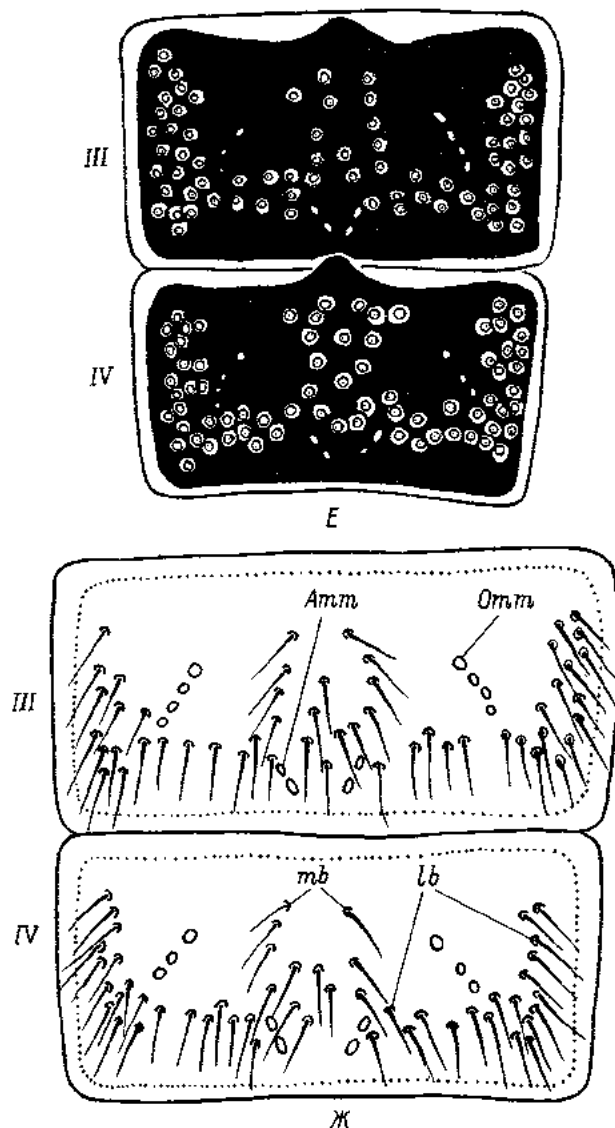


Рис. 1 (продолжение).

Крыло. Анальная лопасть крупная, округлая, значительно выдается назад. Жилки C , R , R_1 , R_{4+5} и базальная половина M_{1+2} светло-коричневые, другие более светлые; брахиолум (B), промежуточный склерит (Ar) и крыловая чешуйка (Sq) коричневые. Отношение длины кубитальной (Cu) жилки, измеренной до развилки Fcu , к длине медиальной жилки, измеренной от ее основания до поперечной жилки RM , — 1.12–1.22. На крыловой чешуйке

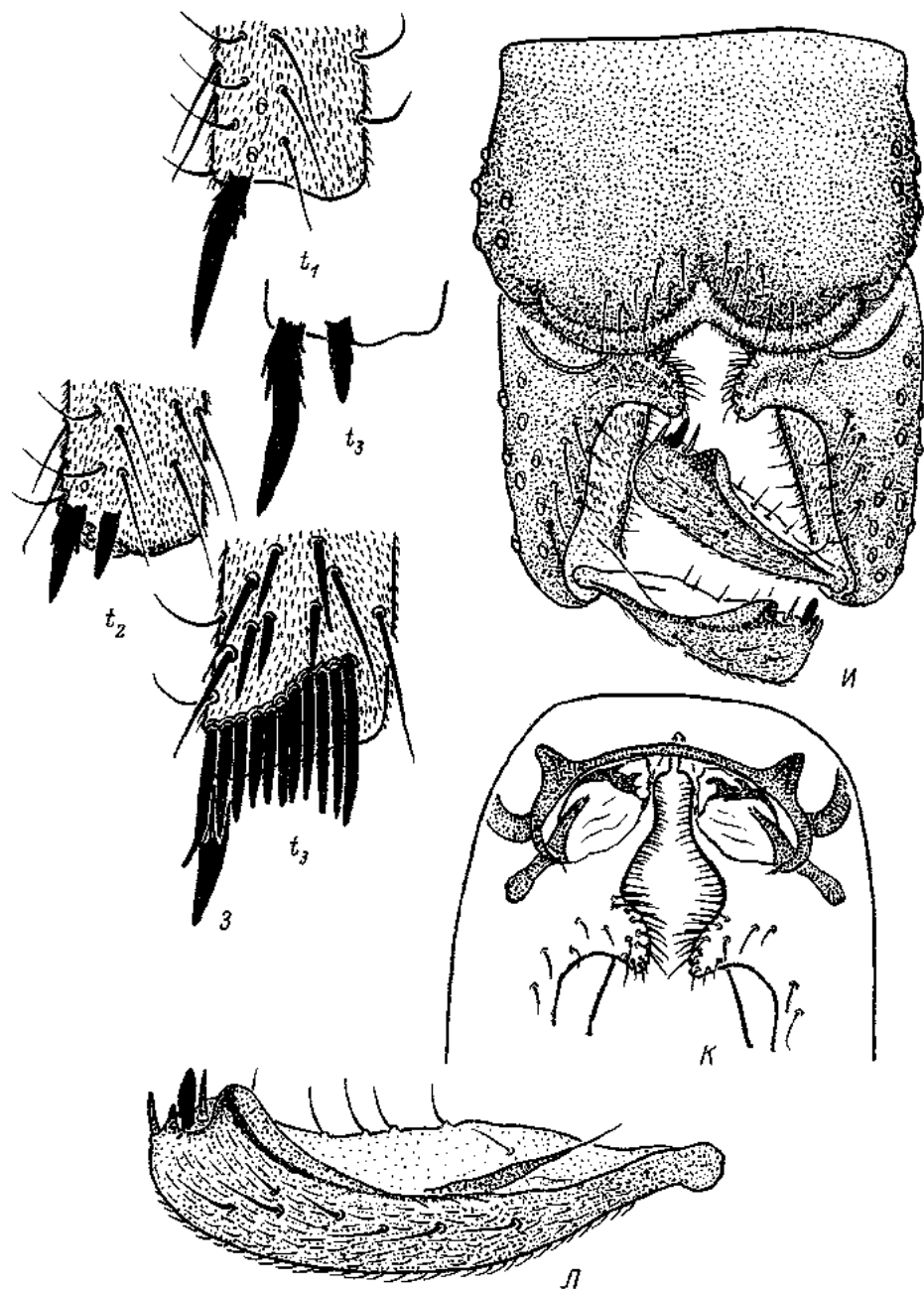


Рис. 1 (продолжение).

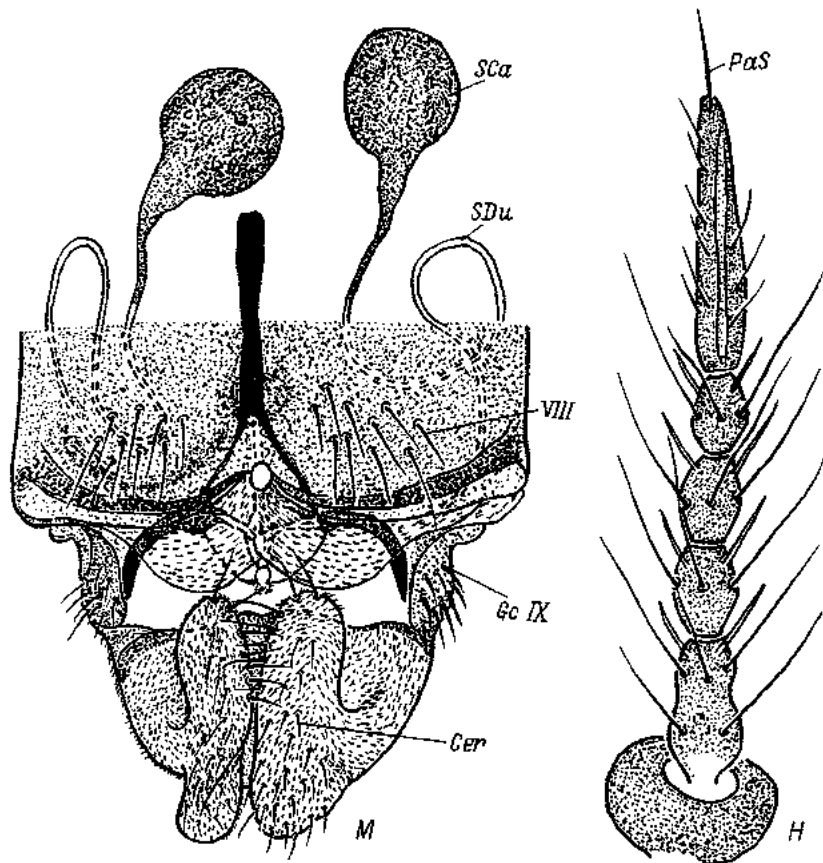


Рис. 1 (продолжение).

21–35 щетинок, на брахиолуме — 1, на жилке R — 3–5, на R_1 — 0–1.

Ноги одноцветные черно-коричневые. Передняя (t_1) и задняя (t_2) голени с 1 или 2 шпорами, из них внутренняя шпора всегда длинная (70–96 мкм), если имеется наружная, то она едва развита (9–12 мкм). Средняя голень (t_2) с 2 почти одноразмерными шпорами (30–42 мкм); в гребешке задней голени 10–12 мощных игловидных щетинок. Крючковидные короткие светлые щетинки (Sz) имеются в проксимальной $1/7$ на Ta_1 , P_{II} и P_{III} (2–5).

Длина члеников ног (мкм) и индексы LR и BR

	l	t	Ta_1	Ta_2
P_I	1025 (900–1140)	1314 (1140–1452)	814 (720–912)	480 (420–540)
P_{II}	1110 (960–1200)	1170 (1056–1284)	520 (456–552)	308 (276–336)
P_{III}	1185 (1020–1260)	1407 (1224–1560)	718 (600–792)	417 (360–444)

	Ta_3	Ta_4	Ta_5	LR	BR
	335	235	176		
P_I	(288—372)	(204—264)	(160—192)	0.62 (0.61—0.63)	2.1 (1.7—2.8)
	245	185	174		
P_{II}	(204—276)	(180—204)	(168—180)	0.43 (0.38—0.44)	2.4 (2.0—3.2)
	316	218	184		
P_{III}	(294—348)	(204—240)	(180—192)	0.48 (0.47—0.52)	2.5 (2.2—3.3)

Примечание. Здесь и в других выводах: f — бедро, Ta_1 — Ta_5 — членики лапки с первого по пятый, P_I , P_{II} , P_{III} — соответственно передняя, средняя, задняя ноги.

Брюшко. Все тергиты одноцветные, черно-коричневые. Стерниты: I — светлый, II—VII — с черноватыми латеральными полосами близ боковых краев и крупным пятном посередине, увеличивающимся в размере от переднего к заднему сегменту, VIII — весь черный. Расположение щетинок на передних тергитах показано на рис. 1, *E*. Медиальные щетинки (mb) расположены в 2 широко отстоящих друг от друга ряда или беспорядочно и близ заднего края тергитов без заметного разграничения тесно соприкасаются с латеральными (lb) рядами щетинок; вокруг тек всех щетинок светлые округлые пятна. На каждом тергите по 3—4 светлых орально- и 2—3 анально-медиальных пятна (Omm , Amm).

Число щетинок на III и IV тергитах, $n=10$

Тергит	mb	lb
III	15 (13—16)	28 (18—40)
IV	16 (14—20)	27 (20—32)

Гениталии черно-коричневые, без анального отростка. На IX тергите с каждой стороны 5—8 щетинок. Гонококситы с одним крупным горбообразным внутренним придатком, его вершина округлая и направлена назад. Передний внутренний край придатка с короткими мощными светлыми щетинками, сидящими на высоких цоколях, задний край голый, дорсальная поверхность с редко разбросанными щетинками. Длина придатка 45—60 мкм, ширина — 30—36 мкм. Гоностиль равномерно покрыт очень мелкими густо сидящими и более крупными редко разбросанными щетинками. На вершине гоностиля крупный темно-коричневый штифт; по обе стороны от него по одному разного размера и формы шипу; вентральный внутренний край с 5—6 щетинками, дорсальный — голый и в вершинной части с тупоугольным выступом. Длина гоностиля в 2 раза короче длины гонококсита.

Самка (рис. 1, *B*, *Ж*, *М*, *Н*) чуть светлее самца. Длина тела 3.6—4 мм, крыла — 2.9—3 мм.

Голова. Глаза опушенные. Антенны шестичлениковые, с одной длинной на вершине щетинкой (PaS), длина шестого членика (180—185 мкм) едва больше, чем взятые вместе скапус и второй членик (162—175 мкм). $PL/HW=0.85-0.90$. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 72—90, 144—150, 156—160, 180—186. Число щетинок: Cl — 9—13; IV — 3—4; OV — 2—4; Po — 2—3.

Грудь. Число щетинок: Aps — 8—13; Ac — 17—20; Dc — 18—25; Pa — 0; Sct — 17—19.

Крыло. $VR=1.07-1.10$. Число щетинок: $B-1$; $Sq-20-27$; $R-5-6$; R_1-2 ; $R_{4+5}-0$.

Ноги. Наличие шпор на голенях такое же, как и у самца. В гребешке t_3 10—11 игловидных щетинок. Sz щетинки имеются в проксимальной $2/5$ на Ta_1 , P_{II} и P_{III} .

Размеры члеников ног (мкм), индексы LR , BR и число щетинок

Sz	l	t	Ta_1	Ta_2	Ta_3
	975	1252	682	445	312
P_I	(960—996)	(1224—1260)	(672—696)	(432—450)	(300—324)
	1076	1138	465	300	230
P_{II}	(1056—1080)	(1128—1164)	(462—468)	(295—312)	(228—235)
	1155	1394	672	395	196
P_{III}	(1104—1164)	(1368—1400)	(654—684)	(390—398)	(192—198)

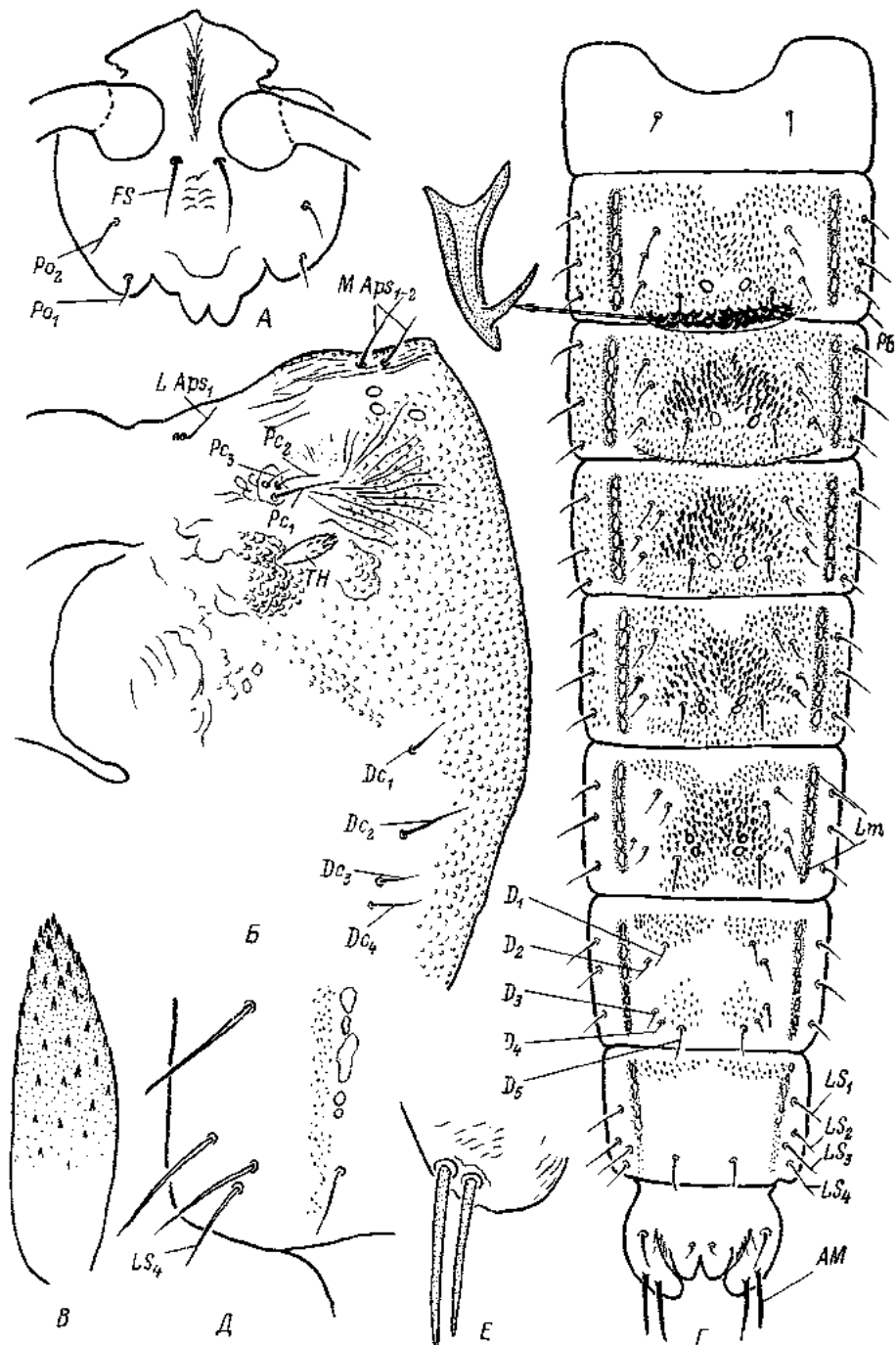
	Ta_4	Ta_5	LR	$BR(Ta_1)$	$BR(Ta_3)$	nSz
	204	168	0.54	1.7	1.9	
P_I	(192—216)	(160—172)	(0.53—0.55)	(1.5—1.8)	(1.9—2.0)	0
	174	162	0.43	1.65	1.95	10
P_{II}	(158—164)	(158—164)	(0.40—0.45)	(1.6—1.7)	(1.9—2.0)	(8—13)
	194	176	0.46	1.9	2.0	12
P_{III}	(192—198)	(174—180)	(0.44—0.49)	(1.6—2.1)	(1.6—2.8)	(9—14)

Число щетинок на III и IV тергитах

Тергит	mb	lb
III	13 (10—15)	23 (21—25)
IV	11 (10—13)	20 (19—21)

Гениталии. На IX тергите с каждой стороны по группе щетинок (12—15). На VIII стерните близ заднего края по 4—9 щетинок, расположенных в 1—2 ряда. Латеростерниты (Gc_{IX}) маленькие, их длина едва превышает ширину с 10—14 короткими мощными щетинками. Церки (Cer) коричневые. Сперматеки (SCa) шаровидные (90—96 мкм), коричневые, их протоки (SDu) длинные, извилистые.

Куколка (рис. 2). Длина 5—5.5 мм. Головогрудь и брюшко светло-коричневые. Передняя дорсальная часть груди вдоль линчного шва с мелкой зернистой скульптурой. Орган дыхания (TH) светло-коричневый, длиной 90—95 мкм, шириной 27—30 мкм, дистально заострен, почти вся его поверхность, за исключением базальной четверти, покрыта шипиками; отношение длины к наибольшей ширине (TH/AM) — 3—3.5. Фронтальные бугорки редуцированы. Фронтальные щетинки (FS) тонкие, светлые, длиной 72—78 мкм, расположены на уровне переднего края основания чехлов антенн; по обе стороны впереди от них 2 пары посторбитальных щетинок (PO_{1-2}). На передней части груди с каждой стороны 10 щетинок: 3 — близ органа дыхания (PC_{1-3}), 1 — латеральная ($LAPs_1$), 2 — медиальные предпронотальные ($MAPs_{1-2}$), 4 — дорсоцентральные (DC_{1-4}), расположенные в 1 ряд. Все щетинки разноразмерные, мкм: $MAPs_{1-2}$ — 115—120; $LAPs_1$ — 65—70;



Pc_1 — 100—110; Pc_2 — 90—98; Pc_3 — 60—72; Dc_1 — 60—72; Dc_2 — 90—108; Dc_{3-4} — 87—92.

Куколочные ножки (PB) в анально-латеральных углах II сегмента отсутствуют. На II тергите близ заднего края имеется валикообразная выпуклость, в 2—3 ряда покрытая крючковидными шипами. Поля шагреней шипиков имеются на II—VIII тергитах, расположение и конфигурация их на разных сегментах различны: на II — шипики покрывают почти всю поверхность, имеются лишь голые поля между дорсальными щетинками (D_{1-3}) и латеральной полосой светлых пятен (Lm); на III—V — занимают всю поверхность; на VI — близ переднего края и по всей длине сегмента в его срединной части; на VII — с небольшими парными полями близ переднего и заднего краев; на VIII — лишь с 2 маленькими полями у переднего края сегмента. Латеральные края II—V тергитов по всей длине с очень мелкими шипиками, на VI—VIII — голые. Длина дорсальных (D) щетинок 30—70 мкм; D_{1-4} — очень тонкие и светлые, D_5 — более мощные и желтые; D_3 расположена почти на одной линии между D_2 и D_4 . Длина латеральных (LS) щетинок 45—112 мкм; LS_2 на II—VII сегментах значительно длиннее LS_1 и LS_3 ; LS_4 на VIII сегменте едва короче (65—70 мкм), чем LS_{1-3} (75—112 мкм).

Число щетинок на брюшных сегментах с одной стороны

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
D	1	4	4	5	5	5	5	1
LS	0	3	3	3	3	3	3	4
V	1	3	3	3	3—4	4	4	0

Длина анального плавника (390—420 мкм) значительно меньше его ширины (510—540 мкм); на каждой лопасти 2 мощные (150—228 мкм) желто-коричневые вершинные (AM) щетинки, впереди от них в срединной части лопасти имеется 1 светлая тонкая простая щетинка (90—100 мкм); на гоноподиальных чехлах в базальной части 2 короткие (около 30 мкм) едва различимые щетинки.

Личинка IV возраста (рис. 3). Длина тела 4—8 мм. Ширина головной капсулы 360—440 мкм. Тело зеленоватое, редко последние сегменты (VI—X) с фиолетовым пигментом. Головная капсула желто-коричневая или коричневая (у особей с более светлой окраской головы дорсально по обе стороны от фронтального склерита имеется по одной четко выделяющейся косой коричневой полосе, идущей от глаза до затылочного склерита); поверхность головы с крупной бугорчатой и пластинчатой скульптурой; клипеус желтый, близ боковых краев и перед эпистомальным швом с зернистой скульптурой, в срединной части голый; фронтальный

Рис. 2. Детали строения куколки *Cricotopus shilovae* sp. n.

А — головная часть экзuvia спереди; Б — передняя грудная часть экзuvia сбоку; В — орган дыхания; Г — брюшко сверху; Д — задний угол VIII тергита со щетинками; Е — вершинная часть лопасти анального плавника. Остальные обозначения в тексте.

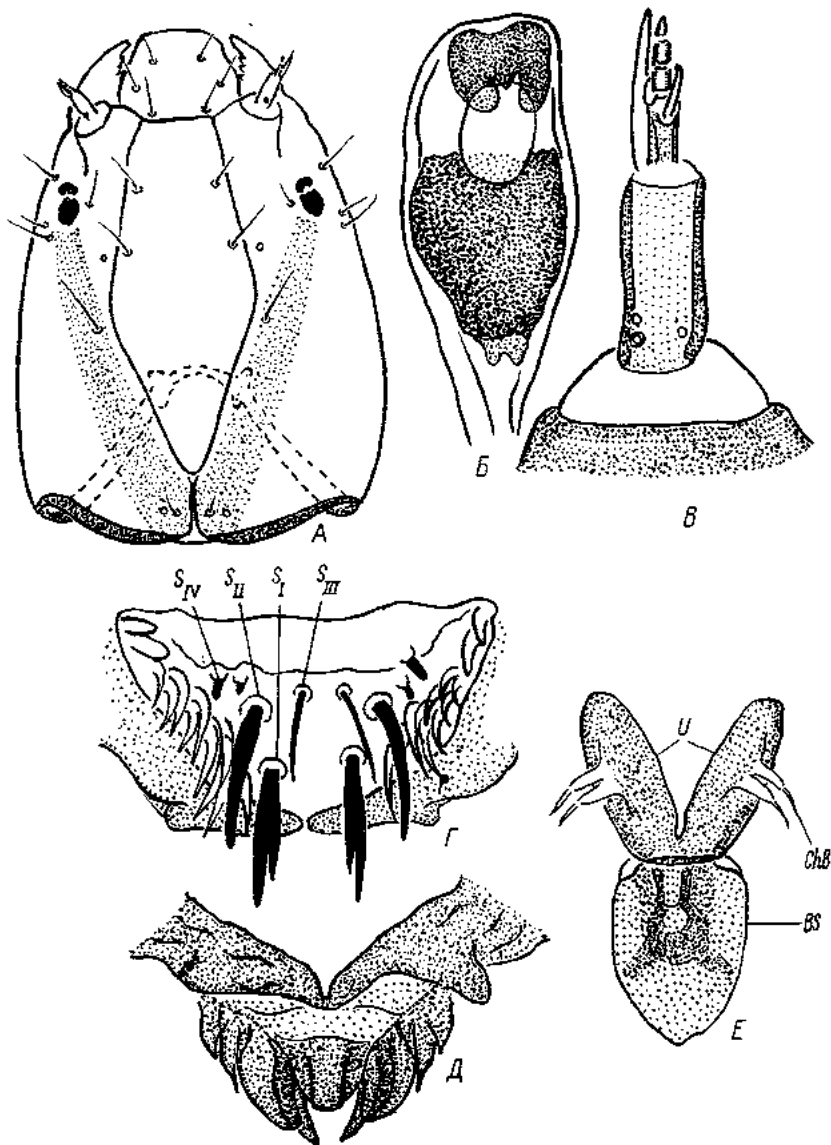


Рис. 3. Детали строения личинки IV возраста *Cricotopus shilovae* sp. n.
 А — голова сверху; Б — глаз; В — антенна; Г — лабрум; Д — эпифаринкс; Е — эпифаринксальные склериты; Ж — премандибула; З — брюшко сбоку; И — клипеус сверху; К — прементум; Л — ментум; М — максилла снизу; Н — максилла сверху; О — мандибула; П — подставка кисточки. Остальные обозначения в тексте.

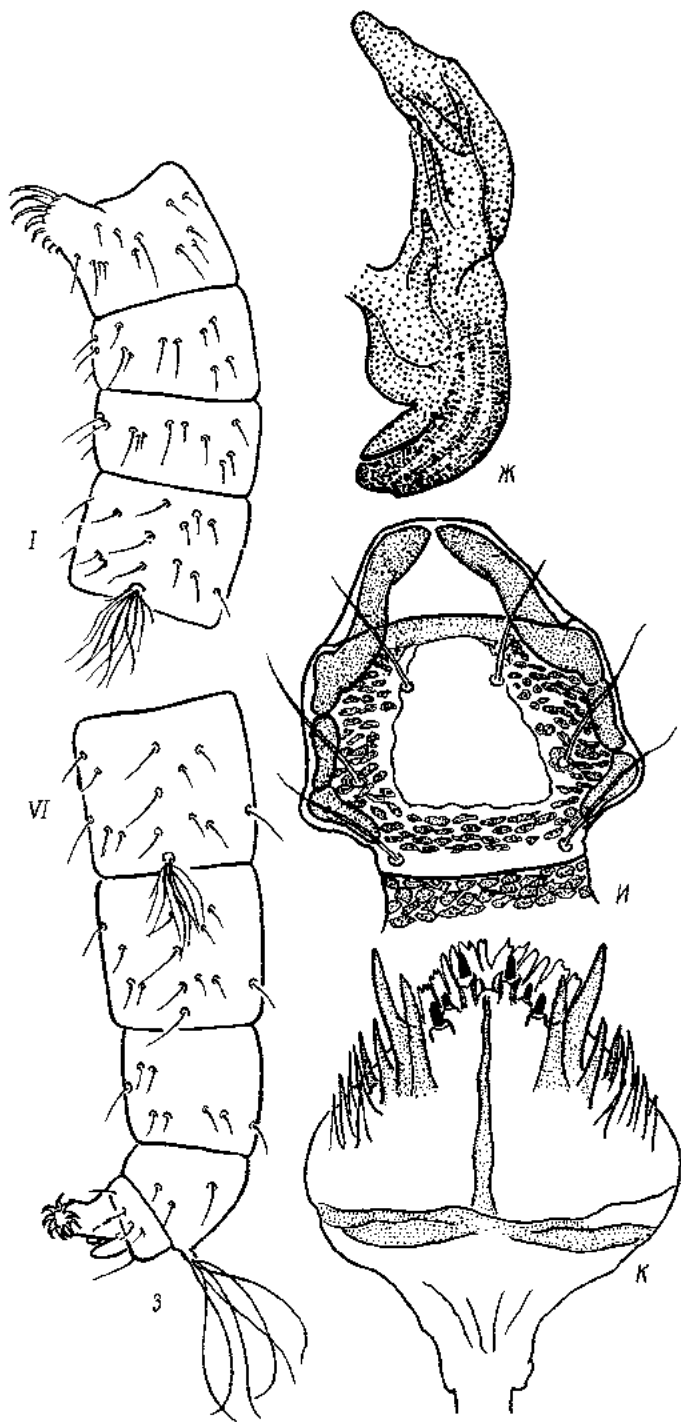


Рис. 3 (продолжение).

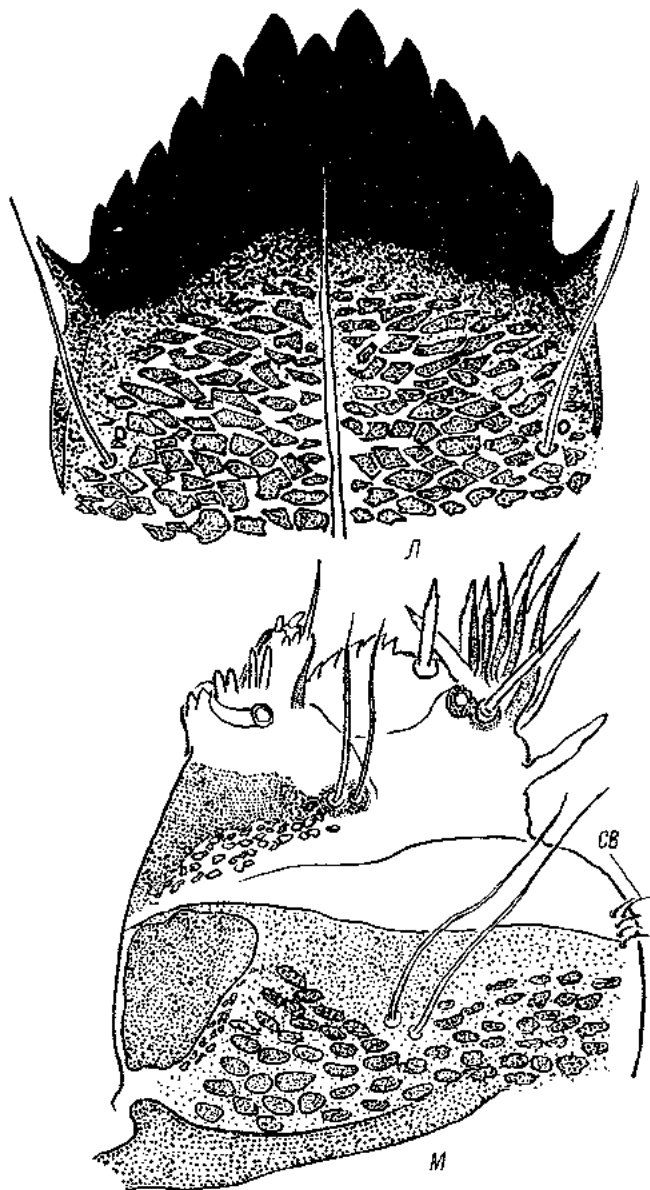


Рис. 3 (продолжение).

склерит мечевидной формы, наибольшая его ширина 155—180 мкм, длина щетинок 165—220 мкм; затылочный склерит темно-коричневый, дорсально узкий, вентрально более широкий; глаза состоят из 2 темных пятен: переднего (малого) — с 3 разноразмерными выступами по внутреннему краю и заднего (большого) непра-

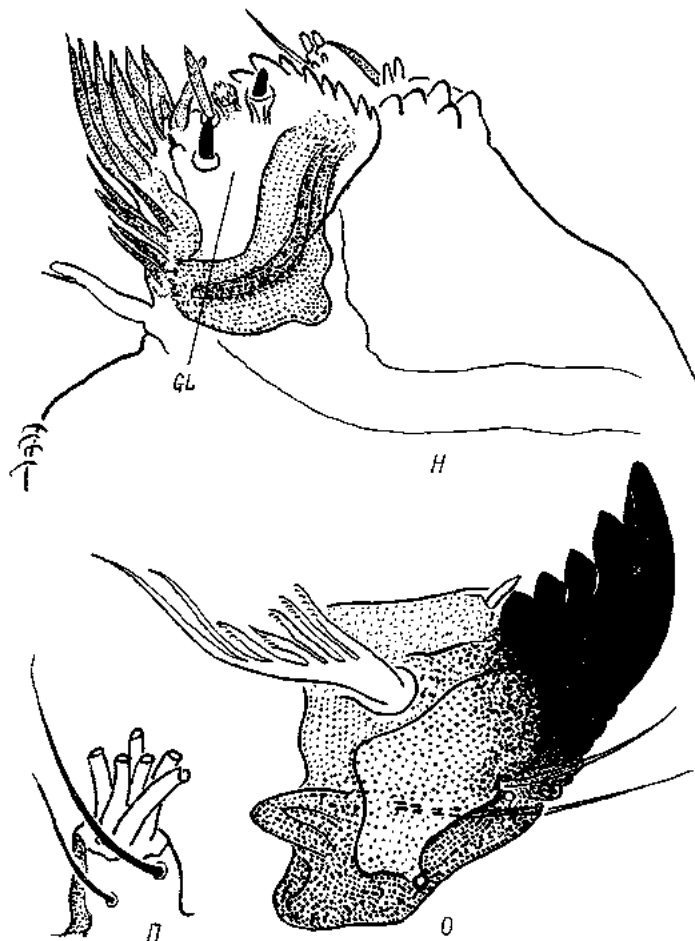


Рис. 3 (продолжение).

вильно-округлой формы. Между ними расположена светлая линза. Хетотаксия головы обычная.

Антенны пятичлениковые, очень короткие (75—84 мкм), составляют $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{7}$ длины головы и значительно короче $\frac{1}{2}$ мандибулы. Базальный членик в 2—2.5 раза длиннее своей ширины, близ его основания расположены крупный кольцевидный орган и 2 мелкие поры. Длинная ветвь сенсиллы базального членика такой же длины, как взятые вместе второй-пятый членики или едва больше их; добавочная ветвь сенсиллы равна длине второго членика; лаутерборновы органы едва развиты, между ними имеется палочковидная сенсилла, ее вершина достигает границы между 3 и 4 члениками. Длина члеников антенны ($n=10$), мкм: 39 (37—42), 13 (12—15), 6, 5, 4. $AR=1.3$ —1.5.

Лабрум. Щетинки S_I-S_{IV} обычные для рода. По обе стороны от них расположены 7--8 длинных узких серповидно изогнутых хетоидов (большинство из них с нежной бахромой близ вершины по внутреннему краю) и 2 более коротких широких с гладкими краями.

Эпифарингеальный гребень состоит из одного широкого лопатовидного зубца (латеральные зубцы срослись воедино с срединным и образовали монолитную пластинку), имеющего на вершине 2 мелкие зарубки. По обе стороны от гребня 4 мощных разноразмерных хетоида; на гипофарингеальных склеритах по паре светлых щетинковидных хетоидов (ChB), сидящих на высоких основаниях; базальный склерит (BS) мощный.

Премандибула с 2 вершинными зубцами, из них внутренний значительно меньше наружного. Премандибулярная бородака отсутствует.

Мандибула желто-коричневая, вершинная зубчатая часть черная; наружный край с 7--8 четко выраженными зарубками; вершинный зубец наиболее крупный, его длина близка или равна общей ширине основания второго и третьего зубцов, вместе взятых; щетинка под зубцами мечевидная, ее вершина значительно не достигает четвертого зубца; внутренняя щетинка близ основания мандибулы расщеплена на 7 разноразмерных ветвей, из них 5 багровчатые по внутреннему краю и 2 простые.

Максилла с обычным щупиком и набором хетоидов, сенсилл, щетинок. Поверхности внутреннего переднего угла (галеолатиния — GL) между штифтообразными сенсиллами голая. Бородака (CB) по внутреннему краю близ основания максиллы состоит из 4--6 коротких волосков (6--8 мкм).

Ментум черный, с 1 коротким треугольным срединным зубцом и 5 парами боковых, из них первые боковые наиболее крупные, в 2--2.1 раза длиннее и шире срединного зубца, пятые боковые с очень маленьким добавочным зубцом. Гулярные щетинки расположены на значительном расстоянии от углов ментума. Расстояние от вершины срединного зубца до затылочного склерита 285--300 мкм.

Прементум по переднему краю с 1 двураздельной и с 4 парами простых светлых пластинок, большинство из них с зазубренной вершиной. Кзади от них с каждой стороны по 3 двучлениковые сенсиллы, 3 разноразмерных палочковидных длинных и 6--7 коротких простых хетоидов.

Расположение хетотаксии на грудных и брюшных сегментах тела показано на рис. 3, 3. На I--VI брюшных сегментах в задне-латеральных углах имеется по одному пучку из 13--32 разноразмерных щетинок, в каждом пучке длина наибольших щетинок немного короче, чем длина несущих их сегментов. Число щетинок в каждом пучке у разных особей и на разных сегментах варьирует: на I — 13--23, на II — 15--30, на III — 16--30, на IV — 18--32, на V — 18--30, на VI — 20--26. Коготки передних ложноножек светлые, зазубренные по внутреннему краю; на подталкивателях —

Отличительные признаки 2 видов рода *Cricotopus* v. d. Wulp

Признак	<i>Cricotopus shilovae</i> sp. n.	<i>Cricotopus perniger</i> (Zett.) (по: [7])
Самец		
Антенна	$AR=2.3-2.5$	$AR=1.41-1.72$
Отношение длины максиллярного щупика к ширине головы	$PL: HW=0.95-1.0$	$PL: HW=1.3-1.5$
Щетинки головы	$IV=3-7$	$IV=0$
Щетинки среднеспинки	$Dc=16-28$, Pa отсутствуют	$Dc=7-18$, $Pa=2-6$
Число щетинок на крыловой чешуйке	$Sq=21-35$	$Sq=5-13$
Ноги	Sz имеются на Ta_1P_{II}	Sz отсутствуют на Ta_1P_{II}
Число щетинок на III и IV тергитах	$mb=13-20$, $lb=18-40$	$mb=2-9$, $lb=7-14$
Самка		
Отношение длины максиллярного щупика к ширине головы	$PL: HW=0.85-0.90$	$PL: HW=1.3-1.5$
Щетинки среднеспинки с одной стороны	$Pa=0$, гумеральные щетинки отсутствуют	$Pa=3-5$, гумеральных щетинок 1-3
Щиток	$Sct=17-19$	$Sct=8-15$
Число щетинок на III и IV тергитах	$mb=10-15$, $lb=19-25$	$mb=2-6$, $lb=4-8$
Сперматеки	Шаровидные	Овальные
Куколка		
Куколочные ножки II сегмента	PB отсутствуют	PB имеются
Поля шатрени шипиков III-VI тергитов	Сплошные	С голей полосой близ заднего края
Число вершинных щетинок на лопасти анального плавника	2	3

желтые с гладкими краями. Анальные папиллы удлинненно-яйцевидные, едва превышают половину длины подталкивателей. Дорсальные щетинки близ основания папилл немного длиннее их. В кисточке подставки 6 длинных (815—912 мкм) желтых щетинок.

Вид хорошо опознается по отсутствию преалярных щетинок на среднеспинке, по числу и расположению медиальных и латеральных щетинок на передних тергитах брюшка самца и самки; куколка — по наличию только 2 вершинных щетинок на лопастях анального плавника; личинка — по строению ментума (срединный зубец очень маленький, треугольной формы, пятые боковые с добавочным зубцом) и наличию крупной зернистой скульптуры на поверхности головной капсулы.

З а м е ч а н и я. Имаго, куколка и личинка по всем признакам достаточно четко укладываются в рамки диагноза рода [1—8, 10—13]. Согласно разработанной Хирвеной [7] системы рода, вид относится к подроду *Isocladius* Hirv. и принадлежит группе *reversus* Hirv.

По имаго и куколке он близок к *Cricotopus* (*Isocladus*) *perniger* (Zett.) [7], для которого личинка неизвестна. Основные диагностические признаки обоих видов даны в табл. 1.

Биология. Личинки обитают в литорали озер на глубинах от уреза воды до 4 м. Живут в скоплениях нитчатых водорослей, в обрастаниях на камнях, в высшей водной растительности и илах с остатками растительного детрита. Строят прикрепленные к субстрату слизистые домики-трубки, снаружи укрепленные частями песка и детрита. Моноциклический. Лёт имаго с 23 июля по 3 августа. Роевание комаров начинается с 11—12 ч дня, заканчивается в 16—17 ч вечера. Рои состоят из 8—15 особей. Вид может роиться и с особями других видов рода *Cricotopus*. Роевание происходит обычно на высоте 0.5—1.5 м над камнями или береговой наземной растительностью.

Распространение. Оз. Яшилкуль (Восточный Памир) и оз. Сонг-Кель (Киргизская ССР).

Acricotopus longipalpus Reiss, 1968 (рис. 4—9).

Син. *Psectrocladius* sp. (?). Kownacki, Wojtusiak, Zurek, 1976: 300. Имаго: ♂ и ♀ Reiss, 1968: 63—65. Личинка: Kownacki, Wojtusiak, Zurek, 1976: 300 [*Psectrocladius* sp. (?)].

В индивидуальных садках из личинок IV возраста воспитано до имаго 16 самцов и 8 самок, 18 куколок. От самок, пойманных в природе, получены 2 кладки. В массе в водоемах собраны преимагинальные стадии и в природе пойманы многочисленные имаго. Использованы также материалы по метаморфозу и фаунистические сборы личинок, куколок и имаго, собранные Ф. А. Ахоровым в 1972—1973 гг. на озерах Зоркуль, Большой Кукджигит и Каракуль (Восточный Памир) и М. В. Павловой на оз. Сонг-Кель (Киргизская ССР).

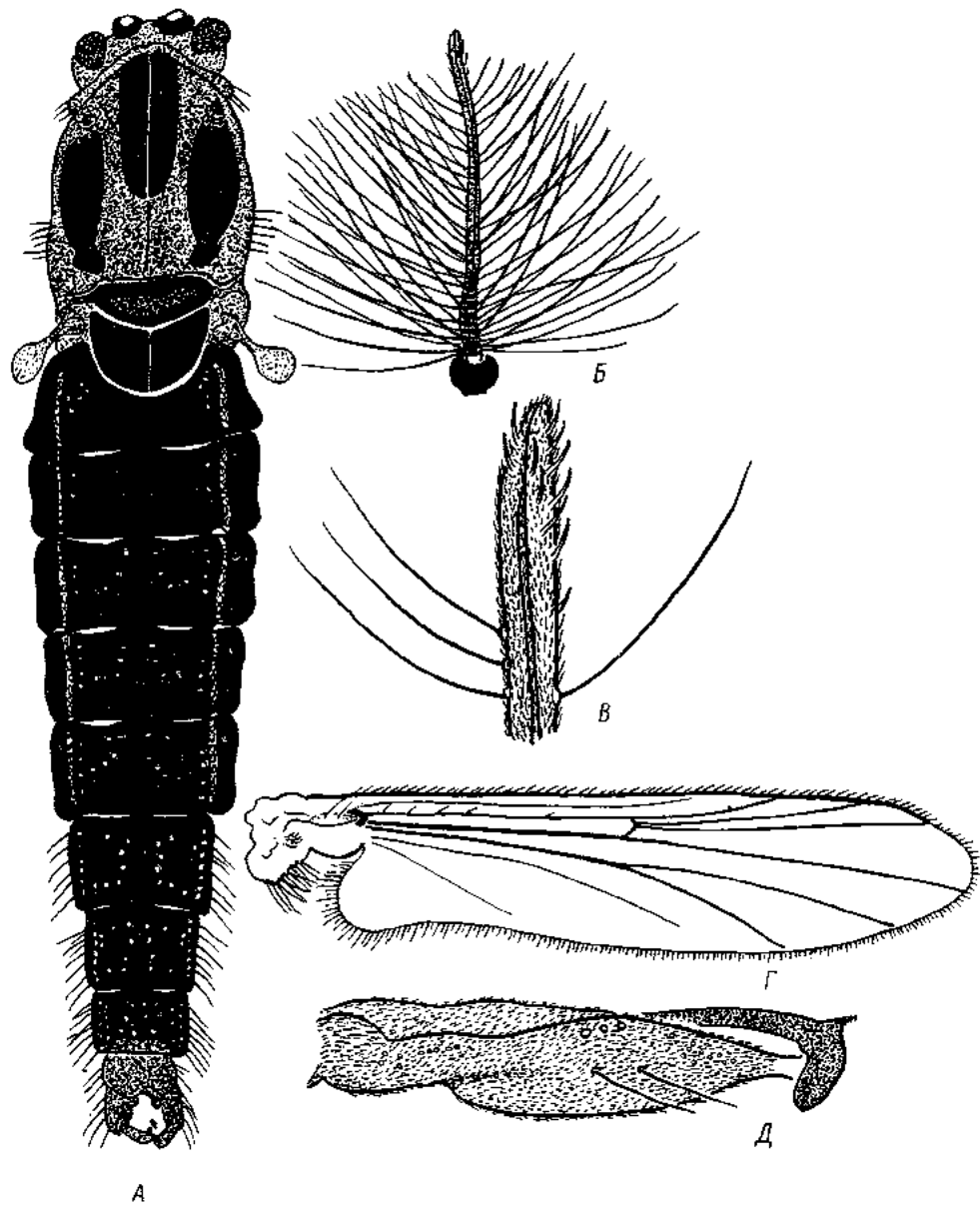
Паратипы вида хранятся в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Борок, Ярославской обл.).

Самец (рис. 4) черно-коричневый или угольно-черный. Длина тела 3.5—5 мм, крыла — 2.4—3.5 мм.

Голова. Глаза опушенные, сверху едва удлинены медиально. $AR=3.35-4$. $PL:HW=0.66$ (0.63—0.71). Длина члеников максиллярного щупика, мкм ($n=10$): 77 (72—90), 134 (126—144), 105 (100—114), 149 (134—162). Вершинная часть первого и второго члеников немного расширена, третий и четвертый — цилиндрические, отношение длины члеников к их ширине: 2.0—2.58; 3.2—

Рис. 4. Детали строения самца *Acricotopus longipalpus* Reiss.

A — общий вид самца сверху; *B* — антенна; *B* — вершина последнего членика антенны; *Г* — крыло (общий вид); *Д* — брахиолум и промежуточный склерит; *Е* — II—IV тергиты; *Ж* — грудь сбоку; *З* — голова сверху; *И* — проксимальная часть первого членика ланки задней ноги сбоку; *К* — шпоры передней (l_1) и средней (l_2) голеней ног; *Л* — то же задней (l_3) ноги; *М* — гениталии (общий вид); *Н* — союстиаль с дорсальной стороны; *О* — гонококситы с внутренним придатком и аподемы гениталий; *mb* — медиальные щетинки; *lb* — латеральные щетинки; *IV* — внутренние вертикальные; *Sz* — крючковидные светлые щетинки.



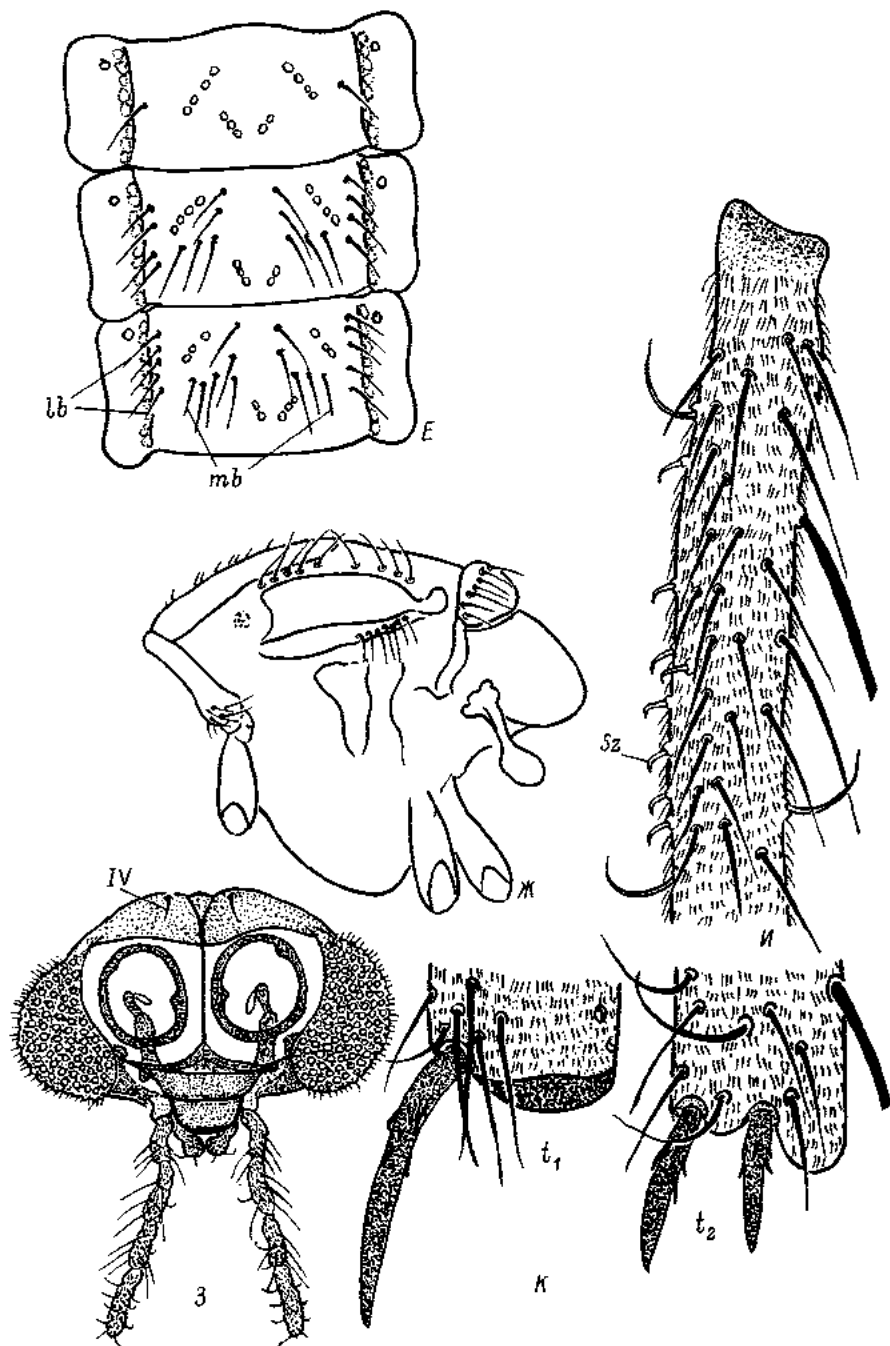


Рис. 4 (продолжение).

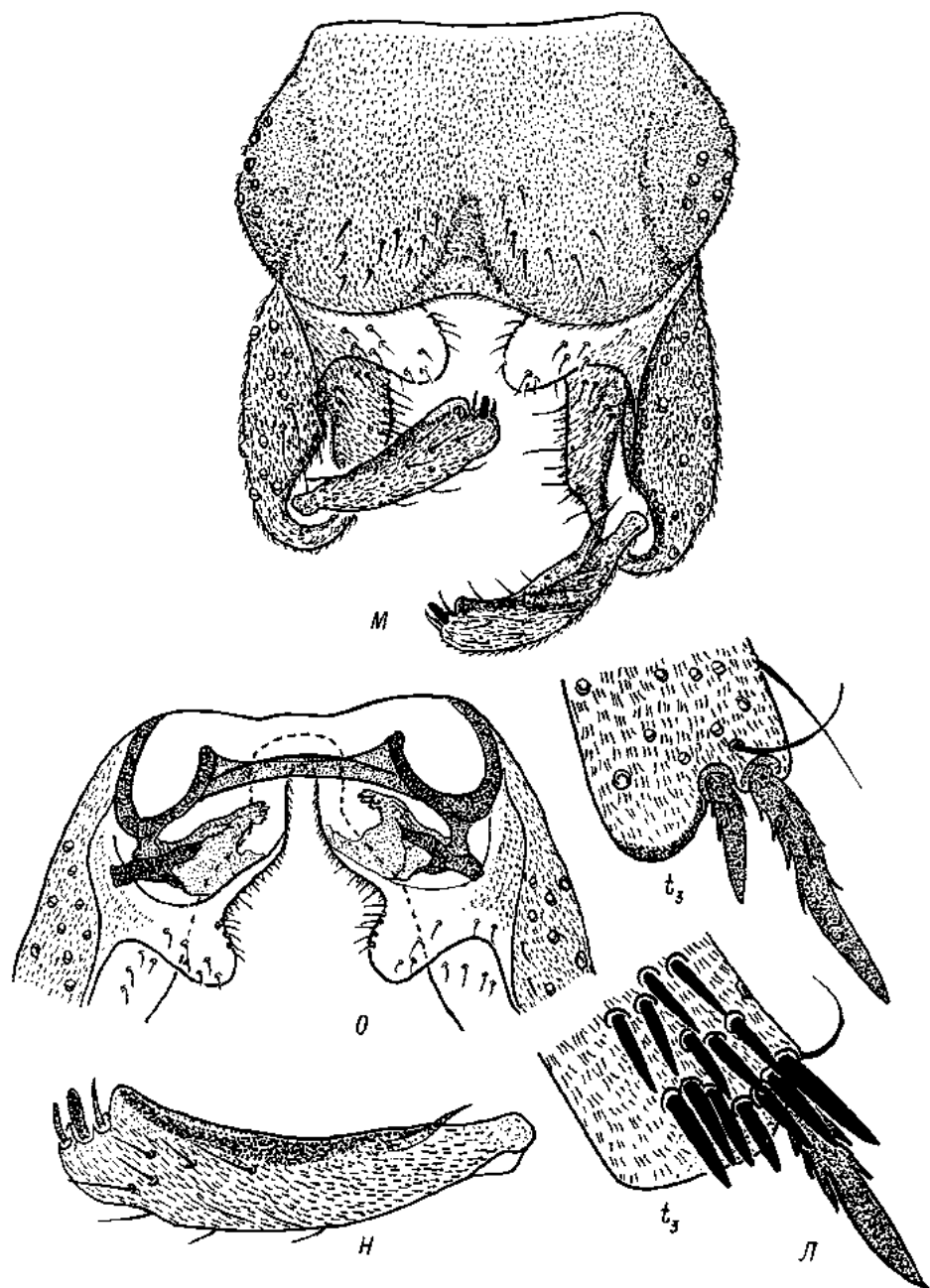


Рис. 4 (продолжение).

4.0; 3.2—4.1; 5.0—6.25. Число щетинок: $Cl - 0$; $IV - 1-2$; $OV - 0$; $PO - 0$.

Грудь обычная для рода. Число щетинок: $Aps - 9(7-13)$, $48-96$ мкм; $Ac - 8(6-10)$, $18-27$ мкм, расположены в 1—2 ряда; $Dc - 6(3-8)$, $180-240$ мкм, расположены в 1 ряд; $Pa - 6(5-8)$, $96-162$ мкм, $Sct - 15(11-18)$, $165-252$ мкм, расположены в 1 ряд.

Крыло светло-коричневатое, анальная лопасть округлая, крупная. Жилки C , R , R_1 , M , RM , R_{4+5} , промежуточный склерит, брахиолум и крыловая чешуйка коричневые, другие жилки значительно светлее. Поверхность крыла покрыта очень мелкими микротрихиями, заметными при увеличении в 400 раз. $VR - 1.03-1.05$. Число щетинок: $B - 1-2$, редко 3; $Sq - 36(27-45)$; $R - 6(2-9)$; $R_1 - 0$; $R_{4+5} - 0$.

Ноги одноцветные черно-коричневые. t_1 с 1 длинной (90—100 мкм) шпорой, t_2 и t_3 с 2 разноразмерными шпорами, из них наружная на t_2 едва короче (39—48 мкм) внутренней (52—60 мкм), на t_3 — почти на $1/2$ (42—54 мкм) короче внутренней (84—92 мкм). В гребешке t_3 5—8 мощных шиловидных щетинок. Sz имеются в проксимальной $1/6$ на Ta_1 , P_{II} и проксимальной $1/3$ Ta_1P_{III} .

Размеры члеников ног (мкм), LR , BR и число Sz щетинок

	f	i	Ta_1	Ta_2
P_I	1042 (840—1200)	1211 (924—1416)	835 (600—972)	553 (444—660)
P_{II}	1068 (804—1212)	1187 (900—1380)	528 (420—624)	334 (252—396)
P_{III}	1135 (840—1260)	1450 (1092—1680)	740 (576—852)	455 (360—528)
	Ta_3	Ta_4	Ta_5	LR
P_I	362 (276—408)	237 (180—267)	182 (150—204)	0.72 (0.64—0.80)
P_{II}	235 (192—300)	189 (156—204)	168 (132—192)	0.45 (0.44—0.48)
P_{III}	333 (276—384)	216 (168—240)	183 (144—204)	0.52 (0.50—0.57)
	$BR(Ta_1)$	$BR(Ta_3)$	nSz	
P_I	1.8 (1.6—2.5)	2.5 (1.8—3.0)	0	
P_{II}	2.7 (2.0—3.5)	2.4 (2.0—3.0)	3 (2—4)	
P_{III}	3.8 (3.0—4.0)	3.9 (3.1—4.1)	6 (5—8)	

Эмподий хорошо развит, достигает вершины коготков. Пульвиллы отсутствуют, на базальной части коготков имеются редкие очень короткие волоски.

Брюшко. Все тергиты черно-коричневые или черные. Латеральные края II—V сегментов пластинчатые, их углы шайбообразной формы, близ переднего края с одной светлой порой. Длина I—V сегментов в 2—2.5 раза короче ширины, VI — равна ширине, VII—VIII — едва превышает ширину. Стерниты: II—VIII с латеральными темными полосами близ боковых краев и крупным пятном посередине, размеры которых варьируют на разных сегментах, на VI—VIII стернитах оно самое большое. Медиальные и латеральные щетинки расположены в один ряд.

Число щетинок на II—IV тергитах, $n=15$

Тергит	mb	lb
II	2 (0-7)	1 (0-3)
III	9 (8-13)	4 (3-9)
IV	12 (10-13)	8 (8-12)

Гениталий темно-коричневый, без анального отростка. На IX тергите с каждой стороны 4—10 щетинок (18—36 мкм). Гонококситы с одним массивным языкообразной формы внутренним придатком, его вершинная часть почти на $1/2$ заходит за внутренний край гонококсита. Передний край придатка покрыт щетинками, задний голый, на дорсальной поверхности близ заднего края 6—10 коротких щетинок, расположенных в 1—2 ряда. Длина придатка 52—81 мкм, ширина 45—54 мкм. Вентральный внутренний край гонококсита в срединной части выпуклый. Гоностиль лодкообразной формы, равномерно покрыт очень мелкими густосидящими и более крупными редко разбросанными щетинками; дорсальный внутренний кант черно-коричневый, голый, в вершинной части с треугольным выступом; штифт едва короче расположенных по обе стороны от него шипов. $HR=1.8-2.1$.

Самка (рис. 5) окрашена чуть светлее самца. Длина тела 3—4.2 мм, крыла — 2.2—3 мм.

Голова. Глаза густоопушенные. Антенны семичлениковые, с 2 щетинками близ вершины, последний членик в 1.1—1.3 раза длиннее, чем вместе взятые скапус и второй членик. Длина члеников антенны, мкм: 59 (54—60), 75 (60—78), 47 (42—48), 56 (54—60), 50 (48—54), 45 (42—48), 158 (132—174). $PL:HW=0.52(0.50-0.57)$. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 61 (48—66), 82 (66—90), 76 (66—84), 112 (96—132). Первый-третий членики немного дистально расширены, четвертый — цилиндрический. Отношение длины члеников к ширине: 2—2.7, 2.4—3, 2.4—3.2, 3.6—5.5. Число щетинок на голове: $Cl=0$; $IV=0$; $OV=0$, $Ro=0$, на фронтальном поле близ медиального шва имеется по одной светлой поре.

Грудь. Число щетинок: $Aps=8(7-10)$; $Ac=8(6-12)$; $Dc=6(3-10)$; $Pa=6(4-8)$; $Sct=16(13-19)$.

Крыло. $VR=1.03-1.07$. Число щетинок: $B=1-2$, редко 3; $Sq=25-40$; $R=5-14$; $R_1=2-5$; $R_{4+5}=0-5$.

Ноги. Число шпор на t_1-t_3 такое же, как и у самца, но размеры их немного меньше. В гребешке t_3 5—6 шиповидных щетинок. Sz имеются по всей длине Ta_1P_{II} и Ta_1P_{III} , расположены в 2 или редко в 3 ряда.

Размеры члеников ног (мкм), индексы LR , BR и число Sz щетинок

	t	f	Ta_1	Ta_2
P_I	741 (636—840)	950 (780—1056)	479 (396—564)	328 (276—360)
P_{II}	816 (660—912)	924 (720—1020)	369 (312—432)	242 (204—284)
P_{III}	872 (684—972)	1112 (876—1260)	542 (468—636)	338 (276—384)
	Ta_3	Ta_4	Ta_5	LR
P_I	219 (192—240)	149 (126—168)	138 (120—156)	0.49 (0.47—0.54)
P_{II}	178 (156—192)	134 (120—144)	140 (120—156)	0.40 (0.37—0.45)
P_{III}	258 (216—276)	156 (132—180)	154 (130—188)	0.51 (0.50—0.53)

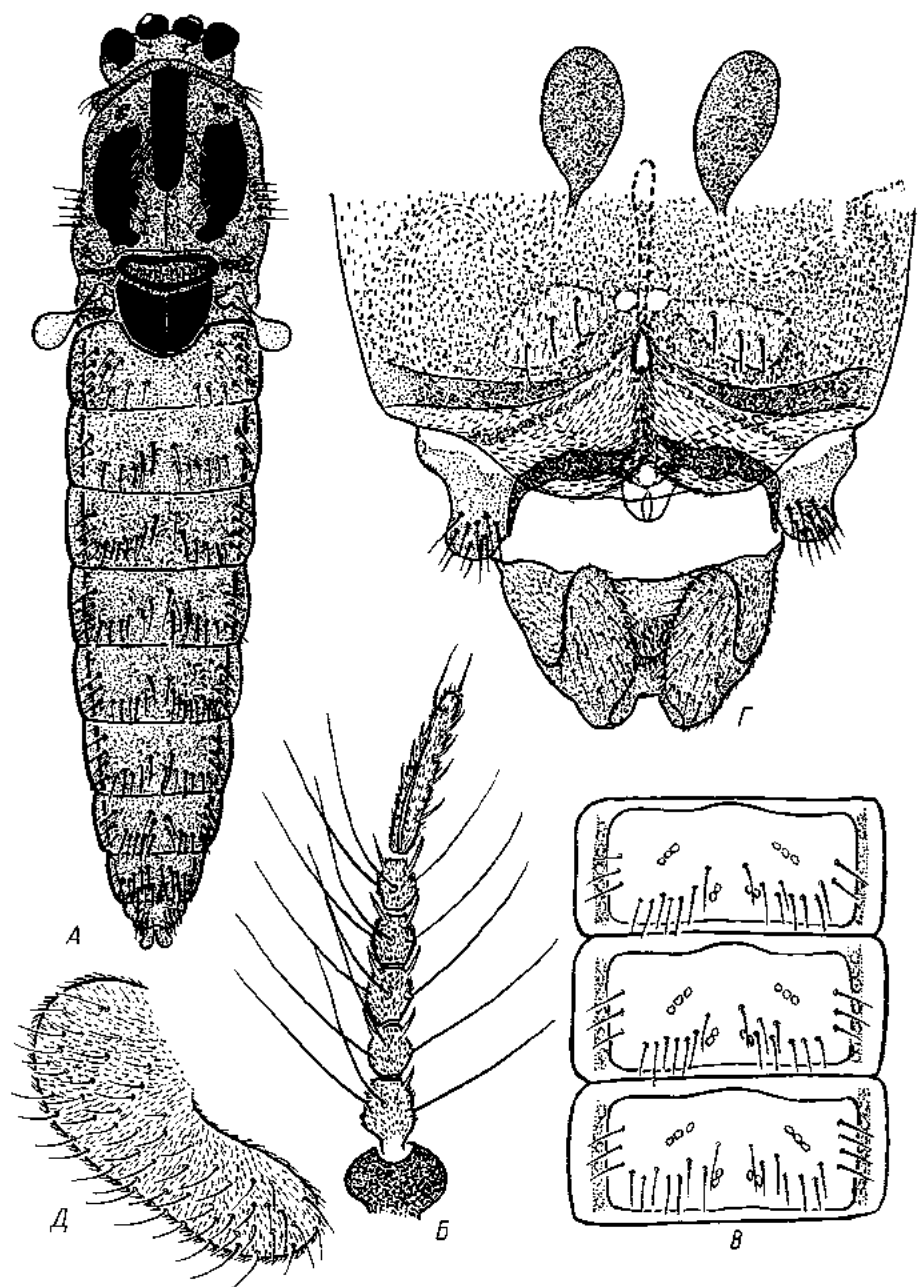


Рис. 5. Детали строения самки *Acricotopus longipalpus* Reiss.

А — общий вид самки сверху; Б — антенна; В — II—IV тергиты; Г — гениталии (общий вид); Д — церки сбоку.

	nS_z	$BR(Ta_1)$	$BR(Ta_2)$
P_I	0	1.8 (1.5—2.0)	2.0 (1.8—2.5)
P_{II}	40 (38—45)	1.9 (1.5—2.5)	1.9 (1.7—2.0)
P_{III}	43 (40—46)	1.7 (1.5—2.0)	2.2 (2.0—2.5)

Брюшко. Все тергиты коричневые или темно-коричневые. Стерниты: I — светлый; II—V — с крупным коричневым пятном посередине в передней части сегментов; VI—VIII — коричневые по всей длине; IX — темно-коричневый, с 2 небольшими овальными светлыми пятнами в середине сегмента. Щетинки на II—VII тергитах расположены в 1 ряд, на VIII — в 2, на IX — с каждой стороны по группе щетинок (10—17), сидящих на округлых выпуклостях.

Число щетинок на передних тергитах с одной стороны

Тергит	mb	lb
II	5 (4—8)	2 (1—4)
III	6 (4—8)	3 (2—4)
IV	7 (5—8)	3 (2—4)

Гениталии. На VIII стерните с каждой стороны 1—8 щетинок (60—78 мкм). Латеростерниты черно-коричневые, их длина равна ширине, с 10—19 тонкими щетинками (30—40 мкм). Церки коричневые, длиной 168—240 мкм, шириной 84—102 мкм, покрыты очень мелкими густосидящими и более крупными редко разбросанными щетинками. Сперматеки удлинено-овальные, (120—180×66—90) мкм, их протоки светлые, короткие, в передней части сегмента S-образно изогнуты.

К л а д к а (рис. 6). Бледно-зеленоватая, в виде шнура. Длина 6.5—7 мм, ширина 0.9—1 мм. Кладка состоит из 3 слоев слизи: наружного, очень прозрачного и клейкого; среднего, из более плотной слизи; внутреннего, в котором располагаются яйца. В концевых частях кладки яйца расположены в 1—2 ряда, в остальной части — в 3 или 4, иногда беспорядочно. Количество яиц 164—172. Длина яйца 215—264 мм, ширина — 90—96 мкм. Оболочка яиц бесцветная, содержимое желто-серое. На одном из концов кладки имеется слизистая нить.

К у к о л к а (рис. 7). Длина 4.2—5.5 мм. Экзувий со светло-коричневатой головогрудью и светлым брюшком, на I—VIII сегментах — с четко выделяющейся коричневатой латеральной полосой близ светлых пятен. Ширы, покрывающие брюшные тергиты, светло-коричневые. Фронтальные бугорки не развиты. FS щетинки (180—240 мкм) сидят на небольших цоколях (25—30 мкм), расположены на уровне заднего края основания чехлов антенн; кпереди от них на глазных чехлах по 2 Ro -щетинки (75—162 мкм). Орган дыхания коричневый, длиной 280—366 мкм, дистально заострен, вся его поверхность покрыта шипиками, $TH : AM = 8.1 - 13.0$. Число и размеры (мкм) щетинок на груди с одной стороны: $MAps_{1-2} - 115-210$; $Laps_1 - 60-108$; $Pc_1 - 144-192$; $Pc_2 - 120-150$; $Pc_3 - 84-120$; нижняя грудная (h) — 60—66; $Dc_1 - 90-126$; $Dc_2 - 120-156$; $Dc_3 - 84-95$; $Dc_4 - 96-132$. Щетинки

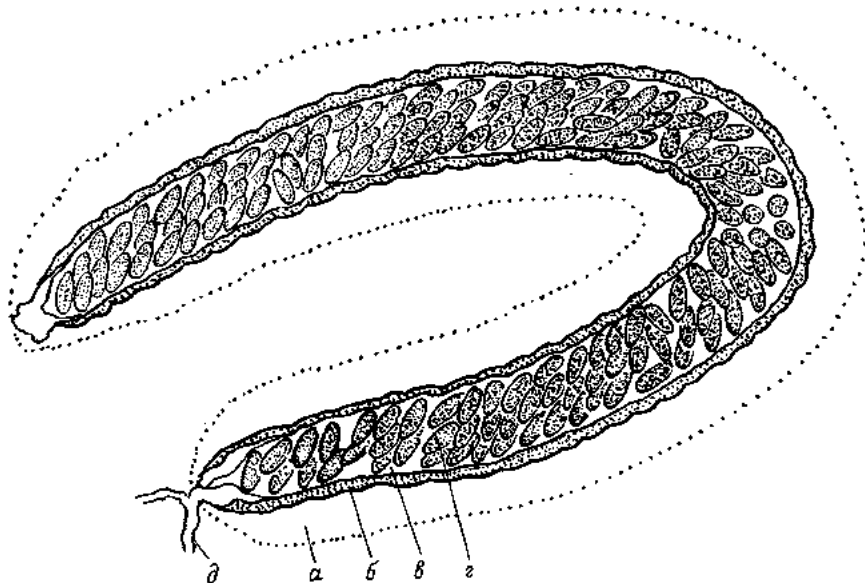


Рис. 6. Кладка *Acricotopus longipalpus* Reiss.

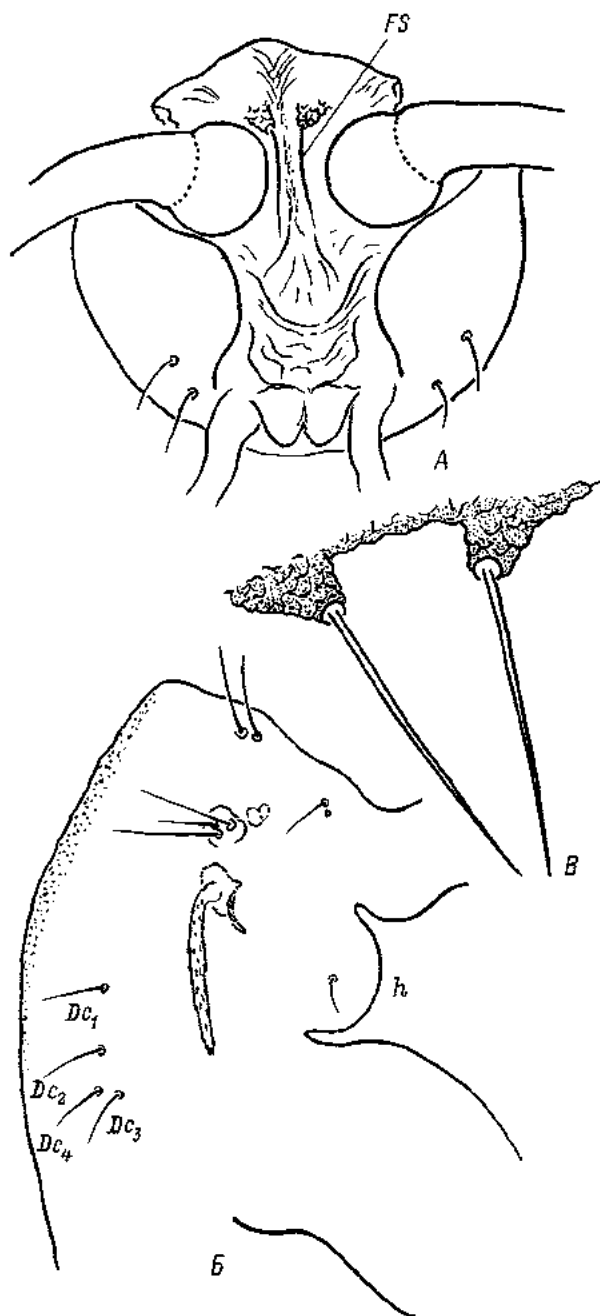
а — наружный слой слизи; б — средний слой слизи; в — внутренняя слизь; г — яйца; д — слизистая пень.

Dc_1 , Dc_2 и Dc_4 расположены по прямой линии, Dc_3 немного ниже Dc_4 .

PB на II сегменте едва развиты, на I и III — отсутствуют. На II тергите близ заднего края имеется полоса крупных шипов (40—75) разного строения, расположенных в 2 ряда. В переднем ряду шипы серповидно изогнуты, с гладким наружным краем или с добавочным наружным зубцом, в заднем — с треугольной вершиной и слабоизогнутым внутренним игловидным зубцом, по краям расположены одиночные прямые треугольные шипы. I, VII и VIII брюшные тергиты голые; на II—VI в середине сегментов парные группы шипов, сидящие на невысоких округлых или овальных выпуклостях, размер шипов в группах увеличивается от переднего к заднему сегменту; кроме того, на II тергите имеются узкая короткая продольная срединная полоса из мелких шипиков и анальная поперечная; на III—V — по 2 анальные поперечные полосы, из них в передней полосе шипики, направленные вершинами назад, в задней — вперед; на VI — одна анальная полоса, шипики в ней

Рис. 7. Детали строения куколки *Acricotopus longipalpus* Reiss.

А — головная часть экзuvia спереди; Б — грудная часть экзuvia сбоку; В — фронтальные щетинки (*FS*) на цоколях; Г — орган дыхания; Д — I—VIII тергиты и анальный плавник; Е — латеральный край VIII сегмента; Ж — тусов шипов на выпуклости близ заднего края II тергита; *PB* — кукольные почки II сегмента; *h* — пиналсегурные щетинки. Остальные обозначения в тексте.



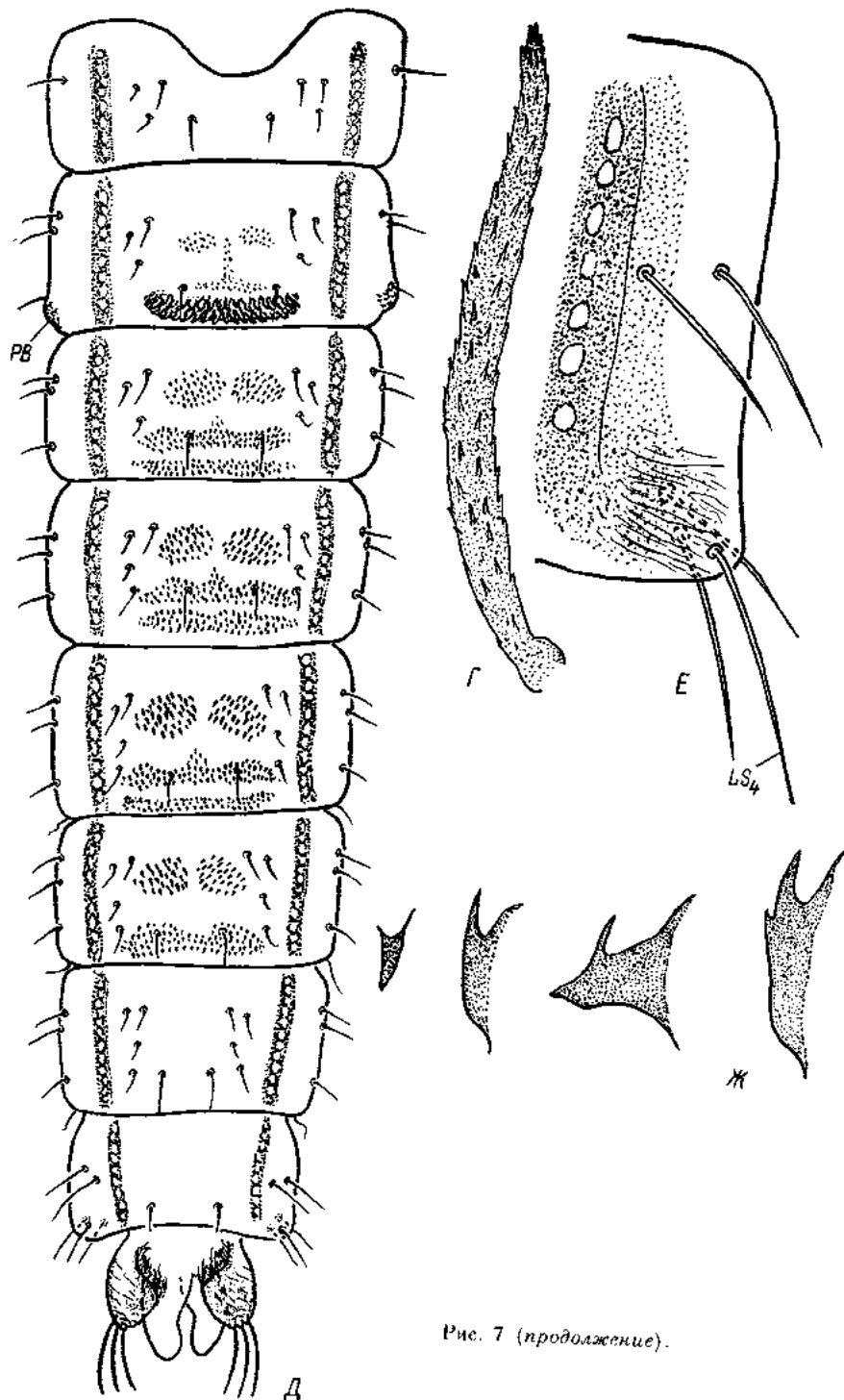


Рис. 7 (продолжение).

ориентированы вершинами назад. Латеральные края тергитов голые.

PSA развиты на IV—VII стернитах; поля из очень мелких шпичиков имеются на всех стернитах: на II—IV они расположены близ боковых краев вдоль всего сегмента и в середине у переднего края, на V—VIII — небольшие парные поля близ переднего края по сторонам сегментов.

Длина дорсальных щетинок 42—108 мкм; D_3 наиболее короткая (42—48 мкм), едва различимая, расположена на одной прямой линии с D_2 и D_4 , между ними. Длина латеральных щетинок 42—180 мкм; *LS* на I—III сегментах сидят на коротких цоколях, LS_4 VIII сегмента (96—162 мкм) не длиннее других латеральных щетинок того же сегмента.

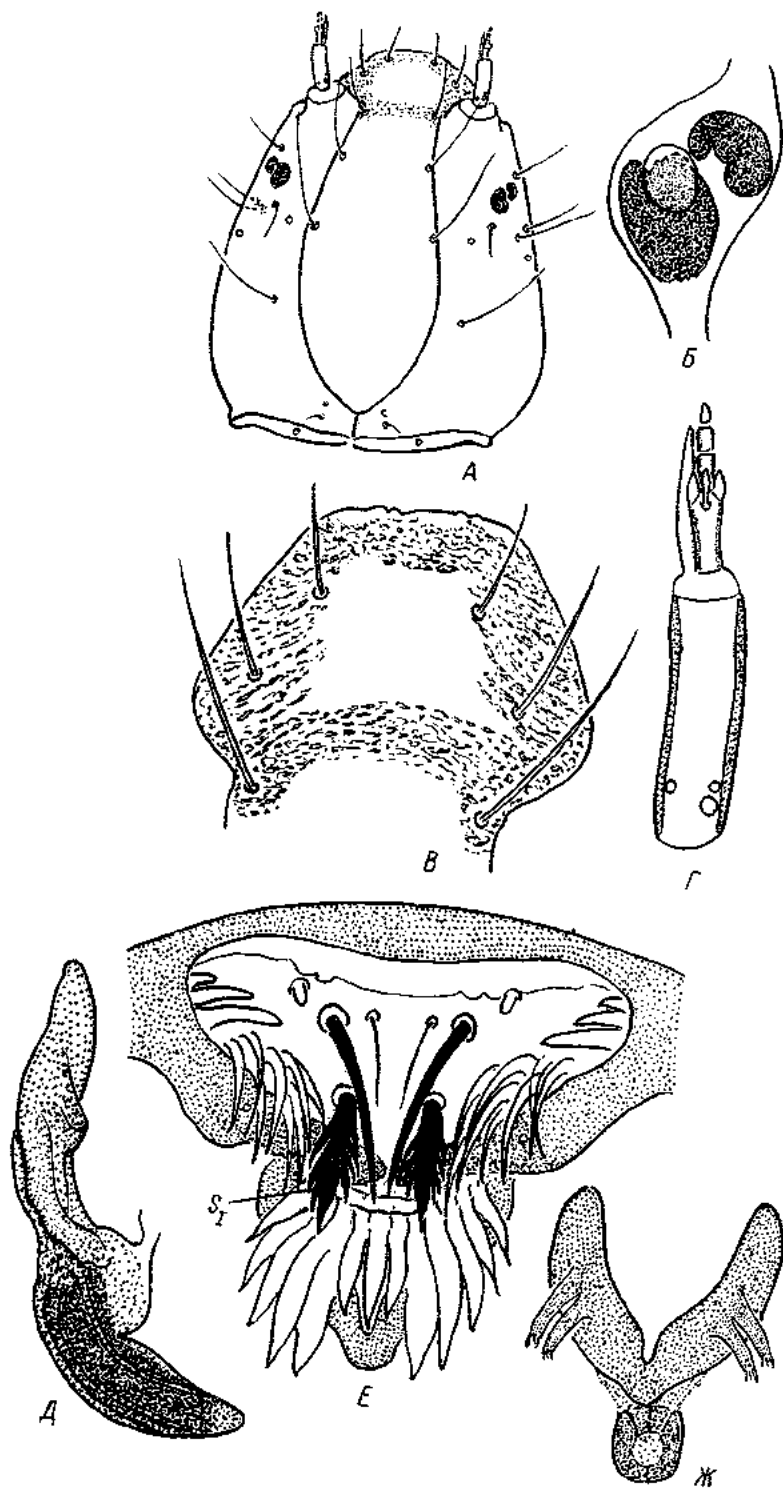
Число щетинок на брюшных сегментах с одной стороны

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
<i>D</i>	3	4	4	5	5	5	5	0—1
<i>LS</i>	1	3	3	3	3—4	4	4	4—5
<i>V</i>	1	3	3	3	4	4	4	0

Длина анального плавника (150—180 мкм) значительно меньше его ширины (235—240 мкм); лопасти светло-коричневые, широко расставлены, их вершины округлые с 3 мощными (120—175 мкм) желто-коричневыми щетинками, почти равными длине плавника.

Личинка IV возраста (рис. 8, 9). Длина 5—7 мм, ширина головной капсулы 390—460 мкм. Тело зеленовато-серое с мраморным рисунком на грудных сегментах. Головная капсула желто-коричневая или коричневая; затылочный склерит темно-коричневый или черный; поверхность головы без зернистой скульптуры; клипеус желтый, близ боковых краев, спереди и сзади с мелкой зернистой скульптурой, в срединной части голый; эпистомальный шов не развит; фронтальный склерит в задней половине удлинено-овальной формы, наибольшая его ширина 185—240 мкм, длина щетинок 70—150 мкм; длина коронарного шва 50—63 мкм; глаза состоят из 2 темных пятен: переднего — почковидной формы, заднего — неправильной округлой формы, между ними расположена светлая овальной формы линза. Хетотаксия головы обычная.

Антенны пятичлениковые, составляют $\frac{1}{5}$ длины головы и $\frac{1}{2}$ мандибулы (длина мандибулы 213—232 мкм, антенны — 110—120 мкм). Базальный членик в 3.2—4 раза длиннее своей ширины, близ его основания крупный кольцевой орган и 2 мелкие поры, из которых 1 расположена над кольцевым органом, другая — на этом же уровне на противоположном крае. Длинная ветвь сенсиллы первого членика достигает вершины четвертого или пятого членика, короткая — середины третьего; лаутерборновы органы едва превышают половину длины третьего членика, между ними имеется светлая палочковидная сенсилла. Длина члеников



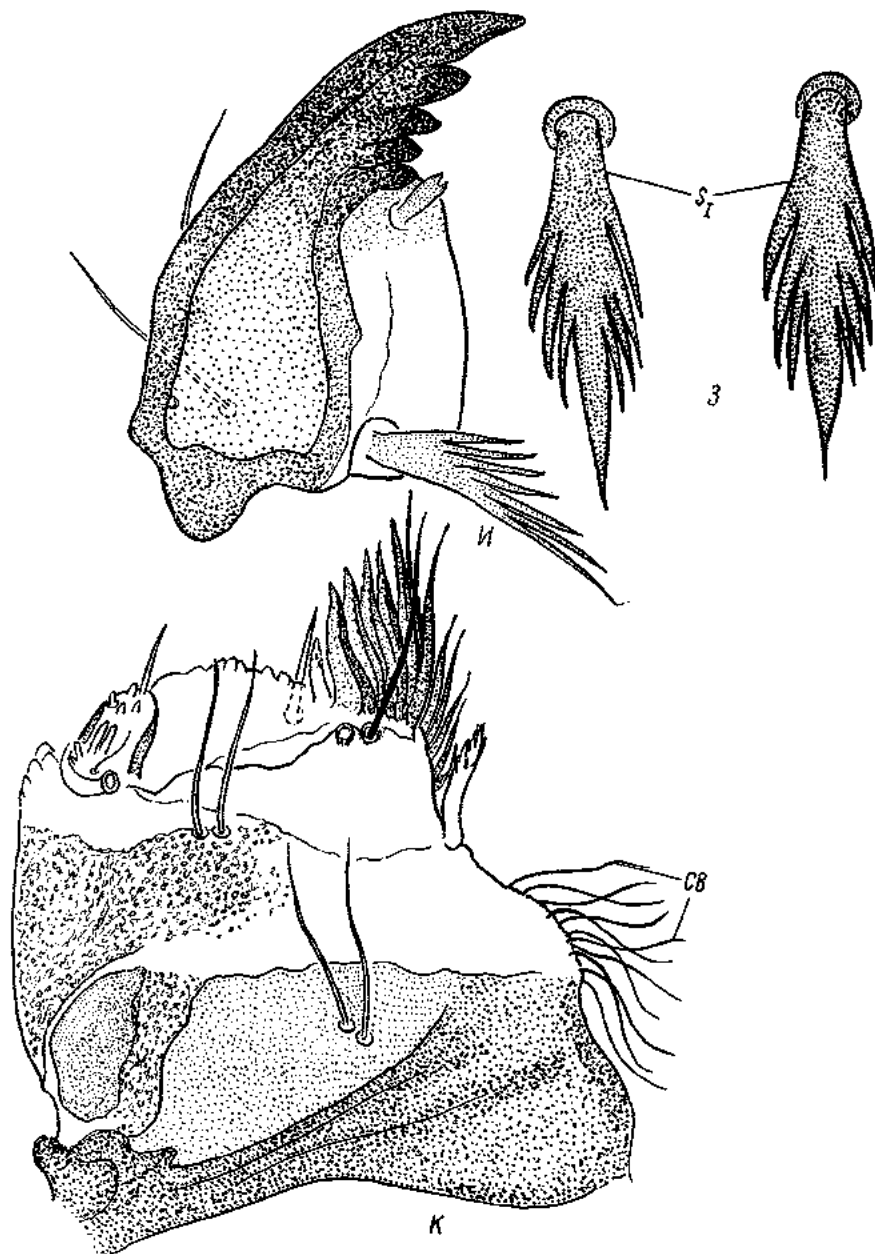


Рис. 8. Детали строения личинки IV возраста *Acricotopus longipalpus* Reiss.

А — голова сверху; Б — глаз; В — клипеус сверху; Г — антенна; Д — премадибула; Е — лабрум и эпифаринкс; Ж — эпифарингеальный склерит с хетоидами; З — передние щетинки (S_1) лабрума; И — мандибула; К — максилла снизу; Л — максилла сверху; М — подставка высточки; Н — дорсальная папилла; О — центральная папилла; П — задний конец тела. СВ — борода по внутреннему краю близ основания максиллы. PG — гребенчатые лопасти галеолапции отсутствуют.

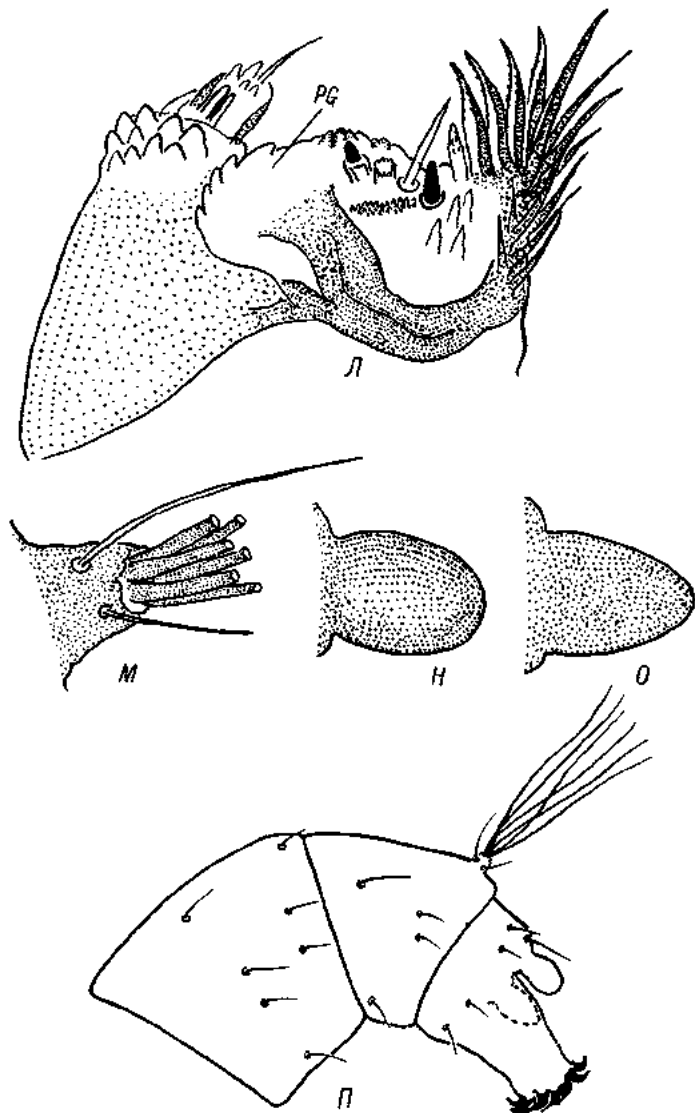


Рис. 8 (продолжение).

антенны ($n=12$), мм: 69(60–75), 20(18–21), 8(7–9), 7(6–8), 5.5(5–6). $AR=1.5-1.8$.

Лабрум. Щетинки $S_{II}-S_{IV}$ обычные. S_I расщеплены по краям на 6–10 разноразмерных лопастей, из них вершинная лопасть более крупная, другие короткие и узкие. По обе стороны от $S_{II}-S_{IV}$ расположены 2 группы хетоидов: 7–9 длинных узких (большинство из них зазубрены близ вершины) и 3 более коротких простых, уменьшающихся по длине к заднему краю.

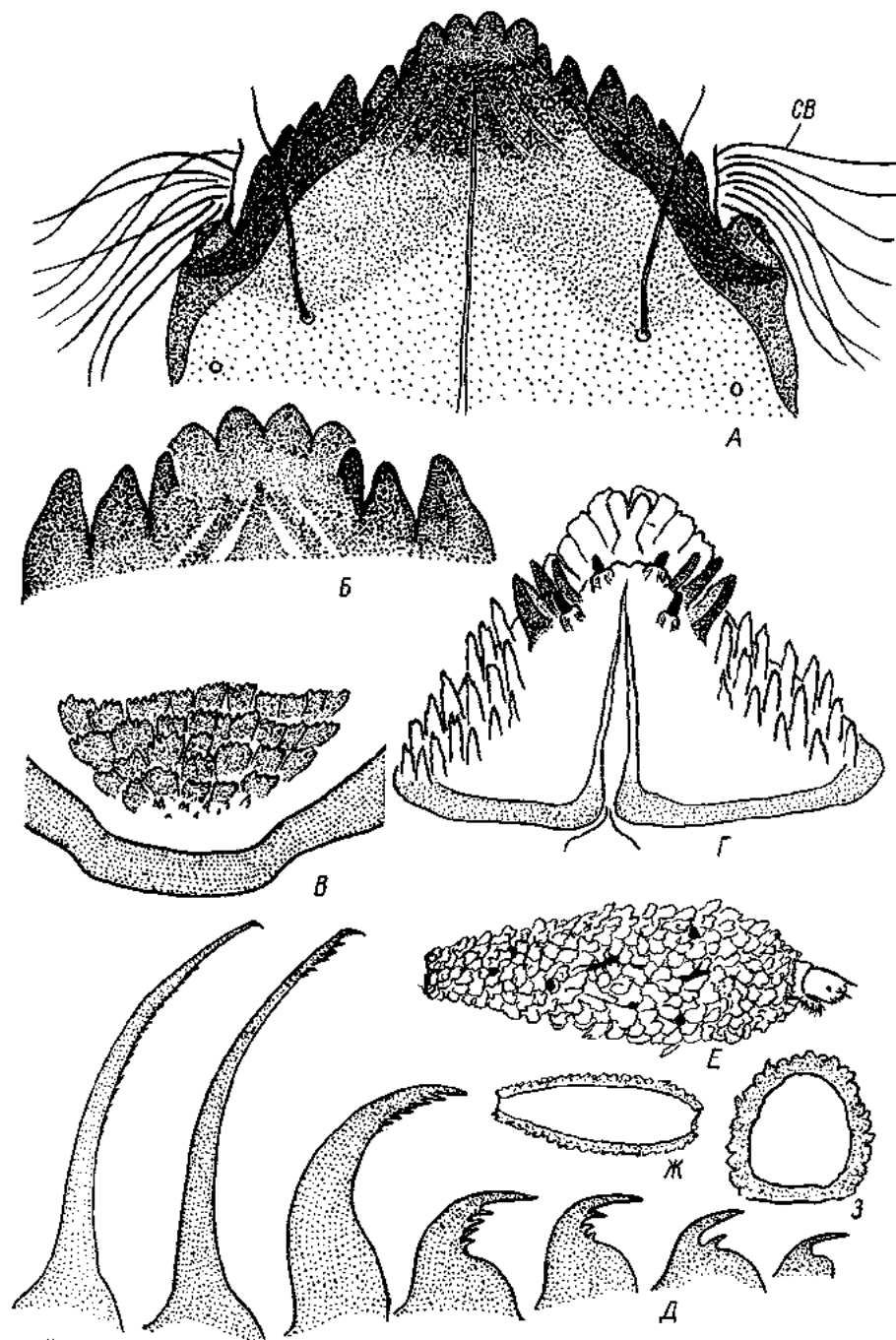


Рис. 9. Детали строения личинки IV возраста *Acricolopus longipalpus* Reiss.

А — ментум снизу (общий вид) и бородки максиллы (CB); Б — ментум сверху (срединные и 3 пары боковых зубов); В — гипофарингеальный склерит и «терка»; Г — прементум; Д — типы крючков на передних ложнопальцах; Е — домик (общий вид); Ж — продольный разрез домика; З — поперечный разрез домика.

Эпифарингеальный гребень состоит из 3 плоских ланцетовидных зубцов, из них медиальный едва длиннее латеральных. По обе стороны от гребня 5 разноразмерных хетоидов с гладкими краями, под ними на гипофарингеальных склеритах по паре палочковидных хетоидов, их вершины с бахромой.

Премандибула с одним вершинным и одним внутренним зубцами. Премандибулярная бородака отсутствует.

Мандибула. Желто-коричневая, вершинная зубчатая часть темно-коричневая или черная, с 4 истинными и 1 хорошо выраженным ложным зубцом. Длина вершинного зубца равна общей ширине основания взятых вместе второго и третьего зубцов или редко едва больше их. Щетинка под зубцами плоская, на вершине двулостная. Внутренняя щетинка близ основания мандибулы расщеплена на 6—7 разноразмерных ветвей, из них 4 близ вершины по внутреннему краю зазубрены и 2—3 простые.

Максилла по строению сходна с таковой *Acricotopus lucens* (Zett.) [7]. Отличие: светлые гребенчатые пластинки на поле галеа (PG) отсутствуют; бородака (CB) по внутреннему краю близ основания максиллы из 9—12 длинных волосков (65—90 мкм).

Ментум с 4 срединными и 6 парами боковых зубцов, из них срединные значительно светлее черно-коричневых боковых. Медиальные срединные зубцы немного выше латеральных (перед окукливанием обычно все срединные зубцы стираются и выглядят одноразмерными); первые боковые зубцы самые маленькие, значительно короче срединных и приблизительно на $\frac{1}{2}$ ширины прикрыты их основанием; третьи боковые — наиболее длинные и широкие, их вершины расположены на уровне вершин вторых зубцов; вершины третьего-шестого зубцов расположены по одной прямой линии; общая ширина основания 4 срединных зубцов равна ширине третьего-шестого боковых вместе взятых. Близ задних углов ментума хорошо видны бородаки (CB), сидящие по внутреннему краю максиллы. Расстояние от вершины срединных зубцов до заднего края головной капсулы — 226—294 мкм.

Гипофаринкс с желто-коричневым широким склеритом; гипофарингеальная «терка» состоит из 4—5 рядов зазубренных по переднему краю пластинок.

Прементум на вершине с 1 двураздельным и 4 парами светлых пластинок, зазубренных на вершине; кзади от них с каждой стороны по 2 двучлениковые сенсиллы, 3 мощных хетоида и группа (15—20) расположенных в 3 ряда светлых разноразмерных хетоидов.

Грудные и брюшные сегменты тела с короткими и тонкими щетинками. Коготки передних ложноножек светлые и близ вершины зазубрены по внутреннему краю, на подталкивателях — обычные. Анальные папиллы короткие (85—138 мкм), равны $\frac{1}{2}$ длины подталкивателей. Подставки кисточек сзади, медиально черные, к основанию едва расширены, их длина почти равна ширине (36—54, 35—42 мкм), передняя боковая щетинка (105—180 мкм) в 1.3—2 раза длиннее задней (81—96 мкм). В кисточке подставки 6 длинных (600—730 мкм) щетинок.

Вид хорошо опознается по отсутствию щетинок на клипеусе, числу и расположению щетинок *Dc* на среднеспинке, *mb* и *lb* на брюшных тергитах (в один ряд), индексам антенны у самца и самки; куколка — по наличию 5 пар латеральных и 1 пары дорсальных щетинок на VIII сегменте; личинка — по наличию внут-

Таблица 2

Отличительные признаки 2 видов рода *Acricolopus* Kieffer

Признак	<i>Acricolopus longipalpus</i> Reiss	<i>Acricolopus lucens</i> (Zett.) (по: [7])
Самец		
Антенна	$AR=3.35-4.0$	$AR=1.30-2.18$
Отношение длины максиллярного щупика к ширине головы	$PL: HW=0.63-0.71$	$PL: HW=0.44-0.50$
Максиллярный щупик	Членики длинные	Значительно короче
Щетинки на клипеусе	Отсутствуют	Имеются
Число щетинок на среднеспинке	$Dc - 3-8$	$Dc - 9-21$
Щетинки Sz на Ta_1P_{II}	Имеются	Отсутствуют
Число щетинок на тергитах ($mb+lb$)	На III — 13—21; на IV — 17—25, расположены в 1 ряд	На III — 33—42; на IV — 37—53, расположены в 2—3 ряда
Самка		
Антенна	7-й членик с 2 преапикальными щетинками	7-й членик с 1 преапикальной щетинкой
Максиллярный щупик	Членики длинные	Значительно короче
Щетинки клипеуса и внутренние вертикальные (IV)	Отсутствуют	Имеются
Число щетинок на тергитах ($mb+lb$)	На III — 15—20; на IV — 17—25, расположены в 1 ряд	На III — 39—46; на IV — 39—51, расположены в 2—3 ряда
Число щетинок Sz на Ta_1P_{II} и P_{III}	На P_{II} — 38—45; на P_{III} — 40—46	На P_{II} — 68—92; на P_{III} — 83—111
Сперматеки	Удлиненно-овальные	Овальные
Число щетинок на VIII стерните с одной стороны	1—6	>6
Куколка		
Орган дыхания	По всей длине покрыт шипиками	В базальной $1/3$ голый
Число щетинок на VIII сегменте с одной стороны	$LS - 4-5, D - 1, V - 0$	$LS - 4, D - 2, V - 1$
Длина вершинных щетинок на лопастях анального плавника	120—175 мкм	270—300 мкм
Личинка		
Антенна	$AR=1.5-1.8$	$AR>2$
Мандибула	Внутренняя щетинка имеется	Внутренняя щетинка отсутствует
Передние щетинки лабрума	S_1 расщеплены на 6—10 лопастей	S_1 расщеплены на 2—4 лопасти
Ментум	Срединный зубец состоит из 4 ясно выраженных зубцов	Срединный зубец простой или с 3 зарубками по переднему краю

ренной щетинки на мандибуле, строению передних щетинок (S_1) лабрума (расщеплены на 6—10 лопастей) и срединного зубца ментума (состоит из 4 зубцов).

З а м е ч а н и я. Самец и самка (без иллюстраций) кратко описаны Райссом [11], в распоряжении которого было по 1 экз. того и другого пола. Личинка также фрагментарно с фотографиями ментума и антенны по 2 экз. описана Ковнадским [9] как *Psectrocladius* sp (?). Тщательно изучив морфологию вида на всех стадиях развития, мы пришли к выводу, что имаго из Непала, описанные Райссом [11], и личинка из Афганистана, описанная Ковнадским [9], относятся к одному виду — *Acricotopus longipalpus*.

Вид близок к *A. lucens* (Zett.), но рядом признаков по имаго, куколке и личинке отличается от него (табл. 2).

Б и о л о г и я. Личинки обитают в небольших мелких (0.5—0.8 м) стоячих и слабoproточных водоемах (приозерных лагунах, остаточных водоемчиках, ямах и лужах), значительно реже встречаются в затишных участках рек и в прибрежье озер на глубинах до 1 м. Строят бочонкообразной формы эластичные молочно-желтого цвета домики трубки (рис. 9, *E—З*), которые прикрепляют к различным субстратам (дно водоема, камни, скопления водорослей, растительность). Живут на илах, в обрастаниях дна из мха или водорослей, на камнях, покрытых илом или обрастаниями, на допной растительности и растительном детрите. Судя по содержанию кишечника, питаются преимущественно разнообразными водорослями и частично детритом. У личинок, помещенных в аквариумы с другими хирономидами и олигохетами, хищничества не наблюдалось.

Моноциклический. Лёт имаго в разных водоемах происходит с 12—17 июля по 10 августа. Рои, как и у предыдущего вида, небольшие, сформированы из 20—30 особей. Роятся от 0.5 до 1.5 м над поверхностью земли, травы и камней.

Р а с п р о с т р а н е н и е. СССР: Восточный Памир (озера Яшилькуль, Булункуль, Зоркуль, Каракуль, Большой Кукджигит и близ оз. Сасыккуль), Киргизская ССР (оз. Сонг-Кёль). Непал и Афганистан.

Вид найден на высотах от 3000 до 5400 м над уровнем моря.

Литература

1. Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae) // Л., 1970. № 102.
2. Brundin L. Chironomiden und andere Bodenthiere der südschwedischen Urgebietsen // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 1956. N 37.
3. Cranston P. S. A key to the larvae of the British Orthocladiinae (Chironomidae) // Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. 1982. N 45.
4. Cranston P. S., Oliver D. R., Saether O. A. The larvae of Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region — Keys and diagnoses // Entomol. scand. 1983. Suppl. 19.
5. Edwards F. W. British non-biting midges (Chironomidae) // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. 1929. Vol. 77, pt. 2.

6. Goetghebuer M. Tendipedidae (Chironomidae). Subfamilie Orthocladiinae // Lindner: Die Fliegen der Palaearktischen Region. Stuttgart, 1940—1950. Bg 137, 144, 148, 152, 162 (13 g).
7. Hirvenoja M. Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihren Verwandten (Diptera, Chironomidae) // Ann. zool. fenn. 1973. N 10.
8. Kieffer J. J. Chironomides nouveaux ou peu connus de la region palearctique // Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle, 1921. N 29.
9. Kownacki A., Wojtusik J., Zurek R. New and rare species of Rotatoria, Cladocera and Chironomidae (Diptera) for the aquatic fauna of Afghanistan // Acta hydrobiol. 1976. T. 18, N 3.
10. Pinder L. C. V. A key to adult males of the British Chironomidae (Diptera) // Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. 1978. Vol. 1, 2, N 37.
11. Reiss F. Neue Chironomiden-Arten (Diptera) aus Nepal // Khumbi Himal. 1968. Bd 3. Lfg 1.
12. Saether O. A. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera, Chironomidae) // Entomol. scand. 1980. Suppl. 14.
13. Thienemann A. Chironomiden-Metamorphosen: X. *Orthocladius-Dactylocladius* (Diptera) // Stettin. entomol. Ztg. 1935. Vol. 96.

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВ
CHIRONOMUS ГРУППЫ PLUMOSUS
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE). ЛИЧИНКИ**

Полиморфизм и эвритопность *Chironomus plumosus* (L.) долгое время заставляли сомневаться в неделимости этого вида. Однако на основе лишь морфологического анализа разрешить эту проблему не удавалось. Выделенные по окраске имаго вариететы [21] и по степени развития вентральных отростков личиночные формы [13] имели переходы между всеми вариантами. Использование цитогенетических методов [22, 23] положило начало новому этапу в изучении систематики рода *Chironomus* Mg. Анализ дисковой структуры политенных хромосом из слюнных желез личинок позволил выделить так называемые кариотипические расы *Ch. plumosus* (L.) [6—9]. Разработка биохимической диагностики [26] еще более расширила возможности систематиков-хирономидологов. Комплексный анализ кариотипа, изоферментов, морфологии и биологических особенностей дал основание для описания 3 новых видов, отнесенных авторами к группе *plumosus* [20, 27]. В Канаде найден близкий к *Ch. plumosus* вид, отличающийся от него кариотипическими и морфологическими особенностями [24]. Изучение гемоглобинов личинок *Chironomus* методом диск-электрофореза [18] послужило предпосылкой для выделения *Ch. agilis* Schobanov et Djomin [19] и *Ch. entis* Schobanov sp. n. Описания кариотипа, имаго и куколки последнего будут даны особо. *Ch. bonus* Shilova et Djvarscheischvili, описанный по морфологии самца [15] после предварительного анализа электрофоретического спектра гемоглобинов, кариотипа и морфологии всех стадий развития, отнесен нами также к группе *plumosus*. Таким образом, в эту группу входят 8 известных на сегодняшний день видов: *Ch. plumosus*, *Ch. bonus*, *Ch. muratensis* Ryser et al., *Ch. nudiventris* Ryser et al., *Ch. balatonicus* Devai et al., *Ch. vancouveri* Michailova et Fischer, *Ch. agilis*, *Ch. entis* sp. n.

Недостаток информации о морфологии перечисленных видов существенно ограничивает возможности биологов различного профиля в изучении группы *plumosus*. В настоящем исследовании предпринята попытка найти морфологические критерии, позволяющие диагностировать 7 видов из Европы и Сибири, входящих

в эту группу, и на основе полученных данных проанализировать филогенетические отношения между ними.

М а т е р и а л о м послужили личинки IV возраста, собранные в разнотипных водоемах центра европейской части СССР, Карелии, Сибири, Эстонии, Белоруссии и Грузии. Всего проанализировано более 1300 личинок, относящихся к 7 видам.

Ch. agilis — Рыбинское водохранилище, оз. Неро (Ярославская обл.), оз. Белое (Вологодская обл.).

Ch. balatonicus — пруд в пгт Усть-Ижора (Ленинградская обл.), пруд близ г. Бердска (Новосибирская обл.).

Ch. bonus — оз. Паравани (Грузинская ССР).

Ch. entis — пруд в г. Белозерске, оз. Моткозеро (Вологодская обл.), пруд в пгт Усть-Ижора (Ленинградская обл.), оз. Валгута-Мустьярв (Эстонская ССР).

Ch. muratensis — Рыбинское водохранилище (Ярославская обл.), оз. Боровское (Новгородская обл.), оз. Красное (Ленинградская обл.), пруд Серебка (г. Ленинград), пруд близ г. Бердска (Новосибирская обл.).

Ch. nudiventris — оз. Красное (Ленинградская обл.), оз. Белое (Белорусская ССР).

Ch. plumosus — Рыбинское водохранилище, пруд в с. Григорово, оз. Плещеево, оз. Неро (Ярославская обл.), пруд в г. Белозерске (Вологодская обл.), оз. Короцкое (Новгородская обл.), оз. Красное, пруд в пгт Усть-Ижора (Ленинградская обл.), пруд близ г. Бердска (Новосибирская обл.), оз. Валгута-Мустьярв (Эстонская ССР).

М е т о д и к а. После отбора гемолимфы личинок фиксировали в индивидуальных промаркированных пробирках со спирт-уксусной смесью (3 : 1). У фиксированных личинок отсекали голову и задний конец тела, из которых готовили препараты в жидкости Фора. Приготовление препаратов хромосом из слюнных желез личинок проводилось по общепринятой методике [14]. О подготовке проб для фиксирования в полиакриламидном геле и режиме электрофореза сообщалось ранее [18]. Для проб гемолимфы, фореграмм, препаратов хромосом и морфологических препаратов сохраняли единую маркировку. Это позволяло для каждой личинки проводить тройной диагноз: по электрофоретическому спектру гемоглобинов, кариотипу и морфологии. Только морфологический диагноз использован в 2 случаях: при изучении коллекционного материала *Ch. agilis* из оз. Белого Вологодской обл. и при изучении фиксированных в растворе формалина личинок *Ch. nudiventris* из оз. Белого Белорусской ССР. Изучение морфологических признаков проводили при помощи стереомикроскопа МБС-1, микроскопов МБИ-3 и «Amplival». При исследовании изменчивости формы ментума и окраски головы препараты фотографировали, используя микрофотонасадку «mf-matik». Из фотографий составляли вариационные ряды, по ним определяли крайние и наиболее характерные варианты, которые впоследствии зарисовывали.

ОБОЗНАЧЕНИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ

<i>agi</i>	— <i>Chironomus agilis</i> ;	
<i>bal</i>	— <i>Ch. balatonicus</i> ;	
<i>bon</i>	— <i>Ch. bonus</i> ;	
<i>ent</i>	— <i>Ch. entis</i> ;	
<i>mur</i>	— <i>Ch. muratensis</i> ;	
<i>nud</i>	— <i>Ch. nudiventris</i> ;	
<i>plu</i>	— <i>Ch. plumosus</i>	
<i>f. l. p.</i>	— forma larvalis plumosus ***	вентральные отростки длиннее подтал- кивателей
<i>f. l. p.-r.</i>	— forma larvalis plumosus-reduc- tus ***	развиты только задние вентральные от- ростки
<i>f. l. r.</i>	— forma larvalis reductus ***	вентральные отростки редуцированы
<i>f. l. s.</i>	— forma larvalis semireductus ***	вентральные отростки короче подталки- вателей
<i>A1</i>	—	длина первого членика антенны
<i>A2-5</i>	—	совокупная длина второго-пятого чле- ников
<i>AR *</i>	— antennal ratio	индекс антенны **
<i>AF</i>	— antennalis fulcrum	цоколи антенны **
<i>Bl *</i>	— blade	сенсилла антенны **
<i>CP *</i>	— coronal pores	затылочная пора **
<i>CR</i>	— capitati ratio	индекс головы
<i>FA *</i>	— frontoclypeal apotome	фронтальный склерит (фронтоклипеус)
<i>M *</i>	— mentum	ментум **
<i>M1</i>	—	расстояние между наружными краями первых боковых зубцов ментума
<i>M2</i>	—	расстояние между наружными краями вторых боковых зубцов ментума
<i>MB</i>	— maxillaris basis	основание максиллы **
<i>Mc</i>	—	ширина основного срединного зубца ментума (без добавочных)
<i>mLC</i>	— minimus longitudo capitati	минимальная длина головы ****
<i>Mm</i>	—	ширина срединного зубца ментума (основного и добавочных)
<i>MSu *</i>	— median suture	ложный шов **
<i>Po *</i>	— postoccipital margin	затылочный склерит **
<i>Pp</i>	— porus parietalis	теменные поры
<i>PSm</i>	— popus submenti	поры субментума
<i>S1 *, S2 *</i>	— labral setae	щетинки лабрума **
<i>S3 *</i>	— clypeal setae	щетинки клипеуса
<i>S4 *, S5 *</i>	— frontal setae	фронтальные щетинки **
<i>S6 *</i>	— suborbital seta	надглазничные
<i>S7 *</i>	— supraorbital seta	щетинки **
<i>S8 *</i>	— parietal seta	теменные щетинки **
<i>S9 *, S10 *</i>	— genal setae	щечные щетинки **
<i>S12 *</i>	— coronal setae	затылочные щетинки **
<i>SSm *</i>	— setae submenti	щетинки субментума
<i>SuR</i>	— sulculus radialis	радиальные бороздки (вентроменталь- ных пластинок)
<i>Te *</i>	— tentorium	тенториум
<i>TLt *</i>	— lateral tubules	латеральные отростки **
<i>TV *</i>	— ventral tubules	вентральные отростки **
<i>Vmp *</i>	— ventromental plate	вентроментальные пластинки **

* Цитировано по: [28]; ** то же по: [10]; *** то же по: [13]; **** то же по: [5].

В большинстве термины, предложенные Сэтером [28], соответствуют тем, которые применяются в СССР [10]. В некоторых случаях различия в названиях носят непринципиальный характер: blade (лапиния, лепесток) — сенсилла усика; coronal setae (коронарные щетинки) — затылочные щетинки и т. д. Существенные разногласия наблюдаются при сопоставлении мнений разных авторов о строении фронтально-клипеальной и лабральной областей. Одни считают, что клипеус и фронтальный склерит у личинок рода *Chironomus* слиты в одно целое — фронтоклипеус [1, 28, 31]. По мнению других, эти структуры обособлены друг от друга [10, 13, 32]. Отсюда идет несоответствие терминов, характеризующих хетотаксию лабрума, клипеуса и фронтального склерита. В данной работе за основу взяты обозначения и термины, предложенные Сэтером [28].

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИЗНАКОВ

Личинки всех видов *Chironomus* группы *plumosus* достигают 20 мм и более. Использование в систематике размеров личинок весьма проблематично в связи с чрезвычайной вариабельностью этого признака в онтогенезе и в различных условиях обитания [10, 17].

По размерам личинок IV возраста на 4–7 фазах развития [2] виды можно ранжировать следующим образом: *Ch. entis*, *Ch. bonus*, *Ch. plumosus* — 20–28 мм¹; *Ch. agilis* — 20–24 мм; *Ch. balatonicus* — 19–22 мм; *Ch. muratensis*, *Ch. nudiventris* — 16–20 мм.

Знание размеров тела часто позволяет при разборе живого материала с достаточно высокой вероятностью различать симпатрично обитающих личинок группы *plumosus*.

Изменчивость длин латеральных и вентральных отростков (на VII и VIII брюшных сегментах соответственно) подробно изучена на 3 видах (*Ch. plumosus*, *Ch. muratensis*, *Ch. agilis*), собранных в Рыбинском водохранилище (рис. 1). В остальных случаях учитывали принадлежность видов к личиночным формам [13] (рис. 2).

Ширина головной капсулы личинок IV возраста значительно варьирует внутри каждого изученного вида. Ранжировав виды по этому признаку, получили ту же последовательность, что и по размерам тела: *Ch. entis* — 0.77–1.04 мм; *Ch. bonus* — 0.89–0.97 мм; *Ch. plumosus* — 0.69–0.99 мм; *Ch. agilis* — 0.68–0.91 мм; *Ch. balatonicus* — 0.77–0.90 мм; *Ch. nudiventris* — 0.72–0.83 мм; *Ch. muratensis* — 0.64–0.83 мм.

При изготовлении препаратов головная капсула деформируется (сплющивается), поэтому измерение ее ширины на коллекционном материале практически исключается. Характеризуя размеры и пропорции головы, мы использовали показатели наименьшей

¹ Собственные данные, литературные не приводятся из-за сомнений в правильности определения вида.

длины головы (этот признак применялся ранее Н. С. Калугиной [3], А. А. Линевиц и Э. А. Ербаевой [5]), расстояние между щетинками субментума ($SSm-SSm$) и индекс головы (CR), которые остаются неизменными после препарации личинок,

$$CR = \frac{mLC}{SSm - SSm}.$$

Сравнение этих показателей (mLC , $SSm-SSm$, CR) с длиной и шириной головы на примере случайной выборки *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища позволяет убедиться в их более низкой вариабельности (табл. 1) и меньшей изменчивости в межличиночный период (табл. 2). Это свидетельствует о более высокой таксономической ценности mLC , $SSm-SSm$ и CR .

По расстоянию между щетинками субментума *Ch. nudiventris* отличен от *Ch. bonus* и *Ch. entis*. При попарном сравнении видов по наименьшей длине головы выделены различия в 6 случаях. По индексу головы найдено 3 хиатуса, причем между видами, которые не различались достоверно по $SSm-SSm$ и mLC (табл. 3).

При изучении ментума измеряли расстояние между наружными сторонами первых и вторых боковых зубцов, ширину срединного зубца вместе с добавочными и без них (Mc), подсчитывали соотношения между изученными параметрами. Среди полученных показателей лишь 4 оказались диагностически информативными — $M2$, $M1$ и Mm (рис. 3; табл. 4). Из них наибольшей ценностью обладает $M2$ — при попарном сравнении видов по этому признаку в 7 случаях отмечены хиатусы.

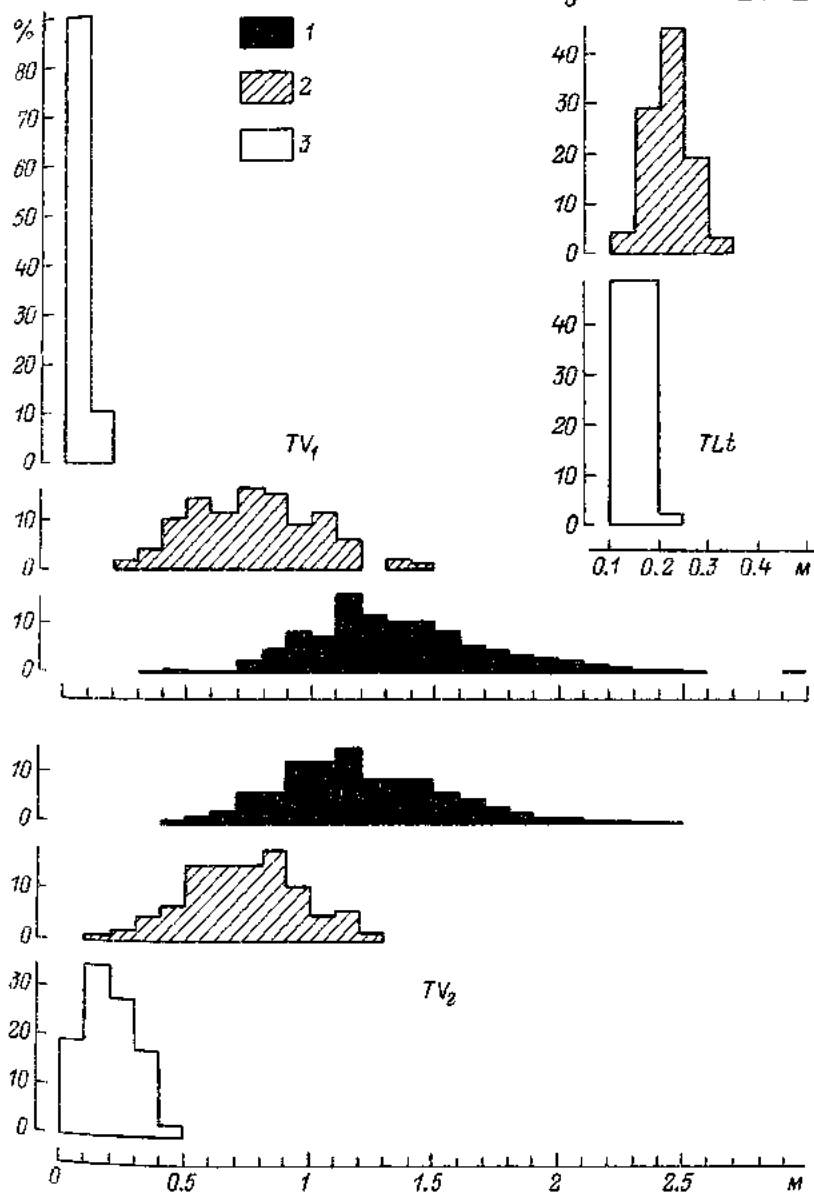
Математически описать форму зубцов ментума весьма затруднительно. Предпринятые нами попытки найти межвидовые различия по высоте зубцов и соотношениям их высоты и ширины к положительному результату не привели. Тем не менее некоторые габитуальные особенности строения ментума присущи видам группы *plumosus* (рис. 4) и использованы в описании.

Измеряли длину первого членика ($A1$) и совокупную длину 2—5 члеников ($A2-5$) (рис. 3), по которым находили индекс антенны (AR). Общая длина члеников со второго по пятый составляла 68—105 мкм, распределения значений этого параметра перекрывались у всех изученных видов (рис. 5; табл. 5). По $A1$ и AR выделяются *Ch. entis* и *Ch. bonus*, причем минимальные значения $A1$ у *Ch. entis* (210 мкм) всегда превышали его максимумы у других животных (табл. 5).

При диагностике видов имеет значение форма первого членика — у *Ch. agilis*, *Ch. balatonicus*, *Ch. bonus*, *Ch. entis* и *Ch. plumosus* он стройный, конусовидный, в основании заметно шире, чем в апикальной части. У *Ch. muratensis* и *Ch. nudiventris* сечение

Рис. 1. Внутривидовая вариабельность длин латеральных и вентральных отростков *Chironomus plumosus* (1, $n=748$), *Ch. muratensis* (2, $n=168$), *Ch. agilis* (3, $n=38$).

По оси ординат — частота встречаемости; по оси абсцисс — длина. Остальные обозначения в тексте.



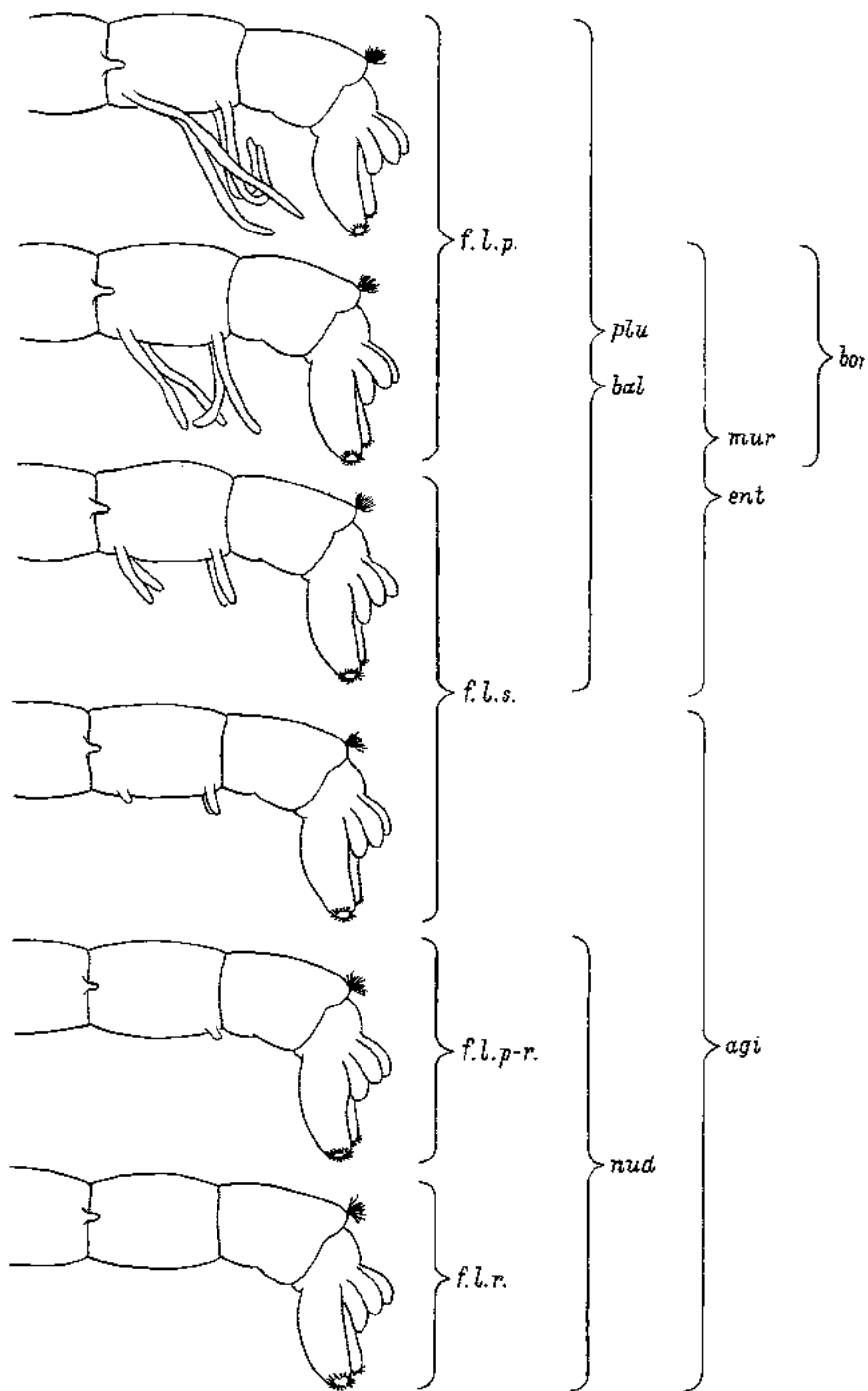


Таблица 1

Изменчивость признаков, характеризующих размеры и пропорции головы на примере случайной выборки *Ch. plumosus* из Рыбинского водохранилища ($n=31$)

Признак	\bar{x}	$min-max$	Rr	σ	V
Длина головы, мм	0.91	0.82—1.09	30	0.069	7.6
Ширина головы, мм	0.83	0.73—0.96	28	0.045	5.4
Отношение длины головы к ее ширине	1.11	1.02—1.28	23	0.075	6.8
$SSm-SSm$, мкм	320	290—358	21	16.4	5.1
mLC , мкм	420	391—460	17	17.0	4.1
CR	1.31	1.24—1.41	13	0.045	3.5

Примечание. Здесь и в табл. 3 $min-max$ — абсолютные пределы вариаций, Rr — относительный размах вариаций, $Rr = \frac{min-max}{\bar{x}} \cdot 100\%$, σ — среднее квадратическое отклонение, V — коэффициент вариации, %, \bar{x} — средняя арифметическая, n — величина выборки, экз.

Таблица 2

Изменение в межличиночный период признаков личинок *Ch. plumosus* IV возраста из Рыбинского водохранилища

Длина тела, мм	n	Ширина головной капсулы (\bar{x} , мм)	mLC (\bar{x} , мкм)	$SSm-SSm$ (\bar{x} , мкм)	CR (\bar{x})
<11	13	0.820	439	330	1.33
11.1—15	31	0.831	439	333	1.32
15.1—18	80	0.842	439	333	1.32
18.1—21	153	0.849	443	339	1.32
>21	69	0.867	450	345	1.31
Δ	—	+5.7	+2.7	+4.5	-1.5

Примечание. Δ — относительное изменение признака в межличиночный период, $\Delta = \left(1 - \frac{\bar{x}_{<11}}{\bar{x}_{>21}}\right) \cdot 100\%$.

первого членика в апикальной части приблизительно равно или едва больше его сечения у основания (рис. 5).

Исследованы следующие параметры дорсальной стороны головной капсулы (табл. 6): расстояние между внутренними сторонами цоколей антенн, наибольшая ширина фронтального склерита, расстояние между щетинками $S2-S2$, $S3-S3$, $S4-S4$, $S5-S5$, $S8-S8$ и теменными порами.

Минимальное расстояние между цоколями антенн отмечено у *Ch. nudiventris* (191 мкм), максимальное — у *Ch. bonus* (371 мкм). При попарном сравнении видов по этому признаку отмечены различия в 7 случаях. Особую диагностическую ценность представляет хиатус между *Ch. plumosus* (270—360 мкм)

Рис. 2. Соответствие видов *Chironotus* группы *plumosus* личиночным формам.

Обозначение в тексте.

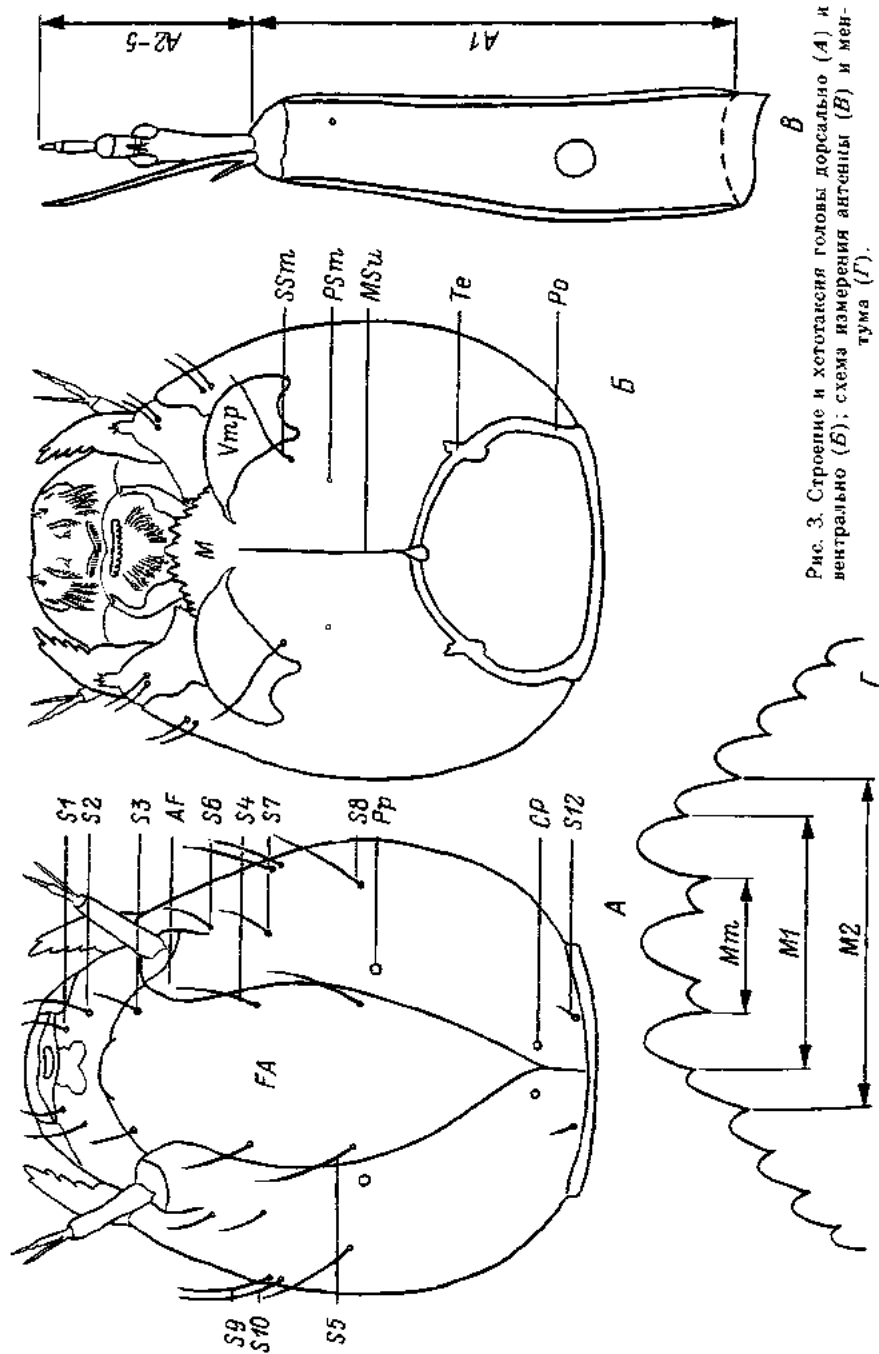


Рис. 3. Строение и хитогасения головы дорсально (А) и вентрально (Б); схема измерения антенны (В) и ментума (Г).

Обозначение в тексте.

Таблица 3

Морфометрия головы

Признак	Вид	n	\bar{x}	min-max	Rr	σ	V
SSm—SSm, мкм	<i>Chironomus agilis</i>	37	374	336—406	19	18.37	4.9
	<i>Ch. balatonicus</i>	30	338	319—371	16	15.64	4.6
	<i>Ch. bonus</i>	20	360	342—382	11	10.29	2.9
	<i>Ch. entis</i>	36	389	345—450	27	17.61	4.5
	<i>Ch. muratensis</i>	46	315	274—348	22	16.06	5.1
	<i>Ch. nudiventris</i>	19	311	274—337	20	17.61	5.7
	<i>Ch. plumosus</i>	54	358	319—394	21	18.19	5.1
mLC, мкм	<i>Ch. agilis</i>	37	424	389—452	15	16.46	3.9
	<i>Ch. balatonicus</i>	30	424	394—464	16	17.86	4.2
	<i>Ch. bonus</i>	20	482	467—513	9	11.34	2.4
	<i>Ch. entis</i>	37	520	490—568	15	18.9	3.6
	<i>Ch. muratensis</i>	42	394	354—441	22	15.42	3.9
	<i>Ch. nudiventris</i>	19	381	352—414	17	18.5	4.9
	<i>Ch. plumosus</i>	54	480	406—516	23	27.93	5.8
CR	<i>Ch. agilis</i>	37	1.13	1.04—1.21	15	0.042	3.7
	<i>Ch. balatonicus</i>	33	1.25	1.19—1.36	14	0.037	3.0
	<i>Ch. bonus</i>	20	1.34	1.28—1.39	8	0.033	2.5
	<i>Ch. entis</i>	36	1.33	1.25—1.44	12	0.040	2.9
	<i>Ch. muratensis</i>	44	1.24	1.17—1.33	13	0.045	3.6
	<i>Ch. nudiventris</i>	18	1.23	1.14—1.33	15	0.059	4.8
	<i>Ch. plumosus</i>	54	1.32	1.23—1.42	15	0.043	3.3

Таблица 4

Морфометрия ментума

Признак, мкм	Вид	n	\bar{x}	min-max	Rr	σ	V
M2	<i>Chironomus agilis</i>	37	137	122—154	23	7.69	5.5
	<i>Ch. balatonicus</i>	28	126	116—135	15	5.56	4.4
	<i>Ch. bonus</i>	20	158	147—184	23	10.68	6.7
	<i>Ch. entis</i>	32	151	139—167	19	6.62	4.4
	<i>Ch. muratensis</i>	36	116	106—128	19	5.26	4.6
	<i>Ch. nudiventris</i>	18	128	119—139	16	5.69	4.4
	<i>Ch. plumosus</i>	39	142	131—157	18	6.48	4.6
M1	<i>Ch. agilis</i>	37	104	91—117	25	6.38	6.1
	<i>Ch. balatonicus</i>	28	93	86—99	14	3.83	4.1
	<i>Ch. bonus</i>	20	112	108—119	10	2.64	2.4
	<i>Ch. entis</i>	32	113	103—123	18	5.53	4.9
	<i>Ch. muratensis</i>	36	87	80—99	23	3.78	4.3
	<i>Ch. nudiventris</i>	18	97	90—104	14	4.62	4.8
	<i>Ch. plumosus</i>	39	105	96—113	16	5.04	4.8
Mm	<i>Ch. agilis</i>	37	60	52—68	27	4.28	7.2
	<i>Ch. balatonicus</i>	28	54	49—58	16	2.34	4.3
	<i>Ch. bonus</i>	20	65	62—68	10	2.30	3.5
	<i>Ch. entis</i>	32	61	55—71	26	3.93	6.4
	<i>Ch. muratensis</i>	36	49	45—55	20	2.57	5.3
	<i>Ch. nudiventris</i>	18	52	48—60	23	3.18	6.1
	<i>Ch. plumosus</i>	39	58	54—67	22	9.16	15.8

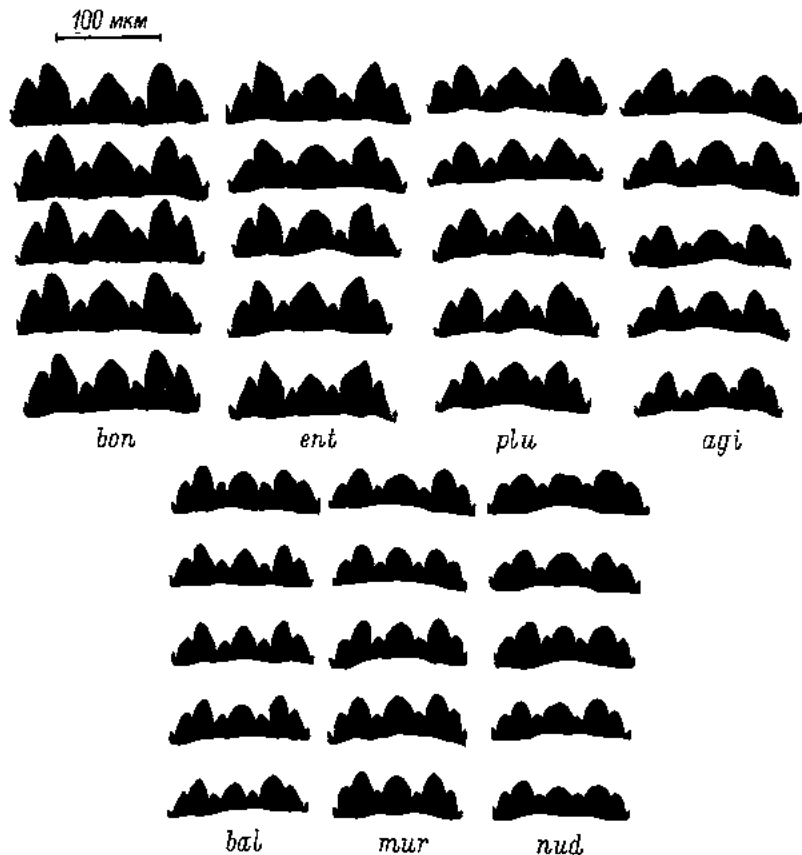


Рис. 4. Внутри и межвидовая изменчивость центральной части ментума.

Обозначение в тексте.

и *Ch. bulatonicus* (202—247 мкм), которые плохо различимы по другим признакам.

Фронтально-клипеус (FA) обычно наиболее широк близ щетинок S5, иногда — у S4. Его форма изменчива и недостаточно четко отражает межвидовые различия. Максимальная ширина фронтального склерита варьирует от 202 (*Ch. muralensis*) до 416 мкм (*Ch. bonus*). При попарном сравнении видов выделены 3 хиатуса.

Из расстояний между клипеальными, фронтальными и теменными щетинками наиболее информативным оказался параметр S3—S3, по которому при попарном сравнении видов обнаружены различия в 4 случаях.

Расстояние между теменными порами внутри группы *plumosus* изменялось от 197 (*Ch. muralensis*) до 528 мкм (*Ch. entis*). При попарном сравнении Pr—Pr выявлены 3 хиатуса между теми же видами, что и при сопоставлении значений ширины фронтального склерита.

Таблица 5

Морфометрия антенны

Признак	Вид	n	\bar{x}	min-max	Rr	σ	V
A1, мкм	<i>Chironomus agilis</i>	26	186	165-213	26	10.77	5.8
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	163	154-177	15	6.29	3.9
	<i>Ch. bonus</i>	20	198	181-208	14	7.07	3.6
	<i>Ch. entis</i>	35	233	210-260	22	11.46	4.9
	<i>Ch. muratensis</i>	30	154	138-176	24	7.16	4.7
	<i>Ch. nudiventris</i>	18	159	151-168	11	4.57	2.9
A2-5, мкм	<i>Ch. plumosus</i>	53	178	162-201	22	9.88	5.6
	<i>Ch. agilis</i>	26	83	74-92	22	3.38	4.1
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	75	68-80	16	3.40	4.5
	<i>Ch. bonus</i>	20	81	76-89	16	3.23	4.0
	<i>Ch. entis</i>	35	90	77-105	31	6.65	7.4
	<i>Ch. muratensis</i>	30	78	72-83	14	3.25	4.2
AR	<i>Ch. nudiventris</i>	17	80	72-85	16	4.24	5.3
	<i>Ch. plumosus</i>	53	83	76-97	25	4.00	4.8
	<i>Ch. agilis</i>	26	2.25	2.00-2.56	25	0.12	5.5
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	2.17	2.07-2.31	11	0.07	3.0
	<i>Ch. bonus</i>	20	2.43	2.25-2.61	14	0.11	4.5
	<i>Ch. entis</i>	35	2.59	2.37-2.79	16	0.12	4.6
	<i>Ch. muratensis</i>	30	1.98	1.86-2.14	14	0.08	4.0
	<i>Ch. nudiventris</i>	17	1.98	1.87-2.22	18	0.11	5.4
	<i>Ch. plumosus</i>	53	2.13	1.81-2.36	26	0.11	5.2

Таблица 6

Морфометрия дорсальной стороны головной капсулы

Признак, мкм	Вид	n	\bar{x}	min-max	Rr	σ	V
AF	<i>Chironomus agilis</i>	25	244	202-281	32	18.6	7.6
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	222	202-247	20	14.3	6.5
	<i>Ch. bonus</i>	20	313	292-371	25	16.7	5.4
	<i>Ch. entis</i>	37	307	281-348	22	15.0	4.9
	<i>Ch. muratensis</i>	27	219	202-270	31	18.23	8.3
	<i>Ch. nudiventris</i>	19	238	191-270	35	19.27	8.1
FA	<i>Ch. plumosus</i>	42	295	270-360	31	21.9	7.4
	<i>Ch. agilis</i>	24	304	258-337	26	21.1	6.9
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	291	258-326	23	16.2	5.6
	<i>Ch. bonus</i>	20	380	360-404	12	14.2	3.7
	<i>Ch. entis</i>	37	369	315-416	27	19.8	5.4
	<i>Ch. muratensis</i>	25	266	202-320	44	26.1	9.8
S2-S2	<i>Ch. nudiventris</i>	19	274	213-331	43	32.2	11.7
	<i>Ch. plumosus</i>	42	346	303-393	26	18.9	5.5
	<i>Ch. agilis</i>	25	181	157-197	22	11.9	6.6
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	166	157-180	14	8.2	4.9
	<i>Ch. bonus</i>	20	208	191-225	16	9.0	4.3
	<i>Ch. entis</i>	38	214	191-236	21	9.76	4.6
S3-S3	<i>Ch. muratensis</i>	29	166	152-191	23	10.4	6.2
	<i>Ch. nudiventris</i>	20	171	146-191	26	11.5	6.7
	<i>Ch. plumosus</i>	43	189	169-213	23	10.3	5.4
	<i>Ch. agilis</i>	25	206	180-225	22	13.7	6.6
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	186	169-202	17	7.8	4.2
	<i>Ch. bonus</i>	20	235	225-253	12	8.26	3.5
	<i>Ch. entis</i>	38	243	219-281	26	15.5	6.4
	<i>Ch. muratensis</i>	29	184	163-219	30	14.7	8.0

Таблица 6 (продолжение)

Признак, мкм	Вид	n	\bar{x}	min-max	Rr	σ	V
S4-S4	<i>Chironomus nudiventris</i>	20	196	163-219	29	13.1	6.7
	<i>Ch. plumosus</i>	43	223	202-242	18	11.5	5.1
	<i>Ch. agilis</i>	24	241	202-275	30	21.7	9.0
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	227	213-247	15	10.3	4.5
	<i>Ch. bonus</i>	20	304	281-326	15	13.6	4.5
	<i>Ch. entis</i>	38	284	242-326	30	17.6	6.2
	<i>Ch. muratensis</i>	29	230	208-281	31	16.72	7.3
	<i>Ch. nudiventris</i>	19	230	202-253	22	18.3	7.9
	<i>Ch. plumosus</i>	43	267	202-315	42	21.5	8.0
	<i>Ch. agilis</i>	22	248	219-281	25	17.6	7.1
S5-S5	<i>Ch. balatonicus</i>	23	240	213-275	25	16.6	6.9
	<i>Ch. bonus</i>	20	293	270-326	19	15.9	5.4
	<i>Ch. entis</i>	37	294	242-343	35	19.8	6.7
	<i>Ch. muratensis</i>	27	228	202-292	41	20.4	8.9
	<i>Ch. nudiventris</i>	19	219	169-253	38	24.68	11.3
	<i>Ch. plumosus</i>	42	268	191-315	47	25.9	9.7
	<i>Ch. agilis</i>	22	601	522-680	23	51.4	8.6
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	538	472-596	23	32.0	6.0
	<i>Ch. bonus</i>	20	668	618-730	16	27.5	4.1
	<i>Ch. entis</i>	37	702	629-815	26	43.1	6.1
S8-S8	<i>Ch. muratensis</i>	27	530	438-640	38	36.84	6.9
	<i>Ch. nudiventris</i>	19	550	472-618	26	49.8	9.1
	<i>Ch. plumosus</i>	42	637	517-730	34	40.6	6.4
	<i>Ch. agilis</i>	22	374	320-427	29	29.5	7.9
	<i>Ch. balatonicus</i>	23	337	281-382	30	28.3	8.4
	<i>Ch. bonus</i>	20	443	399-478	18	19.5	4.5
	<i>Ch. entis</i>	37	431	343-528	43	29.0	6.7
	<i>Ch. muratensis</i>	27	306	197-371	57	35.1	11.4
	<i>Ch. nudiventris</i>	19	309	247-376	42	44.1	14.3
	<i>Ch. plumosus</i>	42	382	326-427	27	25.7	6.7
Pp-Pp							

Таблица 7

Количество радиальных бороздок на вентроментальных пластинках (SuR)

Вид	n	\bar{x}	min-max	Rr	σ	V
<i>Chironomus agilis</i>	26	116	108-123	23	4.02	3.4
<i>Ch. balatonicus</i>	26	87	78-93	17	4.05	4.6
<i>Ch. bonus</i>	20	77	71-85	18	3.51	4.6
<i>Ch. entis</i>	37	103	93-114	20	5.61	5.5
<i>Ch. muratensis</i>	30	120	106-134	23	7.39	6.2
<i>Ch. nudiventris</i>	21	122	107-149	35	8.83	7.2
<i>Ch. plumosus</i>	47	90	79-107	31	6.30	7.0

По литературным данным [30], виды рода *Chironomus* различаются по количеству радиальных бороздок на вентральных пластинках: *Ch. plumosus* — 82-98, *Ch. muratensis* — 110-137, *Ch. nudiventris* — 123-157. По результатам наших исследований, этот признак имеет более высокую внутривидовую вариабельность и у указанных видов перекрывается (табл. 7). При попар-

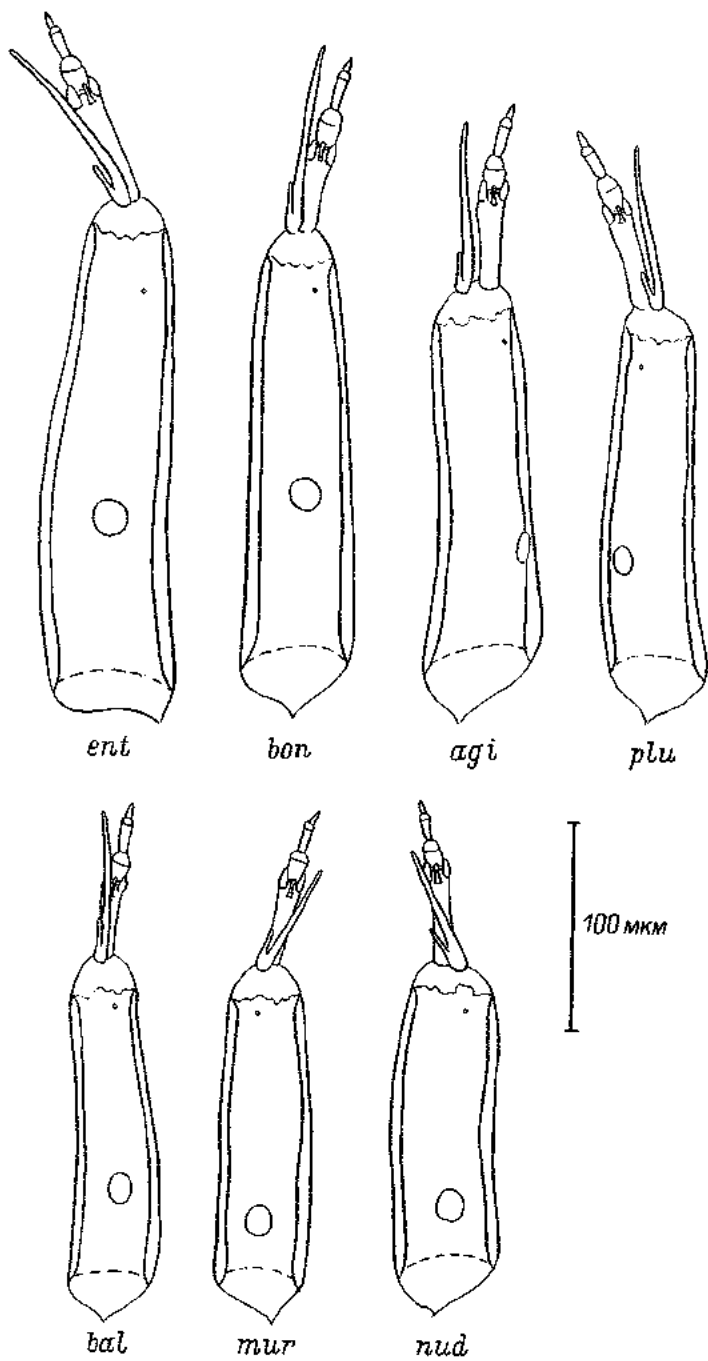
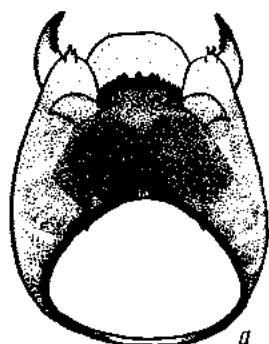
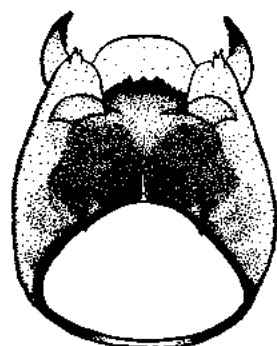
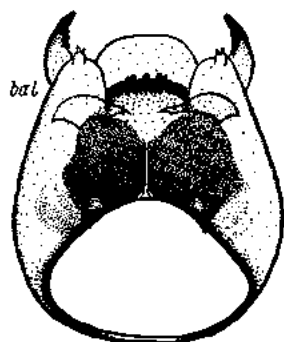
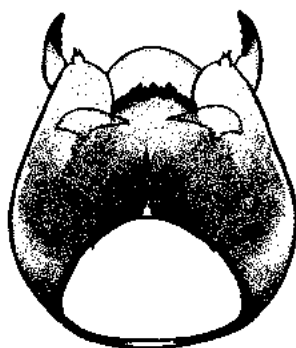
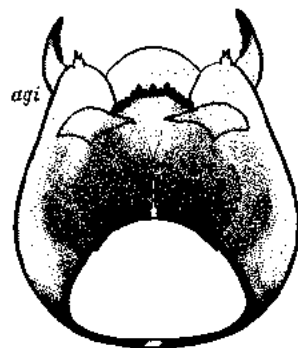
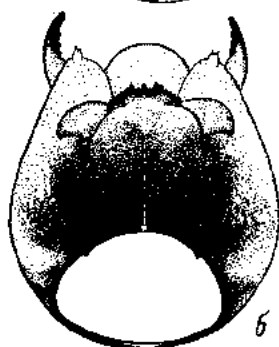
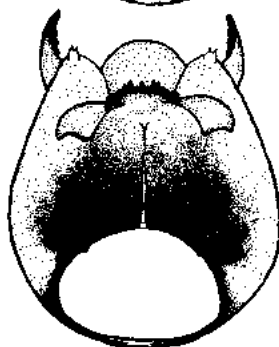
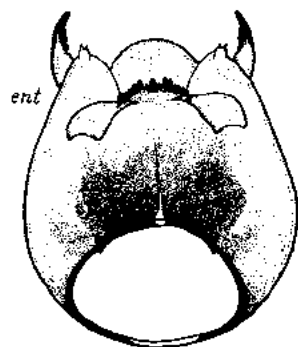
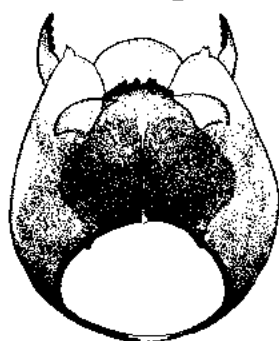
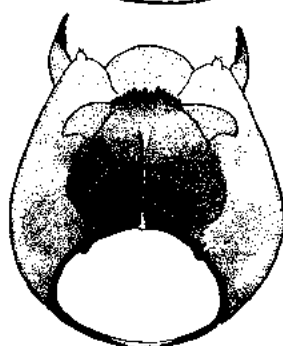
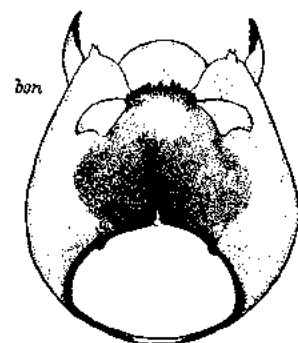


Рис. 5. Межвидовая изменчивость антенны.

Обозначение в тексте.



a



b

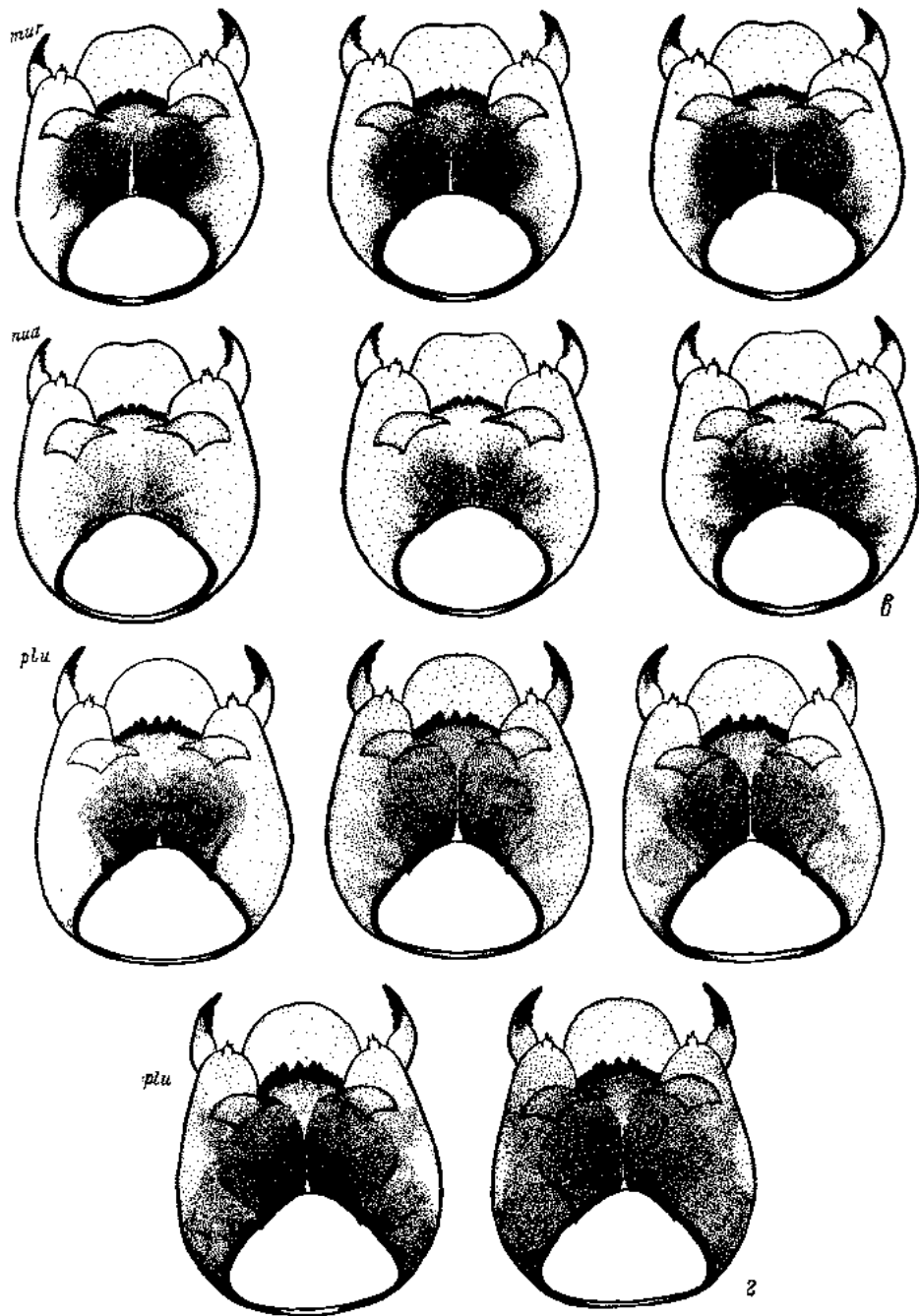


Рис. 6. Внутривидовая изменчивость окраски вентральной стороны головной капсулы.

а — *Chironomus agilis* и *Ch. balatonicus*; б — *Ch. bonus* и *Ch. entis*; в — *Ch. muratensis* и *Ch. nudiventris*; г — *Ch. plumosus*.

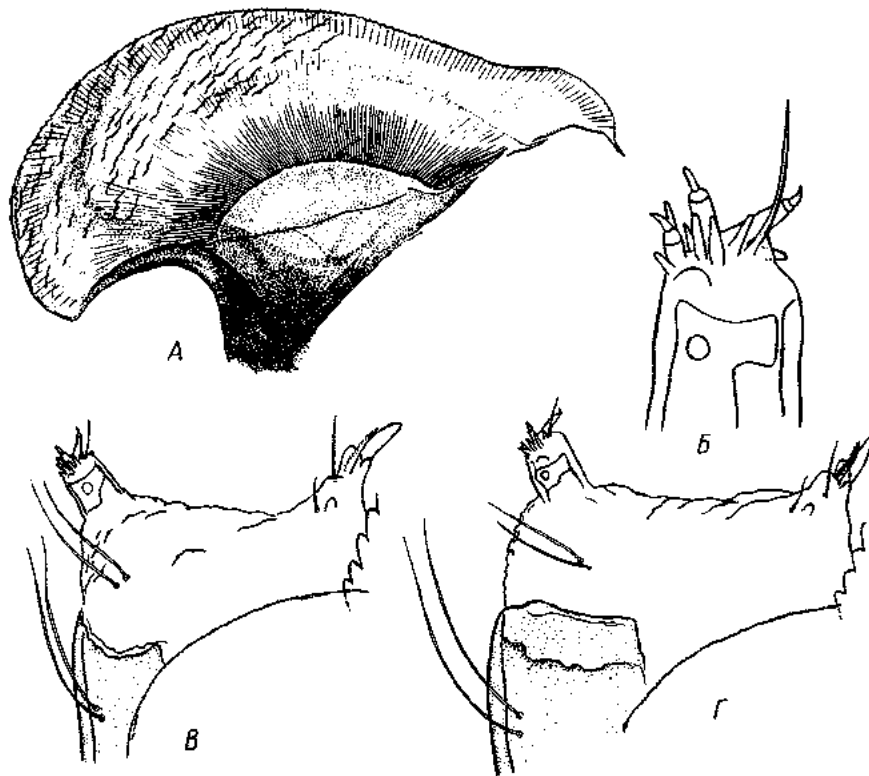


Рис. 7. Характерные детали строения личинок группы *plumosus*.

А — вентроментальная пластинка; Б — щупик максиллы; Б — максилла с вогнутым передним краем основания; Г — то же с прямым передним краем основания.

ном сравнении изученных видов в других вариантах обнаружены 6 хиатусов.

Окраска вентральной стороны головной капсулы, несмотря на высокую внутривидовую вариабельность, для каждого вида (рис. 6) также имеет характерные особенности и использовалась при определении.

Сравнивая виды группы *plumosus*, следует выделить следующие признаки описательного характера: передний край основания максиллы у *Ch. muratensis* и *Ch. nudiventris* прямой, у других видов — вогнутый (рис. 7). Скоррелированной с этим признаком оказалась относительная длина сенсиллы антенны: у *Ch. muratensis* и *Ch. nudiventris* апикальный конец сенсиллы не достигает середины четвертого членика антенны (обычно доходит до дистального конца третьего или до основания четвертого), у остальных видов сенсилла заходит за середину четвертого членика (часто достигает основания пятого) (см. рис. 5).

Зрелые личинки IV возраста видов *Chironomus* группы *plumosus* достигают 20 мм и более. На VII брюшном сегменте находятся латеральные отростки, длина которых может составлять 0.1—0.5 мм. Вентральные отростки характеризуются высокой степенью внутри- и межвидовой вариабельности, в одних случаях могут отсутствовать, в других — достигать значительных размеров (до 3 мм) (см. рис. 2). Головная капсула крупная, ширина ее не менее 0.6 мм, иногда превышает 1 мм. Индекс головы больше 1, но меньше 1.5. Дорсально голова светлая, с вентральной стороны — в разной степени пигментирована. Наиболее интенсивно окрашен гулярный склерит. Прилегающие к гулярному пятну участки пигментированы либо слабее, либо не пигментированы вовсе (рис. 6). Затылочный склерит черный, близ коронарного шва — светлый. Ментум с 13 зубцами, срединный зубец с всегда хорошо обособленными добавочными зубцами. Высота боковых зубцов равномерно уменьшается к краям ментума, т. е. ментум можно отнести к типу I [29]. Окраска ментума черная или темно-коричневая. Наиболее характерные признаки личинок группы *plumosus* (наличие более или менее развитых зубчиков, выступающих за передний край вентроментальных пластинок, и морщинистая структура наружной поверхности пластинок) были выделены А. С. Константиновым [4] в качестве определяющих для *Ch. plumosus* (рис. 7). Количество радиальных бороздок на внутренней поверхности вентроментальных пластинок более 70 (до 145). Мандибула (рис. 8) с 4 темными нижними зубцами и 2 светлыми верхними. Число хетоидов у основания зубцов 14—17. Под зубцами мандибулы имеется листовидная щетинка. Вторая внутренняя щетинка несет короткие простые ветви; первая, третья и четвертая — длинные, многие из которых ветвятся. Наружных щетинок 2. У основания мандибулы имеются расположенные в виде веера 20—30 борозд. Премандибула с 2 зубцами, из которых внутренний всегда шире наружного (рис. 8). Максилла отличается бахромчатым по краю хетоидом, расположенным на лацинии близ внутреннего угла. Передний край основания максиллы может быть прямым (*Ch. nudiventris*, *Ch. muratensis*) или вогнутым (рис. 7). Щупик максиллы несет 3 двучленистых придатка, 1 щетинковидный и 7 пальцевидных (рис. 7). Хетотаксия головы (рис. 3) и верхней губы обычна для рода. Лабрум дорсально с темными боковыми склеритами, по бокам — с зернистой скульптурой и 2 парами щетинок, из которых задние длиннее передних. Цоколи антенн темные, с четко очерченной зоной пигментации. Антенна из 5 члеников. Первый членик может быть либо прямым, либо несколько искривленным, его длина от 140 (*Ch. muratensis*) до 260 мкм (*Ch. entis*) (см. рис. 5). $AR=1.8-2.8$. Длина сенсиллы варьирует, ее апикальный конец может не достигать основания четвертого членика (*Ch. muratensis*, *Ch. nudiventris*), в других случаях — заходить за вершину пятого членика (*Ch. bonus*).

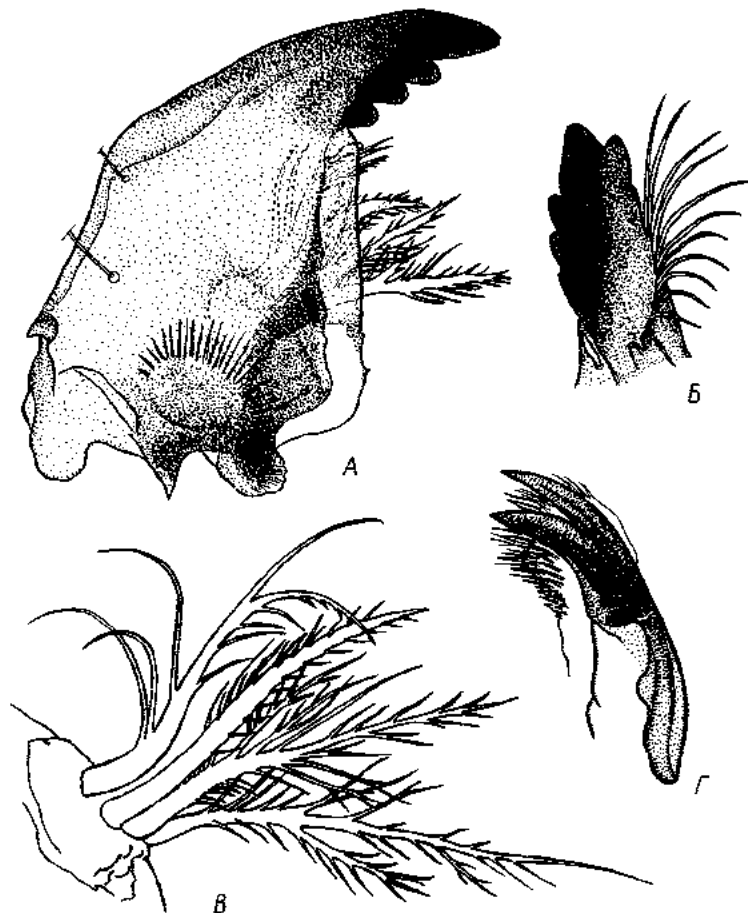


Рис. 8. Характерные детали строения личинок группы *plumosus*.

А — мандибула (вид сверху); Б — концевой участок мандибулы (вид с внутренней стороны); Б — внутренние щетинки мандибулы; Г — премандибула.

***Chironomus agilis* Schobanov et Djomin, 1988.** Длина тела личинки перед окукливанием 20—24 мм. По степени развития ventральных отростков большинство личинок относится к *f. l. r.* и *f. l. p.-r.*, но иногда встречаются и *f. l. s.* В последнем случае длина передних ventральных отростков не превышает длину латеральных отростков. Ширина головной капсулы 0.68—0.91 мм, *SSm*—*SSm* — 336—406 мкм (\bar{x} =374), *mLC* — 389—452 мкм (\bar{x} =424 мкм), *CR* — 1.04—1.21 (\bar{x} =1.13). Голова по сравнению с другими видами группы *plumosus* менее вытянута в длину. Ventральная сторона головной капсулы интенсивно пигментирована. Кроме гулярного пятна, которое у затылочного склерита ограничено тенториумами и простирается до основания ventроментальных пластинок, следует выделить 2 пигментированные по-

лосы, расположенные по бокам от гулярного пятна, начинающиеся от затылочного склерита латерально от тенториумов и оканчивающиеся близ наружных углов вентроментальных пластинок. Довольно интенсивно окрашена и латерально-затылочная зона. Если характер пигментации вентральной стороны головы воспринимать как светлый рисунок на темном фоне, то можно выделить 2 пары светлых полос: короткие, отходящие от латеральных участков вентроментальных пластинок и тянущиеся вдоль гулярного пятна, и длинные, от максиллы до вентрально-латеральной части затылочного склерита (см. рис. 6). Ментум черный, с округлыми зубцами (см. рис. 4). Mm — 52—68 мкм (\bar{x} = 60 мкм), $M1$ — 91—117 мкм (\bar{x} = 104 мкм), $M2$ — 122—154 мкм (\bar{x} = 137 мкм). Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок хорошо выражены, количество радиальных бороздок 108—123 (\bar{x} = 116). Длина базального членика антенны 160—180 мкм (\bar{x} = 186), у основания он заметно шире, чем у вершины. Индекс антенны 2.00—2.29 (\bar{x} = 2.25). Апикальный конец сенсиллы усика заходит за середину четвертого членика, обычно достигает основания пятого (см. рис. 5).

Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между цоколями антенн 202—281 мкм (\bar{x} = 244 мкм). Наибольшая ширина фронтального склерита 258—337 мкм (\bar{x} = 304 мкм). Метрические характеристики хетотаксии дорсальной стороны головной капсулы, мкм: $S2-S2$ — 157—197 (\bar{x} = 184), $S3-S3$ — 180—225 (\bar{x} = 206), $S4-S4$ — 202—275 (\bar{x} = 241), $S5-S5$ — 219—281 (\bar{x} = 248), $S8-S8$ — 522—680 (\bar{x} = 601).

Расстояние между теменными порами ($Pp-Pp$) 320—427 мкм (\bar{x} = 374 мкм).

Chironomus balatonicus Devai et al., 1983. Длина тела личинок перед окукливанием 19—22 мм. Задние вентральные отростки часто длиннее передних [20]. Встречаются личинки *f. l. p.* и *f. l. s.* Ширина головной капсулы 0.77—0.90 мм. $SSm-SSm$ — 319—371 мкм (\bar{x} = 338 мкм), mLC — 394—464 мкм (\bar{x} = 424 мкм), CR — 1.19—1.36 (\bar{x} = 1.25). Гулярное пятно четко очерчено, окрашено равномерно, близ тенториумов часто имеются светлые пятна. Участки, прилегающие к гулярному пятну, пигментированы гораздо слабее, щечный склерит не пигментирован на всем протяжении (см. рис. 6). Ментум черный с конусовидными зубцами, концы которых обычно слегка затуплены (см. рис. 4). Mm — 49—58 мкм (\bar{x} = 54 мкм), $M1$ — 86—99 мкм (\bar{x} = 93 мкм), $M2$ — 116—135 мкм (\bar{x} = 126 мкм). Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок хорошо выражены, количество радиальных бороздок 78—93 (\bar{x} = 87). Длина базального членика антенны 154—177 мкм (\bar{x} = 163 мкм). Его основание заметно шире вершины (см. рис. 5). AR — 2.0—2.31 (\bar{x} = 2.17). Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между цоколями антенн 202—247 мкм (\bar{x} = 222 мкм). Наибольшая ширина фронтального склерита 258—326 мкм (\bar{x} = 291). Морфометрия хетотаксии вентральной стороны головы, мкм: $S2-S2$ — 157—180 (\bar{x} = 166),

$S3-S3 - 169-202$ ($\bar{x}=186$), $S4-S4 - 213-247$ ($\bar{x}=227$), $S5-S5 - 213-275$ ($\bar{x}=240$), $S8-S8 - 472-596$ ($\bar{x}=538$).

Расстояние между теменными порами $281-382$ мкм ($\bar{x}=337$ мкм).

Chironomus bonus Shilova et Djvarscheischvili, 1974. Личинки перед окукливанием достигают 28 мм. Длина вентральных отростков обычно приблизительно равна длине подталкивателей. Ширина головной капсулы $0.89-0.97$ мм. $SSm-SSm - 342-382$ мкм ($\bar{x}=360$ мкм), $mLC - 467-513$ мкм ($\bar{x}=482$ мкм), $CR - 1.28-1.39$ ($\bar{x}=1.34$). Степень пигментации вентральной стороны головы варьирует. В одних случаях окрашенным может оставаться только гулярное пятно, в других — пигментирована почти вся вентральная сторона головы, за исключением щечного склерита в районе наибольшего расширения головной капсулы, гулярное пятно при этом остается пигментированным более интенсивно по сравнению с прилегающими участками (см. рис. 6). Зубцы ментума высокие, черные, часто заостренные (рис. 4). $Mm - 62-68$ мкм ($\bar{x}=65$ мкм), $M1 - 108-119$ мкм ($\bar{x}=112$ мкм), $M2 - 147-184$ мкм ($\bar{x}=158$ мкм). Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок мелкие, выдаются лишь их вершины, которые разграничивают ровные участки края пластинки. Количество радиальных бороздок $71-85$ ($\bar{x}=77$). Длина базального членика антенны $181-208$ мкм ($\bar{x}=198$ мкм), его основание заметно шире вершины. $AR - 2.25-2.61$ ($\bar{x}=2.43$). Расстояние между цоколями антенн $292-371$ мкм ($\bar{x}=313$ мкм). Наибольшая ширина фронтального склерита $360-404$ мкм ($\bar{x}=380$ мкм). Морфометрия хетотаксии дорсальной стороны головы, мкм: $S2-S2 - 191-225$ ($\bar{x}=208$), $S3-S3 - 225-253$ ($\bar{x}=235$), $S4-S4 - 281-326$ ($\bar{x}=304$), $S5-S5 - 270-326$ ($\bar{x}=293$), $S8-S8 - 618-730$ ($\bar{x}=668$).

Расстояние между теменными порами $399-478$ мкм ($\bar{x}=443$ мкм).

Chironomus entis Schobanov, sp. n. Голо тип: личинка — оз. Валгута-Мустъярв, ЭстССР, 18.05.1986, 010; LPI ♂ — оз. Валгута-Мустъярв, ЭстССР, 17—20 мая 1985 г. Препараты хранятся в коллекции хирономид лаборатории биологии и систематики водных организмов Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР.

Э т и м о л о г и я: *entis* — неуловимый. Из 4 водоемов, где был найден этот вид, лишь в 1 он представлен в массе, в других — встречены единичные экземпляры.

Длина тела личинки перед окукливанием до 28 мм. Вентральные отростки, как правило, заметно короче подталкивателей, в редких случаях равны им. Ширина головной капсулы $0.77-1.04$ мм. $SSm-SSm - 345-450$ мкм ($\bar{x}=389$ мкм), $mLC - 490-568$ мкм ($\bar{x}=520$ мкм), $CR - 1.25-1.44$ ($\bar{x}=1.33$). Гулярное пятно в форме усеченного ромба. Прилегая к его основанию и затылочному склериту, расположены пигментированные зоны, по интенсивности иногда не уступающие гулярному пятну.

Щечный склерит светлый (см. рис. 6). Ментум черный, с резко выраженной асимметрией первых боковых зубцов (см. рис. 4). Зубчики в центральной части переднего края вентроментальных пластинок хорошо выражены. На участке, прилежащем к ментуму, они не выступают за передний край пластинки. Количество радиальных бороздок пластинки 93—114 ($\bar{x}=103$). Первый членик антенны стройный, длиннее, чем у остальных видов группы *plumosus* 210—260 мкм ($\bar{x}=233$ мкм), у основания он гораздо шире, чем у вершины (см. рис. 4). AR — 2.37—2.79 ($\bar{x}=2.59$). Сенсилла антенны заходит за середину четвертого членика. Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между цоколями антенны 281—348 мкм ($\bar{x}=307$ мкм). Наибольшая ширина фронтального склерита 315—416 мкм ($\bar{x}=369$ мкм). Морфометрия хетотаксии дорсальной стороны головы, мкм: $S2-S2$ — 191—236 ($\bar{x}=214$), $S3-S3$ — 219—281 ($\bar{x}=243$), $S4-S4$ — 242—326 ($\bar{x}=284$), $S5-S5$ — 242—343 ($\bar{x}=294$), $S8-S8$ — 629—815 ($\bar{x}=702$).

Расстояние между теменными порами 343—528 мкм ($\bar{x}=431$ мкм).

Chironomus muratensis Ryser et al., 1983. Длина тела личинки перед окукливанием 16—20 мм. У подавляющего большинства их вентральные отростки заметно короче подталкивателей (*f. l. s.*), однако у отдельных экземпляров — такие же или чуть длиннее (*f. l. p.*). Ширина головной капсулы 0.64—0.83 мм. $SSm-SSm$ — 274—348 мкм ($\bar{x}=315$ мкм), mLC — 354—441 мкм ($\bar{x}=394$ мкм), CR — 1.17—1.33 ($\bar{x}=1.24$). Гулярное пятно яркое, округлых очертаний, с нерезкими границами. Кроме него могут быть пигментированы небольшие участки, прилежащие к основанию гулярного пятна и к затылочному склериту. Прочие участки вентральной стороны головной капсулы не пигментированы (см. рис. 6). Зубцы ментума черные, высокие, округлые, первые боковые — почти симметричные (см. рис. 4). Mm — 45—55 мкм ($\bar{x}=49$ мкм), $M1$ — 80—99 мкм ($\bar{x}=87$ мкм), $M2$ — 106—128 мкм ($\bar{x}=116$ мкм). Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок хорошо выражены, тупые на центральном участке, ближе к ментуму — более мелкие и более острые. Количество радиальных бороздок на внутренней поверхности пластинок 106—134 ($\bar{x}=120$). Базальный членик антенны короткий — 138—154 мкм ($\bar{x}=154$ мкм), диаметр его основания приблизительно равен диаметру вершины. Сенсилла антенны не достигает середины четвертого членика (см. рис. 5). AR — 1.86—2.14 ($\bar{x}=1.98$). Передний край основания максиллы прямой. Расстояние между цоколями антенны 191—371 мкм ($\bar{x}=306$ мкм). Наибольшая ширина фронтального склерита 202—320 мкм ($\bar{x}=266$ мкм). Морфометрия хетотаксии вентральной стороны головы, мкм: $S2-S2$ — 152—191 ($\bar{x}=166$), $S3-S3$ — 163—219 ($\bar{x}=184$), $S4-S4$ — 208—281 ($\bar{x}=230$), $S5-S5$ — 202—292 ($\bar{x}=228$), $S8-S8$ — 438—640 ($\bar{x}=530$).

Расстояние между теменными порами 197—371 мкм ($\bar{x}=306$ мкм).

Chironomus nudiventris Ryser et al., 1983. Длина тела личинки перед окукливанием 16–20 мм. Личинки *f. l. r.*, вентральные отростки либо отсутствуют, либо имеются зачатки задней пары. Ширина головной капсулы 0,72–0,83 мм. $SSm-SSm$ — 274–337 мкм ($\bar{x}=311$ мкм), mLC — 352–414 мкм ($\bar{x}=381$ мкм), CR — 1.14–1.33 ($\bar{x}=1.23$). Гулярное пятно сравнительно бледное, расплывчатое, интенсивность его пигментации уменьшается от центра к краям. Часто пигментированы участки, прилегающие к затылочному склериту латерально от тенториумов, другие зоны на вентральной стороне головы не пигментированы (см. рис. 6). Ментум темно-коричневый или черный, светлее, чем у других видов группы *plumosus*. Зубцы ментума часто приземистые, округлые, первые боковые — почти симметричные (см. рис. 4). Mm — 48–60 мкм ($\bar{x}=52$ мкм), $M1$ — 90–104 мкм ($\bar{x}=97$ мкм), $M2$ — 119–139 мкм ($\bar{x}=128$ мкм). Зубчики на вентроментальных пластинках хорошо выражены. Количество радиальных бороздок 107–149 ($\bar{x}=122$). Базальный членик антенны короткий — 151–168 мкм ($\bar{x}=159$ мкм), сечение в его верхней части приблизительно равно сечению в основании, а иногда и превышает его (см. рис. 5). AR — 1.87–2.22 ($\bar{x}=1.98$). Передний край основания максиллы прямой. Расстояние между цоколями антенн 191–270 мкм ($\bar{x}=238$ мкм). Наибольшая ширина фронтального склерита 213–331 мкм ($\bar{x}=247$ мкм).

Морфометрия хетотаксии вентральной стороны головы, мкм: $S2-S2$ — 146–191 ($\bar{x}=171$), $S3-S3$ — 163–219 ($\bar{x}=196$), $S4-S4$ — 202–253 ($\bar{x}=230$), $S5-S5$ — 169–253 ($\bar{x}=219$), $S8-S8$ — 472–618 ($\bar{x}=550$).

Расстояние между теменными порами 247–376 мкм ($\bar{x}=309$ мкм).

Chironomus plumosus (Linnaeus), 1758. Длина личинки перед окукливанием 20–29 мм. Длина вентральных отростков от 0.48 до 3 мм (*f. l. s.* и *f. l. p.*). Соотношение личиночных форм в различных популяциях изменчиво. Ширина головной капсулы 0.69–0.99 мм.¹ $SSm-SSm$ — 319–394 мкм ($\bar{x}=358$ мкм), mLC — 406–516 мкм ($\bar{x}=480$ мкм), CR — 1.23–1.42 ($\bar{x}=1.32$). Гулярное пятно в форме усеченного ромба, с четкими границами. Пигментация других участков вентральной стороны головы сильно варьирует: при минимальной степени пигментации окрашено только гулярное пятно, при максимальной — практически вся вентральная сторона головной капсулы от затылочного склерита до основания вентроментальных пластинок, за исключением небольшого участка на щечном склерите, в районе максимального расширения головы. Но даже при наиболее экстенсивной окраске гулярное пятно хорошо выделяется благодаря узким наиболее интенсивно пигментированным полосам, отходящим от тенториумов (см. рис. 6). Зубцы ментума черные, могут быть тупыми

¹ В данном случае представлена вариабельность длины вентральных отростков и ширины головной капсулы для личинок IV возраста первой-седьмой фаз развития.

или заостренными. Заостренные первые боковые зубы обычно асимметричны (см. рис. 4). Mt — 54—67 мкм (\bar{x} —58 мкм), $M1$ — 96—113 мкм (\bar{x} —105 мкм), $M2$ — 131—157 мкм (\bar{x} —142 мкм). Зубчики на переднем крае вентроментальных пластинок достаточно хорошо выражены в центральной части, где они обычно соприкасаются своими основаниями, близ ментума они не выдаются за край пластинки. Количество радиальных бороздок на вентроментальных пластинках 79—107 (\bar{x} —90), обычно меньше 100. Базальный членик антенны 162—201 мкм (\bar{x} —178 мкм), у основания он заметно толще, чем у вершины (см. рис. 5). AR — 1.81—2.36 (\bar{x} —2.13). Передний край основания максиллы вогнутый. Расстояние между цоколями антенны 270—360 мкм (\bar{x} —295 мкм). Наибольшая ширина фронтального склерита 303—393 мкм (\bar{x} —346). Морфометрия хетотаксии дорсальной стороны головы, мкм: $S2-S2$ — 169—213 (\bar{x} —189), $S3-S3$ — 202—242 (\bar{x} —223), $S4-S4$ — 202—315 (\bar{x} —267), $S5-S5$ — 191—315 (\bar{x} —268), $S8-S8$ — 517—730 (\bar{x} —637).

Расстояние между теменными порами 326—427 мкм (\bar{x} —383 мкм).

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА *CHIRONOMUS* ГРУППЫ *PLUMOSUS*. ЛИЧИНКИ.

- 1 (4). Передний край основания максиллы прямой, сенсилла антенны не достигает середины четвертого членика. Гулярное пятно не имеет четких границ по краям. Перед окукливанием длина личинок 16—20 мм
- 2 (3). Вентральные отростки имеются (*f. l. s.*). Гулярное пятно четкое, ярко окрашено ***Chironomus muratensis* Ryser et al.**
- 3 (2). Вентральные отростки редуцированы (*f. l. r.*). Гулярное пятно расплывчатое, обычно слабо пигментировано ***Chironomus nudiventris* Ryser et al.**
- 4 (1). Передний край основания максиллы вогнутый, апикальный конец сенсиллы антенны заходит за середину четвертого членика. Гулярное пятно имеет четкие границы. Как правило, пигментированы, но менее интенсивно, другие участки вентральной стороны головной капсулы. Длина личинок перед окукливанием обычно более 20 мм
- 5 (6). Личинки *f. l. r.* и *f. l. p.-r.* (редко *f. l. s.*, в этом случае передние вентральные отростки короче латеральных, задние — не больше 0.5 мм). CR почти всегда меньше 1.2 (1.04—1.21). Вентральная сторона головы пигментирована интенсивно и экстенсивно. Кроме гулярного пятна имеются темные полосы, начинающиеся от затылочного склерита латерально от тенториумов и идущих вдоль гулярного пятна к наружным углам вентроментальных пластинок ***Chironomus agilis* Schobanov et Djomin**
- 6 (5). Вентральные отростки хорошо развиты, CR почти всегда больше 1.2 (1.19—1.44)

- 7(8). Расстояние между цоколями антенн меньше 250 мкм. Гулярное пятно окрашено равномерно. *Chironomus balatonicus* Devai et al.
- 8(7). Расстояние между цоколями антенн больше 270 мкм. Гулярное пятно наиболее сильно пигментировано в центре и по краям.
- 9(10). Базальный членик антенны больше 210 мкм. Вентральные отростки обычно заметно короче подталкивателей. $AR = 2.37-2.79$ *Chironomus entis* Schobanov, sp. n.
- 10 (9). Базальный членик антенны меньше 210 мкм. Вентральные отростки могут быть короче или длиннее подталкивателей (*f. l. s., f. l. p.*)
- 11(12). Зубчики вентроментальных пластинок почти соприкасаются своими основаниями, либо расстояния между зубчиками не больше их двойной ширины. Количество радиальных бороздок (SuR) более чем в 90 % случаев превышает 80 (79-107). $AR = 1.81-2.36$ *Chironomus plumosus* (Linnaeus)
- 12(11). Расстояние между зубчиками вентроментальных пластинок превышает двойную ширину их основания. Количество радиальных бороздок (SuR) 71-85, с вероятностью более 70 % меньше 80. $AR = 2.25-2.61$ *Chironomus bonus* Shilova et Djvarscheischvili

О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЯХ ВИДОВ *CHIRONOMUS* ГРУППЫ *PLUMOSUS*

На основе цитогенетических исследований был сделан вывод, что кариотипы сестринских видов группы *plumosus* являются производными кариотипа *Ch. plumosus* [11, 25].

Приступая к анализу филогенетических отношений между видами на основе данных по морфологии личинок, мы исходили из положения, что степень эволюционной дивергенции видов соответствует их морфологической дивергенции. При монофилетическом видообразовании анцестральный вид в среднем должен иметь наименьшее количество различий с дочерними видами, нежели последние при сравнении между собой и анцестральным. На основе полученных данных при попарном сравнении удалось выделить всего 100 дискретных различий (хиатусов) (рис. 9). Совокупность хиатусов каждого вида при сравнении с остальными будет показывать близость каждого вида к предковому:

<i>Chironomus agilis</i>	15	<i>Ch. muratensis</i>	31
<i>Ch. balatonicus</i>	27	<i>Ch. nudiventris</i>	35
<i>Ch. bonus</i>	45	<i>Ch. plumosus</i>	12
<i>Ch. entis</i>	34		

Наименьшее количество хиатусов у *Ch. plumosus* свидетельствует о его наибольшей близости к предковому виду группы *plumosus*. Анализ главных компонент по 18 параметрам, харак-

agi bal bon ent mur nud agi bal bon ent mur nud agi bal bon ent mur nud															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															
bal															
bon															
ent															
mur															
nud															
plu															

Рис. 9. Хватусы, выявленные при сравнении видов по отдельным признакам.
Обозначение в тексте.

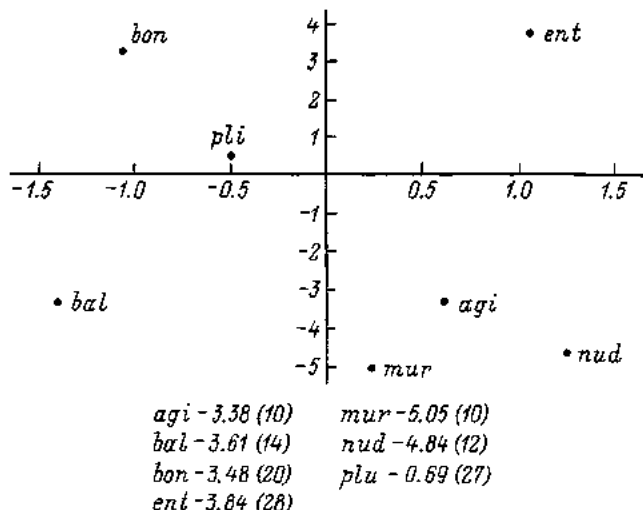


Рис. 10. Анализ главных компонент (средние значения) по 18 параметрам морфологических признаков ($SSm-SSm$, mLC , CR , $M2$, $M1$, Mm , $A1$, AR , $AF-AF$, FA , $S2-S2$, $S3-S3$, $S4-S4$, $S5-S5$, $S8-S8$, $Pp-Pp$, $\frac{S5-S5}{AF-AF}$, SuR).

Сверху справа — расстояние между началом координат и координатами видов, в скобках — величина выборки. Сумма накопленных собственных значений 1 и 3 компонент — 77.121 %. По оси ординат — третья главная компонента; по оси абсцисс — первая главная компонента. Остальные обозначения в тексте.

теризующим склеротизированные детали головы личинок, также выявил центральное положение *Ch. plumosus* в группе (рис. 10).

Учитывая, что в процессе эволюции дивергируют отдельные морфологические структуры, мы сочли возможным использовать морфологические признаки личинок для маркировки эталов видообразования. Степень дивергенции признака соответствует количеству межвидовых различий, выделяемых по этому признаку, что можно выразить формулой

$$d = \frac{h}{c},$$

где d — степень дивергенции признака, h — количество обнаруженных хиатусов при межвидовом попарном сравнении данного признака, c — общее количество межвидовых попарных сравнений.

$$c = \frac{n^2 - n}{2},$$

где n — количество исследуемых видов.

Следовательно,

$$d = \frac{2h}{n^2 - n}.$$

Выделены 3 группы признаков с наиболее высокими степенями дивергенции: 0.476 — MB , SA , TV ; 0.381 — $A1$; 0.333 — $AF-AF$, $M2$. Полная скоррелированность различий строения максиллы

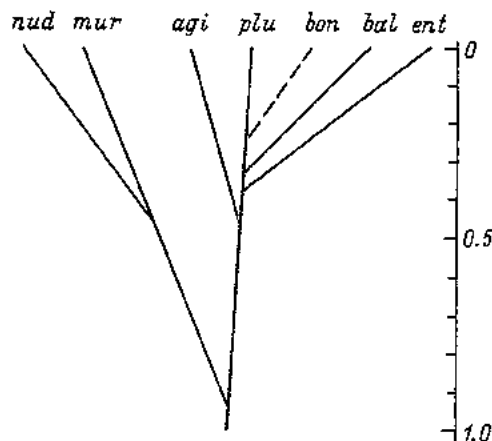


Рис. 11. Филогенетические отношения видов *Chironomus* группы *plumosus* по морфологии личинки.

Шкала справа — степень дивергенции. Пояснение и обозначение в тексте.

и антенны (рис. 9) при межвидовом сравнении свидетельствует о более высокой степени их дивергенции по отношению к строению вентральных отростков, т. е. *MB* и *SA* указывают на один и тот же этап межвидовой дивергенции, более ранний по отношению к этапу, маркируемому *TV*. Это можно формализовать, суммируя степени дивергенции *MB* и *SA*. Таким образом, при построении филограммы (рис. 11) формализованы 4 этапа. На первом этапе (маркеры *MB* и *SA*, степень дивергенции 0.952) происходит обособление *Ch. muratensis* или близкого к нему вида; на втором (маркер *TV*, степень дивергенции 0.476) — *Ch. nudiventris* дивергирует от *Ch. muratensis*, а *Ch. agilis* — от *Ch. plumosus*; на третьем (маркер *AI*, степень дивергенции 0.381) — от *Ch. plumosus* обособляется *Ch. entis*; на четвертом (маркер *AF—AF*, степень дивергенции 0.333) — образование *Ch. balatonicus*. Этап образования *Ch. bonus*, по данным изучения морфологии личинок, формализовать не удалось, поэтому эта ветвь обозначена пунктиром. В филограмме не учтены такие признаки, как характер окраски головы, форма базального членика антенны, формализация которых затруднительна. Однако косвенно они подтверждают эволюционную обособленность *Ch. muratensis* и *Ch. nudiventris*, а также и более раннее становление как вида *Ch. agilis* по отношению к *Ch. entis*, *Ch. balatonicus* и *Ch. bonus*.

Следует отметить, что различия видов группы *plumosus* на личиночной стадии не всегда соответствуют морфологическим расхождениям между ними на стадии куколки и имаго. *Ch. plumosus* четко отличается от *Ch. muratensis* по строению шипа на VIII тергите, крючков на II тергите куколки и гениталиям самцов [16]. Куколка и самец *Ch. nudiventris* морфологически сходны с таковыми *Ch. muratensis* и по упомянутым признакам

отличаются от куколки и самца *Ch. plumosus*. Между *Ch. plumosus*, *Ch. agilis* и *Ch. entis* пока не найдено достоверных различий на стадии куколки и имаго [19]. *Ch. balatonicus* отличается от *Ch. plumosus* характерными особенностями строения гипонигия [20]. *Ch. bonus* с трудом дифференцируется от *Ch. plumosus* по морфологии личинки. Очень близки эти виды по электрофоретическому спектру гемоглобинов и дисковой структуре хромосом, что дает повод для сомнений в справедливости причисления *Ch. bonus* к статусу вида. Однако четкие различия самцов *Ch. bonus* и *Ch. plumosus* по форме гоностилия и первых придатков гениталий [15], а также особенности строения самок этих видов [12] свидетельствуют об обратном.

Таким образом, вывод, сделанный на основании изучения морфологии личинок о филогенетической обособленности *Ch. muratensis* и *Ch. nudiventris*, подтверждается данными по морфологии куколок и самцов этих видов. Детальные исследования куколок и имаго *Ch. plumosus*, *Ch. agilis*, *Ch. entis*, *Ch. balatonicus* и *Ch. bonus* могут изменить основанные на морфологии личинок представления о филогенетических отношениях этих видов.

Автор глубоко признателен К. Э. Кангур, Т. Н. Нагаевой, А. Т. Мачавариани, А. Ю. Каратаеву за собранный и предоставленный для изучения материал, а также С. Ю. Демину за неоценимую помощь в цитогенетической диагностике изученных видов.

Литература

1. Зограф Ю. Н. Наружный скелет личинки *Chironomus plumosus* L. // Тр. гидробиол. станции на Глубоком озере. СПб. 1907. Т. 2.
2. Ильинская Н. Б., Иордан М. С. Развитие грудных зародышевых дисков у личинок IV возраста *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 33.
3. Калугина Н. С. Систематика и развитие комаров-звонцов *Glyptotendipes glaucus* Mg. и *G. griekoveni* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Энтомол. обозрение. 1963. Т. 42. № 4.
4. Константинов А. С. К систематике рода *Chironomus* Mg. // Тр. ВНИИ озера и реч. рыб. хоз-ва. 1956. Т. 4.
5. Линевич А. А., Ербаева Э. А. К систематике рода *Chironomus* Meig. из водоемов Прибайкалья и Западного Забайкалья // Изв. Биол.-географ. НИИ при Иркут. ун-те. 1971. Т. 25.
6. Максимова Ф. Л. К вопросу о кариотипе *Ch. plumosus* усть-икорской природной популяции Ленинградской области // Цитология. 1976. Т. 18, № 10.
7. Максимова Ф. Л. Структурная и функциональная организация полиплоидных хромосом личинок природных популяций *Chironomus plumosus* в связи с полиморфизмом вида: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979.
8. Максимова Ф. Л. Инверсионный полиморфизм природных популяций *Chironomus plumosus* // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых. Л., 1980.
9. Максимова Ф. Л., Петрова Н. А. Географическая изменчивость кариотипа *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1978. Т. 57. Вып. 12.
10. Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). М., 1983.
11. Петрова Н. А., Кикнадзе И. И., Михайлова П. В. Видовая интеграция на примере *plumosus*-группы хирономид // Система интеграции янда. Вильнюс. 1986.

12. Родова Р. А. Определитель самок комаров-звонцов трибы Chironomini (Diptera, Chironomidae). Л., 1978.
13. Черновский А. А. Определитель личинок комаров сем. Tendipedidae (Chironomidae). Л., 1949. (Определители по фауне СССР; Т. 31).
14. Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Цитогенетический метод анализа хромосом у хирономид // Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе, 1982.
15. Шилова А. И., Джваршеишвили Б. А. Новый вид рода Chironomus Mg. из Восточной Грузии // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974. № 24.
16. Шилова А. И., Шобанов Н. А. Таксономические и биологические особенности трех микропопуляций Chironomus plumosus L. (Diptera, Chironomidae) Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюз. совещ.-семинара по модельным видам водных беспозвоночных, Палагга, 10-15 октября, 1983. Вильнюс, 1984. С. 86-99. Деп. в ВИНТИ. 28.05.1984, № 3494-84 деп.
17. Шобанов Н. А. Параметры макропризнаков личинок Chironomus plumosus (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 9.
18. Шобанов Н. А. Таксономические исследования гемоглобинов рода Chironomus методом диск-электрофореза // Эволюция, видообразование и систематика хирономид. Новосибирск, 1986.
19. Шобанов Н. А., Демин С. Ю. Chironomus agilis — новый вид из группы plumosus (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 10.
20. Devai G., Wülker W., Scholl A. Revision der Gattung Chironomus (Diptera): IX. C. balatonicus sp. n. aus dem Flachsee Balaton (Ungarn) // Acta zool. Acad. sci. hung. 1983. Bd 29, N 4.
21. Goetghebuer M. Tendipedidae (Chironomidae): Subfamilie Tendipedinae (Chironominae) // Die Fliegen der palaearktischen Region. Berlin, 1937. Bd 107, N 13.
22. Keyl H. G. Untersuchungen am Karyotypus von Chironomus thummi. I. Karte der Speicheldrüsen-Chromosomen von Ch. th. thummi und die Cytologische Differenzierung der Subspezies Ch. th. thummi und Ch. th. piger // Chromosoma. 1957. Bd 8, H. 7.
23. Keyl H. G., Keyl J. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden // Arch. Hydrobiol. 1959. Bd 56, H. 1.
24. Michailova P., Fischer J. Chironomus vancouveri sp. n. from Canada (Diptera, Chironomidae) // Reichenbachia. Dresden, 1986. Bd 23, N 2.
25. Michailova P., Fischer J. Speciation within the plumosus group of the genus Chironomus Meigen (Diptera, Chironomidae) // Ztschr. zool. Syst., Evolutionsforsch. 1986. Bd 24, N 3.
26. Rothen R., Scholl A., Rosin S. Artdiagnose durch Enzymelectrophorese bei Chironomus // Rev. suisse Zool. 1975. Bd 82.
27. Ryser H. M., Scholl A., Wülker W. Revision der Gattung Chironomus Meigen (Diptera): VII. C. muratensis n. sp. und C. nudiventris n. sp. Geschwisterarten aus der plumosus-Gruppe // Rev. suisse zool. 1983. Bd 90.
28. Saether O. A. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae) // Entomol. scand. 1980. Suppl. 14.
29. Webb C. J., Scholl A. Identification of larvae of European species of Chironomus Meigen (Diptera: Chironomidae) // Syst. Entomol. 1985. Vol. 10.
30. Webb C. J., Scholl A., Ryser H. M. Comparative morphology of the larval ventromental plates of European species of Chironomus Meigen // Syst. Entomol. 1985. Vol. 10.
31. Wiederholm T. (Ed.). Chironomidae of the Holarctic region: Keys and diagnoses. Part 1. Larvae // Entomol. scand. 1983. Suppl. 19.
32. Wülker W., Sublette J. E., Sublette M. F., Martin J. A Review of the Genus Chironomus (Diptera, Chironomidae): I. The staegeri group // Stud. Natur. Sci. 1971. Vol. 1, N 1.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ХИРОНОМИД ОЗЕР КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Фауна хирономид озер Калининградской обл. практически не исследовалась. Только в работе Э. Д. Мордухай-Болтовской с соавторами [12] указано для оз. Виштынецкого 20 видов и форм хирономид, большинство из которых определено до рода или группы видов.

В настоящем сообщении приводятся видовой состав и экологические характеристики хирономид озер Калининградской обл., изученных преимущественно с учетом всех стадий развития. Ранее нами были опубликованы лишь неполные списки видов этих двукрылых [29, 30] без указания их экологии.

Материал собран в период рыбохозяйственных исследований малых озер виштынецкой группы (Мариново, Камышовое, Островное и Боровиково) в 1976—1979 гг. и оз. Виштынецкого в 1979—1983 гг. Изученные озера расположены на юго-востоке Калининградской обл. и относятся к Балтийской озерной области [5]. Краткая лимнологическая характеристика озер представлена в таблице. Данные о зарастаемости озер взяты по Ю. В. Герасимову и Э. Д. Мордухай-Болтовской [4], другие сведения — по Н. К. Алексееву с соавторами [1].

В малых озерах виштынецкой группы распределение хирономид приводится по двум участкам (открытая часть озера и прибрежная зона, покрытая водной растительностью), а в оз. Виштынецком — по четырем основным биотопам (песок с харой, серый ил, заиленный ракушечник и мелкоалевритовый ил). В открытой части малых озер и на серых илах оз. Виштынецкого отбор проб зообентоса осуществляли дночерпателем Боруцкого с площадью захвата $1/40$ м², на остальных трех биотопах оз. Виштынецкого использовали модифицированный дночерпатель Экмана—Берджа той же площади. Для сбора качественных проб применяли дночерпатель, скребок, драгу и сачок. Всего собрано и обработано 1443 количественных и 148 качественных проб. Для идентификации отдельных стадий развития хирономид использовали выведение комаров из личинок IV возраста по общепринятой методике [26]. С целью воспитания отсажено более 3500 личинок, из которых

Озеро	Площадь озера, км ²	Зарастаемость, % от общей площади	Глубина, м		Трофность	Количество проб зообентоса
			наибольшая	средняя		
Виштынецкое	16,60	17	52,0	15,5	Олиго-мезотрофное	945
Камышовое	0,29	12	4,2	1,5	Эвтрофное	225
	0,45	14	7,2	3,3	Мезотрофное	140
Островное	0,11	16	11,0	6,3	Та же	211
	0,27	100	2,0	0,7	Эвтрофное	70

получено 259 самцов, 142 самки и многочисленные куколки. Для установления сроков вылета и количества генераций массовых видов хирономид обычным энтомологическим сачком собирали имаго, чаще в период роения, изредка путем «кошения» с прибрежной надводной растительности и кустарников или привлечением на свет, иногда во время их вылупления из куколок на поверхности воды. Абсолютную плодовитость некоторых массовых видов определяли вскрытием самок. Частоту встречаемости отдельных видов личинок вычисляли, исходя из количества проб, собранных в местах обитания данного вида.

Видовую принадлежность личинок и куколок хирономид устанавливали по существующим определителям и в соответствии с собственными материалами воспитания преимагинальных стадий до имаго. Взрослых комаров определяли совместно с А. И. Шиловой с использованием литературы и коллекции, хранящейся в лаборатории биологии и систематики водных организмов ИБВВ АН СССР.

Подсем. TANYPODINAE

1. *Anatopynia plumipes* (Freis). Несколько экзвив куколок собраны в апреле с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого. Личинки найдены в сентябре—ноябре и в феврале в оз. Боровиково (100 экз./м²) и Большом заливе оз. Виштынецкого (280 экз./м²) на глубине 1—2,5 м на илах с большой примесью растительных остатков. Частота встречаемости 11—16 %. Зрелые личинки со вздутыми грудными сегментами длиной 17 мм имели массу 35 мг. Моноцикличес. Лёт ранней весной, сразу после вскрытия водоемов.

В фауне СССР широко распространен [26]. В Прибалтике известен из Калининградской обл. [28].

2. *Ablabesmyia monilis* (L.). Многочисленные ♂♂ и ♀♀ отмечены с середины мая до конца августа повсеместно; 2 LPI ♂♂ и 3 LPI ♀♀ выведены в те же сроки. Личинки обитают преимущественно в прибрежье, в зоне зарослей. Частота встречаемости в оз. Виштынецком: на песке с харой — 23 %, сером иле (в зарослях элодеи, рдеста) — 35 %, заиленном ракушечнике — 20 %.

Предкуколки и куколки зарегистрированы с конца мая до конца августа включительно. Максимальная плотность популяции (1280 экз./м²) отмечена на серых илах оз. Виштынецкого в февралю. В прибрежье озер Виштынецкого и Боровиково — дицикличен. Первый лик вылета — конец мая — начало июня, второй — конец июля — август. На заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого, по-видимому, моноцикличен.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Калининградской обл. [29].

3. *Ablabesmyia phatta* Egg. Многочисленные ♂♂ и ♀♀ собраны в мае — августе; 2 LPI ♂♂, 3 LPI ♀♀ и 1 PI ♂ выведены в июне и августе из личинок, собранных на серых илах оз. Виштынецкого. Местообитание личинок, как у предыдущего вида. Наибольшая плотность популяции (480 экз./м²) отмечена в оз. Виштынецком в апреле. Частота встречаемости на песке с харой — 35 %, сером иле — 44 % и заиленном ракушечнике — 26 %. Личинки IV возраста, по-видимому, активные хищники. В кишечнике большинства личинок в апреле — мае было обнаружено до 15—20 головных капсул личинок младших возрастов из родов *Tanytarsus*, *Einfeldia*, *Procladius* и *Ablabesmyia*. Дицикличен. Первый вылет в мае — начале июня, второй — в конце июля — августе. Абсолютная плодovitость 170—205 яиц/особь.

В СССР, по-видимому, повсеместен [26]. В Прибалтике достоверно известен из окрестностей оз. Вуртсъярв [31] и Калининградской обл. [29].

4. *Macropelopia nebulosa* (Mg.). Единичные личинки найдены на песке оз. Виштынецкого на глубине 1—1.2 м.

В СССР известен ранее из Латвии [37], Карелии [16] и Рыбинского водохранилища [26].

5. *Monopelopia* sp. 9 ♂♂ собраны во второй декаде мая в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове небольшого роя.

6. *Natarsia punctata* (Fabr.). 2 ♂♂ собраны в мае в районе биостанции оз. Виштынецкого на свет.

В СССР известен из бассейна р. Волги [27] и Калининградской обл. [30].

7. *Paramerina divisa* (Walk.). 5 ♂♂ собраны в сентябре в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове небольшого роя.

В СССР известен только из Рыбинского водохранилища [26] и Калининградской обл. [30].

8. *Procladius choreus* (Mg.). 7 ♂♂ и несколько экзвив куколок собраны в июне с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого; 12 LPI ♂♂ и 6 LPI ♀♀ выведены из личинок, собранных в озерах Камышовом, Островном и Мариново в мае — июне и августе. Максимальная плотность популяции (1200 экз./м²) отмечена в оз. Камышовом в июле. Частота встречаемости в литорали озер Камышового и Островного — 100 %, Мариново — 76 %. Дицикличен. Первый вылет в конце мая — июне, второй — в августе — сентябре.

В СССР, по-видимому, широко распространен [17, 26].

9. *Procladius crassinervis* (Zett.). 1 ♂ собран в конце апреля с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

10. *Procladius culiciformis* (Mg.). 15 LPI ♂♂, 9 LPI ♀♀ и 18 LP выведены в конце мая—июне из личинок, собранных на мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 20—32 м. Глубоководный вид. Личинки обнаружены на глубине 19—40 м. Максимальная плотность популяции (240 экз./м²) отмечена в августе на глубине 25 м. Частота встречаемости 91 %. Моноциклический. Лёт растянут. Предкуколки встречаются с конца мая до середины июля. Абсолютная плодовитость 270—328 яиц/особь.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

11. *Procladius jonsoni* Roback. 55 ♂♂ и ♀♀ и многочисленные экзвивы куколок собраны в апреле—мае с поверхности воды Большого залива и в июне с поверхности воды открытой части оз. Виштынецкого; 23 LPI ♂♂, 13 LPI ♀♀ и 15 LP выведены в апреле—июне из личинок, собранных на серых и мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 3—35 м. Эврибатный вид. Частота встречаемости в профундали оз. Виштынецкого около 90 %. Наибольшая плотность личинок (280 экз./м²) на заиленном ракушечнике на глубине 7—10 м. На серых илах оз. Виштынецкого — дициклический. Первый вылет в конце апреля—мае, второй — в августе. На мелкоалевритовых илах — моноциклический. Абсолютная плодовитость 179—251 яиц/особь.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

12. *Procladius sagittalis* K. 1 PI ♂ выведен в июне из куколки, обнаруженной на серых илах оз. Камышового на глубине 2.2 м.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

13. *Procladius signatus* (Zett.). Более 50 ♂♂ и ♀♀ и несколько экзвивы куколок собраны в конце августа с поверхности воды Большого залива; 5 ♂♂ собраны в конце сентября в районе биостанции оз. Виштынецкого; 3 LPI ♂♂ и 1 LPI ♀ выведены из личинок, собранных в июле на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 6.5—7 м. Предкуколки отмечены на серых илах в начале июня и в августе. Эврибатный вид. Личинки встречаются на мелкоалевритовых илах на глубине 15—25 м, частота встречаемости 36 %. На заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого самый массовый из таниподин, где при частоте встречаемости 96 % плотность в период отрождения молоди (конец августа—сентябрь) достигает 1600 экз./м². Лёт растянут с начала июня до сентября. На заиленном ракушечнике и мелкоалевритовых илах — моноциклический, на серых илах — дициклический. Первый вылет в июне, второй — в августе—сентябре.

В СССР известен только в Калининградской обл. [30].

14. *Procladius simplicistilus* Fr. Более 60 ♂♂ и ♀♀ собраны в мае с поверхности воды Большого залива; 10 LPI ♂♂, 8 LPI ♀♀ и 3 PI ♂♂ выведены в те же сроки из личинок и куколок, собранных на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 1.9—3 м. Самый много-

численный из танинидин вид на серых илах оз. Виштынецкого. Наибольшая плотность личинок IV возраста (1360 экз./м^2) отмечена в конце апреля на глубине 2—2.5 м. Частота встречаемости около 65 %. Длина предкуколки 12—12.5 мм, индивидуальная масса 14.5—16 мг. Моноциклический. Лёт дружный, длится около 2 нед. Абсолютная плодовитость 459—528 яиц/особь. В конце апреля в кишечниках большинства личинок IV возраста обнаружено от 8 до 22 головных капсул личинок родов *Einfeldia*, *Tanytarsus*, *Corynocera* и молоди *Procladius*, что свидетельствует о хищном способе питания данного вида.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

15. *Procladius vesus* Roback. 1 LPI ♀ и 1 LP выведены в апреле из личинок, обнаруженных на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 6—6.5 м.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

16. *Procladius* sp. 1 LPI ♂ выведен в июле из личинки, найденной на серых илах оз. Камышового на глубине 1.6 м. Единичные личинки встречаются на серых илах оз. Виштынецкого и в прибрежной зоне оз. Островного.

17. *Psilotanypus rufovittatus* (v. d. W). 5 ♂♂ собраны в августе с поверхности воды оз. Камышового; 2 LPI ♂♂ выведены в июне из личинок, собранных на серых илах оз. Камышового на глубине 1.5—2 м. Личинки встречаются в озерах Островном, Мариново и Боровиково. Относительно многочисленны в открытых участках оз. Камышового, где частота встречаемости около 76 %, а максимальная численность 920 экз./м^2 . Дициклический. Первый вылет в июне, второй в августе.

В СССР отмечен в Учинском [13] и Рыбинском [26] водохранилищах и Калининградской обл. [29].

18. *Psilotanypus imicola* K. 5 LPI ♂♂, 7 LPI ♀♀ и 2 PI ♂♂ выведены в мае из личинок и куколок, собранных на серых илах оз. Виштынецкого. Многочисленные экзувии куколок собраны в мае с поверхности воды Большого залива. По-видимому, моноциклический. Дружный лёт наблюдается в мае. Абсолютная плодовитость 212—334 яиц/особь.

В СССР отмечен в тех же районах, что и предыдущий вид.

19. *Tanypus punctipennis* (Mg.). 12 LPI ♂♂, 5 LPI ♀♀ и 1 PI ♂ выведены в мае из личинок и куколок, собранных на серых илах оз. Камышового на глубине 2—4 м. Наибольшая плотность популяции (1200 экз./м^2) отмечена в оз. Камышовом, в период отрождения молоди. Частота встречаемости в оз. Камышовом 100 %, в озерах Мариново и Островном — около 45 %, на серых илах оз. Виштынецкого — 13 %. Предкуколки и куколки встречаются в мае—июне и в августе—сентябре. Дициклический. Первый вылет дружный (конец мая—начало июня), второй более растянут (август—сентябрь).

В СССР широко распространен [17, 26].

20. *Tanypus vilipennis* (K.). 5 LPI ♂♂, 3 LPI ♀♀ и 1 PI ♂ выведены в июне—июле из личинок и куколок, собранных в зарослях

макрофитов оз. Виштынецкого на глубине 2.5—7 м, где их частота встречаемости около 85 %. Личинки обычны в зоне зарослей оз. Боровиково. По-видимому, моноциклический. Лёт растянут, длится с начала июня до конца июля.

Распространение, как у предыдущего вида.

21. *Tanypus* sp. 1 LPI ♀ выведена в августе из личинки, найденной на серых илах оз. Камышового на глубине 2.5 м.

22. *Thienemannimyia* ex. gr. *lentiginosa* (Freis.). Единичные личинки встречаются в прибрежной зоне озер Виштынецкого и Боровиково, среди растительности.

В Прибалтике как *Ablabesmyia* ex. gr. *lentiginosa* указан для озер Латвии [21] и оз. Вуртсъярв [22].

23. *Trissopelopia longimana* (Staeg.). 10 ♂♂ собраны в апреле в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове небольшого роя.

В СССР известен только из Ленинградской [17] и Калининградской областей [30].

24. *Xenopelopia falcigera* (K.). 28 ♂♂ собраны в мае, 39 ♂♂ — в сентябре в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове немногочисленных роев. По-видимому, дициклический.

В СССР известен из Литвы, Ленинградской [17] и Калининградской [30] областей.

Подсем. DIAMESINAE

25. *Diamesa* sp. Единичные личинки найдены в прибрежной зоне озер Виштынецкого и Островного на песке.

26. *Potthastia longimana* (K.). Единичные личинки найдены в прибрежной зоне оз. Виштынецкого на песке с харой.

В СССР, по-видимому, повсеместен [26]. В Прибалтике ранее указан как *Diamesa campestris* Edw. в оз. Вуртсъярв [22].

Подсем. PRODIAMESINAE

27. *Monodiamesa bathyphila* K. Многочисленные экзувии куколок собраны в сентябре с поверхности воды открытой части оз. Виштынецкого. Личинки обитают в профундали оз. Виштынецкого на глубине 13—36 м. Частота встречаемости около 35 %. Единичные личинки обнаружены на заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого. Максимальная плотность (110 экз./м²) отмечена в профундали оз. Виштынецкого на глубине 23 м. Моноциклический. Лёт в сентябре.

В СССР, по-видимому, широко распространен [15].

28. *Prodiamesa olivacea* (Mg.). Частота встречаемости личинок, обнаруженных в желудках ерша, в апреле—мае составила около 20 %.

В СССР широко распространен [15, 26].

29. *Aericotopus lucens* (Zett.). 5 ♂♂ собраны в мае в районе Большого залива оз. Виштынецкого на жесткой надводной растительности.

В СССР как *A. lucidus* Staeg. известен из Прибалтики [35], Ленинградской обл. [15], Рыбинского водохранилища [26] и Восточной Сибири [9].

30. *Brillia longifurca* K. 2 ♂♂ собраны в мае в районе биостанции оз. Виштынецкого на свет.

В СССР известен из Ленинградской обл., бассейна р. Печоры, Камского [15] и Рыбинского [26] водохранилищ. Для Прибалтики указывается впервые.

31. *Bryophaenocladus subvernalis* (Edw.). 2 ♂♂ найдены в октябре в районе биостанции оз. Виштынецкого.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

32. *Corynoneura edwardsi* Br. Более 200 ♂♂ и ♀♀ собраны в конце апреля—сентябре в районе биостанции и Большого залива оз. Виштынецкого; 27 LPI ♂♂, 12 LPI ♀♀ и 3 PI ♂♂ выведены в те же сроки из личинок и куколок, собранных на песке с харой и в зарослях погруженной водной растительности оз. Виштынецкого. Максимальная плотность (1400 экз./м²) отмечена в мае на песке с харой на глубине 1.5 м. Частота встречаемости 84 %. Полициклический. В прибрежье вид дает 4 генерации: первая — конец апреля—начало мая, вторая — середина июня—начало июля, третья — август, четвертая — середина сентября—октябрь.

В СССР известен из Рыбинского водохранилища [26] и Калининградской обл. [29].

33. *Corynoneura carriana* (Edw.). 3 ♂♂ собраны в июне с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого; 1 PI ♂ и 1 LI выведены в мае из личинки и куколки, обнаруженных на песке с харой. Распределение личинок сходно с предыдущим видом. По-видимому, полициклический.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

34. *Cricotopus algarum* (K.). Личинки обитают в прибрежной зоне озер Виштынецкого и Камышового. Частота встречаемости около 20 %. Предкуколки встречаются в июне.

В СССР широко распространен [15, 26]. Для Прибалтики указывается впервые.

35. *Cricotopus bicinctus* (Mg.). 5 ♂♂ собраны в июне в районе биостанции и Большого залива оз. Виштынецкого; 1 ♂ найден в сентябре в районе Большого залива; 1 LPI ♂ выведен в июне из личинки, обнаруженной в прибрежье оз. Виштынецкого. Личинки отмечены в озерах Виштынецком, Камышовом, Островном и Боровиково в зоне зарослей. Частота встречаемости 14—35 %. Дициклический. Лёт в конце мая—июне и в августе—сентябре.

В СССР, по-видимому, широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Латвии [35] и Калининградской обл. [29].

36. *Cricotopus flavocinctus* (K.). 3 ♂♂ собраны в июне в районе биостанции оз. Виштынецкого. Предкуколки и куколки встречаются в июне и сентябре на песке с харой и серых илах оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 16 %. Дициклический. Лёт в июне и сентябре.

Для СССР по имаго указывается впервые. Ранее по личинке известен из Калининградской обл. [29].

37. *Cricotopus laetus* Hirv. 16 ♂♂ собраны в августе в районе биостанции оз. Виштынецкого на свет.

В СССР известен только в Калининградской обл. [29].

38. *Cricotopus laricomalis* (Edw.). 3 ♂♂ найдены в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого; 1 LPI ♂ выведен в июле из личинки, обнаруженной на песке с харой оз. Виштынецкого. Личинки обитают в прибрежье озер Виштынецкого, Островного и Боровиково. Частота встречаемости 22—18 %.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

39. *Cricotopus sylvestris* (Fabr.). 7 ♂♂ собраны в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого; многочисленные экзувии куколок найдены в мае с поверхности воды там же; 1 LPI ♂ и 1 PI ♂ выведены в августе—сентябре из личинки и куколки, обнаруженных в зарослях макрофитов оз. Виштынецкого. Личинки *C. s.* об. гр. *sylvestris* обычны среди зарослей макрофитов озер Виштынецкого, Камышового, Боровиково, Островного и Мариново. Частота встречаемости 60—85 %. Дициклический. Лёт в мае—июне и августе—сентябре.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Латвии [35] и Калининградской обл. [29].

40. *Cricotopus tibialis* (Mg.). 5 ♂♂ собраны в мае с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого; 35 ♂♂ найдены в мае—июне при облове небольших роев там же.

В СССР известен из Учинского [20] и Рыбинского [26] водохранилищ. Для Прибалтики указывается впервые.

41. *Eukiefferiella longicalcar* K. Личинки обитают на песке с харой и заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого. Частота встречаемости 39 и 12 % соответственно. По-видимому, моноциклический. Предкуколки и куколки встречаются в июле.

В СССР широко распространен [15]. Для Прибалтики указывается впервые.

42. *Eukiefferiella tshernovskii* Papcratova. Единичные личинки обнаружены на песке с харой оз. Виштынецкого.

Распространен в европейской части СССР [15]. Для Прибалтики указывается впервые.

43. *Limnophyes habilis* (Walk.). 12 ♂♂ собраны в мае в районе биостанции оз. Виштынецкого; 2 ♂♂ найдены в сентябре в районе Большого залива оз. Виштынецкого. Дициклический. Вылет в мае и сентябре.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

44. *Limnophyes prolongatus* K. 7 ♂♂ собраны в июне в районе биостанции оз. Виштынецкого.

В СССР указан для севера европейской части [15]. Для Прибалтики указывается впервые.

45. *Limnophyes* sp. 6 ♂♂ найдены в июне в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове кустарников.

46. *Metriocnemus hydropetricus* K. 6 ♂♂ собраны в апреле в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове кустарников.

В СССР по имаго известен только из Калининградской обл. [30]. По личинке указан для Средней Волги [27].

47. *Metriocnemus picipes* (Mg.). 2 ♂♂ собраны в мае с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

48. *Microcricotopus bicolor* (Zett.). 1 ♂ найден в мае в районе Большого залива оз. Виштынецкого. Личинки обитают на песке с харой оз. Виштынецкого. Предкуколки и куколки встречаются в августе—сентябре там же. Частота встречаемости около 20 %. По-видимому, дициклический.

В СССР широко распространен [15, 26]. В Прибалтике достоверно известен из Калининградской обл. [29] и по личинке как *Eukiefferiella bicolor* из оз. Выртьярв [22].

49. *Orthocladius consobrinus* (Holmgren). Личинки обнаружены в мае—июне в кишечниках лия оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 12 %.

В СССР широко распространен [15, 26]. В Прибалтике ранее известен по личинке как *Cricotopus? versidentatus* Tshern. из озер Латвии [21].

50. *Orthocladius saxicola* (K.). 1 LPI ♀ выведена в мае из личинки, обнаруженной на песке с харой оз. Виштынецкого на глубине 1.5 м. Частота встречаемости около 12 %. Единичные личинки встречаются на заиленном ракушечнике и серых илах оз. Виштынецкого, а также в прибрежной зоне озер Боровиково и Камышового. Абсолютная плодовитость одной самки составила 392 яйца.

В СССР широко распространен [15]. Для Прибалтики указывается впервые. По личинке *O. ex. gr. saxicola* ранее указан для оз. Выртьярв [22] и озер Калининградской обл. [29].

51. *Parakiefferiella bathophila* (K.). 5 ♂♂ найдены в сентябре в районе Большого залива оз. Виштынецкого; 8 экзвивев куколок собраны в мае с поверхности воды там же; 2 куколки найдены на песке с харой оз. Виштынецкого на глубине 1.8 м. Личинки обитают на песке с харой и серых илах оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 20 %. Дициклический. Лёт в мае и августе—сентябре.

В СССР широко распространен [15, 26]. Для Прибалтики указывается впервые.

52. *Parakiefferiella coronata* (Edw.). Единичные личинки и куколки найдены на песке с харой оз. Виштынецкого на глубине 1.5—2 м.

В СССР известен из Латвии [35], Литвы и Кировской обл. [15].

53. *Paraphaenocladius impensus* (Walk.). 20 ♂♂ собраны в мае в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове небольшого

роя; 5 ♂♂ найдены в сентябре в районе Большого залива оз. Виштынецкого. Дицикличес. Лёт в мае и сентябре.

В СССР известен только из Калининской [15] и Калининградской [30] областей.

54. *Prosilocerus orielicus* Tshern. 60 ♂♂ и ♀♀ и многочисленные экзувии куколок собраны в конце апреля — мае с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого; 3 LPI ♂♂, 2 LPI ♀♀ и 12 PI ♂♂ выведены в апреле — мае из личинок и куколок, собранных на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 2.1—6 м. Из ортокладиин — самый многочисленный вид. В период отрождения молодки (июнь) его численность на серых илах оз. Виштынецкого достигала 1840—2200 экз./м². Частота встречаемости около 96 %. Отдельные личинки встречаются на песке с харой и заиленном ракушечнике до глубин 13 м. В озерах дельты Дуная [33] личинки этого вида доминируют среди хирономид, составляя 22—96 % численности и 8—74 % их биомассы. А. А. Черновский [23] обнаружил личинок данного вида в р. Ориель на крупном песке с запахом сероводорода, на глубине 5 м. Вид моноцикличес. Вылет начинается сразу после вскрытия водоема и продолжается до середины мая. Роевание и спаривание происходят на водной поверхности. Абсолютная плодовитость 572—694 яйца/особь. Личинки I возраста не ведут обычного для хирономид планктонного образа жизни. Максимальный темп роста приходится на осенне-зимний период. Величина продукции на серых илах до 5.1 г/м², среднеговой P/B-коэффициент 3, а P/B_{макс} — 2.2.

Для СССР по имаго указывается впервые. По личинке известен с юга Украины [23] и из Калининградской обл. [29].

55. *Psectrocladius bisetus* G. Немногочисленные личинки и куколки обнаружены на песке с харой оз. Виштынецкого на глубине 1.5—2.3 м. Единичные личинки встречаются в зарослях макрофитов Большого залива оз. Виштынецкого.

Для СССР указывается впервые.

56. *Psectrocladius* ex. gr. *dilatatus* (v. d. W.). Единичные личинки обнаружены на песке с харой и серых илах оз. Виштынецкого.

По В. Я. Панкратовой [15], личинки этой группы широко распространены в СССР.

57. *Psectrocladius psilopterus* K. 2 ♂♂ и несколько экзувиев куколок собраны в мае с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого. Личинки обитают на песке с харой и среди зарослей макрофитов Большого залива оз. Виштынецкого. Частота встречаемости 20 и 26 % соответственно. Личинки *P. ex. gr. psilopterus* обнаружены в зоне зарослей во всех исследованных озерах. Частота встречаемости 80—95 %. В период отрождения молодки достигает численности нескольких тысяч экземпляров на 1 м².

В СССР, по-видимому, широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Латвии [35].

58. *Psectrocladius sordidellus* (Zett.). 1 LPI ♂ и 2 LPI ♀♀ выведены в конце июля — августе из личинок, собранных в зарослях

макрофитов оз. Виштынецкого. Несколько экзвивев куколок собраны в мае с поверхности воды Большого залива. Предкуколки в прибрежной зоне оз. Виштынецкого встречаются в конце апреля—мае и в начале июля—августе. Частота встречаемости в прибрежье около 30 %, на заиленном ракушечнике 4 %. Дидикличен. Первый вылет в мае, второй в июле—августе. Абсолютная плодовитость одной самки составила 229 яиц.

В СССР известен из района Кольского полуострова, Ленинградской [15], Ярославской [8] и Калининградской [29] областей.

59. *Psectrocladius simulans* Joh. 5 ♂♂ собраны в мае с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого. Личинки обитают в прибрежной зоне озер Виштынецкого, Камышового, Островного и Боровиково. Частота встречаемости 30—50 %. Дидикличен. Предкуколки встречаются в мае и в июле—августе.

В СССР, по-видимому, широко распространен [26]. В Калининградской обл. [29] ранее был указан по личинке.

60. *Smittia nudipennis* G. 4 ♂♂ собраны в мае в районе Большого залива оз. Виштынецкого с жесткой надводной растительности.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

61. *Thienemanniella* ex. gr. *clavicornis* K. Единичные личинки обнаружены в прибрежной зоне оз. Виштынецкого. Предкуколки встречаются в сентябре.

В СССР личинки данной группы известны из оз. Выртсьярв [22] и Онежского озера [2].

Подсем. CHIRONOMINAE

Триба Chironomini

62. *Camptochironomus tentans* Fabr. 18 ♂♂ найдены в мае—августе в районе Большого залива оз. Виштынецкого, 16 LPI ♂♂; 7 LPI ♀♀ и 2 PI ♂♂ выведены в мае—июле из личинок, собранных на серых илах озера. Частота встречаемости 55 %. В период отрождения молоди (июнь, сентябрь) их численность достигает 800—840 экз./м². В мае личинки и куколки *C. tentans* — основной кормовой объект линя, составляющий по массе около 50 %. Дидикличен. Первый вылет в мае (дружный), второй растянут с июля по август включительно. Абсолютная плодовитость 1650—2125 яиц/особь.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен только из Калининградской обл. [29].

63. *Chironomus anthracinus* Zett. Личинки обитают на мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 10—42 м. Частота встречаемости 38 %. Плотность популяции около 70 экз./м². Предкуколки встречаются в мае—начале июня.

В СССР широко распространен [26].

64. *Chironomus cingulatus* (Mg.). 1 ♂ найден в июле в районе биостанции оз. Виштынецкого; 1 LPI ♂ выведен в мае из личинки, обнаруженной на серых илах на глубине 3.5 м. Частота встречае-

мости личинок IV возраста около 20 %. Дицикличен. Первый вылет в мае, второй в июле — августе.

В СССР указан для Волгоградского [11], Рыбинского [26] водохранилищ и Восточной Сибири [10]. Для Прибалтики указывается впервые.

65. *Chironomus dorsalis* (Mg.). 3 LPI ♂♂ и 2 LPI ♀♀ выведены в июле из личинок, собранных в роднике на берегу оз. Камышового. Единичные личинки встречаются в прибрежье оз. Островного.

В СССР достоверно известен из Эстонии [31] и Калининградской обл. [29].

66. *Chironomus luridus* Str. 2 LPI ♂♂ и 4 LPI ♀♀ выведены в августе из личинок, собранных в колодце на берегу оз. Виштынецкого; многочисленные экзувии куколок обнаружены в мае и августе там же. Дицикличен. Первый вылет в мае, второй в августе — сентябре.

Для СССР указывается впервые.

67. *Chironomus piger* Str. 3 ♂♂ собраны в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого с жесткой надводной растительности; 3 LPI ♂♂ и 3 LPI ♀♀ выведены в сентябре из личинок, собранных в прибрежье озера. Дицикличен. Первый вылет в мае, второй в сентябре. Абсолютная плодовитость 424—632 яйца/особь.

В СССР достоверно известен из Калининградской обл. [30].

68. *Chironomus pilicornis* F. Личинки обитают на серых илах оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 33 %. Предкуколки встречаются в ноябре и феврале. По данным А. И. Шиловой [26], лёт имаго данного вида происходит ранней весной, сразу после вскрытия водоемов.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике известен из Калининградской обл. [29].

69. *Chironomus plumosus* L. Около 50 ♂♂ собраны в мае — августе на берегу озер Камышового и Виштынецкого; 5 LPI ♂♂, 4 LPI ♀♀ и 3 PI ♂♂ выведены в те же сроки из личинок, собранных в озерах Камышовом и Мариново и на серых илах оз. Виштынецкого. Личинки доминируют среди хирономид в макрозообентосе озер Камышового и Мариново, где при 100 %-ной частоте встречаемости составляют более 50 % численности и 95 % биомассы хирономид данных водоемов. В оз. Камышовом отмечены и самые высокие среднегодовая биомасса (42 г/м^2) и величина годовой продукции (257 г/м^2), которые зарегистрированы здесь в 1977 г., т. е. на второй год после ликвидации на данном водоеме утиной фермы. В оз. Виштынецком личинки встречаются до глубин 13—15 м. Личинки и куколки *Ch. plumosus* — основной кормовой объект леща, плотвы и младших возрастных групп окуня оз. Камышового, составляют по массе от 50 до 90 %. Индивидуальная масса многих предкуколок в этом озере превышала 90 мг, а одна личинка, размером 33 мм, имела массу 126 мг. Дицикличен. Вылет сильно растянут, особенно у популяции оз. Камышового, где он продолжается с конца апреля до конца сентября включительно, с небольшими пиками в мае и августе.

В СССР широко распространен [26].

70. *Chironomus pseudothummi* Str. 7 ♂♂ собраны в мае в районе Большого залива оз. Виштынецкого при облове небольших роев. Для СССР указывается впервые.

71. *Chironomus* sp. 6 LPI ♂♂, 2 LPI ♀♀ и несколько LP выведены в мае—июне из личинок, собранных на мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 19—35 м. Глубоководный вид. Частота встречаемости в профундали оз. Виштынецкого около 50 %. Наибольшая плотность популяции (120 экз./м²) отмечена на глубине 23 м в июне. Моноциклический. Лёт сильно растянут и длится с мая до конца июня. В июне личинки и куколки *Chironomus* sp. — основной корм ерша оз. Виштынецкого, составляют по массе около 40 %, при частоте встречаемости 96 %.

72. *Cryptochironomus* ex. gr. *defectus* K. Личинки относительно многочисленны на песке с харой и серых илах оз. Виштынецкого. Частота встречаемости 61 и 52 % соответственно. В небольшом количестве личинки встречаются в прибрежье озер Камышового, Островного и Мариново.

73. *Cryptocladopelma edwardsi* Krus. 3 ♂♂ собраны в июне с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

74. *Cryptocladopelma viridula* (Fabr.). 1 LPI ♂ выведен в июле из личинки, обнаруженной на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 6 м. Частота встречаемости личинок до 30 %. Наибольшая плотность популяции (1800 экз./м²) наблюдается в период отрождения молоди (сентябрь). Предкуколки встречаются с конца мая до середины августа. Отдельные личинки отмечены на мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 20—25 м. В прибрежной зоне, по-видимому, дициклический.

В СССР достоверно известен из Прибалтики [35], Сибири [9] и Рыбинского водохранилища [26].

75. *Demicryptochironomus vulneratus* (Zett.). Личинки обычны на песке с харой и заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 61 %. Единичные личинки встречаются в озерах Камышовом и Островном.

В СССР широко распространен [26].

76. *Dicrotendipes lobiger* K. ♂♂ и несколько экзвивев куколок собраны в июне с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого. Предкуколки и куколки встречаются в мае—июне и августе—сентябре. Личинки обычны на серых илах, заиленном ракушечнике и песке с харой оз. Виштынецкого. Частота встречаемости 50—70 %. Максимальная плотность (640 экз./м²) отмечена в сентябре—октябре на серых илах озера.

В СССР известен из Рыбинского [26] и Учинского [20] водохранилищ. Для Прибалтики указывается впервые.

77. *Dicrotendipes nervosus* (Staeg.). Личинки относительно многочисленны на песке с харой и среди зарослей макрофитов в Большом заливе оз. Виштынецкого, частота встречаемости 40 и 55 % соответственно. Наибольшая плотность (560 экз./м²)

в оз. Виштынецком зарегистрирована в Большом заливе. Личинки в массе встречаются в прибрежье озер Камышового, Островного и Мариново, где среди корневищ аира их численность достигает нескольких десятков тысяч экземпляров на 1 м².

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике указывается впервые.

78. *Dicrotendipes notatus* (Mg.). 3 ♂♂ и несколько экзвив куколок собраны в мае с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого.

Для СССР указывается впервые.

79. *Dicrotendipes pulsus* (Walk.). 1 P1 ♀ выведена в мае из куколки, обнаруженной в зарослях макрофитов Большого залива оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 60 %. Личинки и куколки обычны в зоне зарослей озер Камышового, Островного и Боровиково.

В СССР, по-видимому, широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Латвии [35].

80. *Dicrotendipes tritonus* K. 1 LP выведена в мае из личинки, обнаруженной в зоне зарослей макрофитов Большого залива оз. Виштынецкого. Личинки относительно многочисленны в зарослях макрофитов озер Виштынецкого, Боровиково, Камышового, Островного и Мариново на глубине 1—1.5 м. Частота встречаемости 40—80 %. По-видимому, дицикличес. Предкуколки встречаются в мае—июне и августе—сентябре.

Распространение, как у предыдущего вида.

81. *Einfeldia carbonaria* (Mg.). 2 LPI ♂♂ выведены в июле из личинок, собранных на серых илах оз. Островного. Личинки относительно многочисленны в литорали оз. Островного и на серых илах оз. Виштынецкого. Частота встречаемости 65—86 %. Наибольшая плотность личинок (1800 экз./м²) отмечена в Большом заливе оз. Виштынецкого в период отрождения молоди (сентябрь). Немногочисленные личинки встречаются в прибрежье озер Камышового, Мариново и Боровиково. Дицикличес. Первый вылет в конце июня—июле, второй в августе—сентябре. Личинки и куколки *E. carbonaria* — один из основных кормовых объектов рыб-бентофагов оз. Островного и Большого залива оз. Виштынецкого.

В СССР широко распространен [26].

82. *Einfeldia longipes* (Staeg.). 3 ♂♂ собраны в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого на жесткой надводной растительности. Личинки обычны на серых илах оз. Виштынецкого. Предкуколки и куколки встречаются в июле.

В СССР известен из Забайкалья [9] и Рыбинского водохранилища [26].

83. *Einfeldia pagana* (Mg.). 1 LPI ♂ выведен в июле из личинки, обнаруженной на серых илах оз. Виштынецкого. Многочисленные предкуколки и куколки отмечены с июля по август на глубине 1—7.5 м. Частота встречаемости 78 %. Отдельные личинки найдены на песке с харой и заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого на глубине 2.1—13.5 м. Личинки и куколки обнаружены

на илах озер Камышового и Островного на глубине 1—3.5 м. Максимальная плотность (5600 экз./м²) зарегистрирована в конце июля на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 2—2.5 м и в середине сентября (10240 экз./м²) там же. Величина годовой продукции на серых илах оз. Виштынецкого 18.2 г/м². Личинки и куколки *E. ragana* — один из основных кормовых объектов рыб-бентофагов Большого залива оз. Виштынецкого. Дициклический. Первый вылет в конце июня—начале июля, второй в конце августа—сентябре. Длительность развития первой генерации около 280 сут (с сентября по июль), второй — 60 сут (июль—август).

В СССР широко распространен [26].

84. *Endochironomus albipennis* (Mg.). 9 ♂♂ собраны в июне; 5 ♂♂ и экзувии куколок собраны с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого; 9 LPI ♂♂, 17 LPI ♀♀ и многочисленные LP выведены в июле—августе из личинок, собранных в зарослях макрофитов Большого залива. Предкуколки встречаются с мая по сентябрь включительно. Личинки обычны в зоне зарослей макрофитов озер Камышового, Островного и Боровиково. Частота встречаемости 85—100 %. Личинки зимуют в специальных капсулах на грунте, их численность в феврале на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 2—2.5 м достигала 1560 экз./м². Лёт сильно растянут, вследствие чего вылет первой генерации заходит за вторую.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Калининградской обл. [29].

85. *Endochironomus impar* (Walk.). 18 ♂♂ собраны в мае—июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого с прибрежных кустарников.

В СССР широко распространен [26]. Для Прибалтики указывается впервые.

86. *Glyptotendipes glaucus* (Mg.). 1 LPI ♂ и 1 LPI ♀ выведены в июне из личинок, собранных в прибрежье озер Островного и Камышового. Личинки обычны в прибрежной зоне указанных озер. Частота встречаемости 60—75 %. Максимальная плотность (520 экз./м²) отмечена в оз. Камышовом на глубине 1.8 м.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Калининградской обл. [29].

87. *Glyptotendipes gripekoveni* K. 6 ♂♂ собраны в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого; 7 ♂♂ и экзувии куколок собраны в конце августа с поверхности воды там же. Наибольшая плотность (440 экз./м²) отмечена на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 2.5 м. Частота встречаемости около 22 %. По-видимому, дициклический. Предкуколки и куколки встречаются в мае—июне и августе—сентябре.

В СССР широко распространен [26].

88. *Glyptotendipes maneanianus* Edw. 2 LPI ♀♀ выведены в августе из личинок, собранных в зарослях макрофитов Большого залива оз. Виштынецкого. Личинки обычны среди растительности озер Виштынецкого, Камышового, Островного и Боровиково.

В СССР известен из Московской, Смоленской, Ярославской [26] и Калининградской [29] областей.

89. *Glyptotendipes paripes* Edw. 1 LP выведена в июле из личинки, обнаруженной в прибрежной зоне оз. Камышового. Частота встречаемости около 40 %.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Калининградской обл. [29].

90. *Harnischia curtilamelata* (Mallach.). Единичные личинки найдены в прибрежной зоне озер Виштынецкого и Островного на глубине 1.5 м.

В СССР широко распространен [26].

91. *Leptochironomus tener* K. Единичные личинки обнаружены на песке с харой оз. Виштынецкого и в прибрежной зоне оз. Островного.

Распространение, как у предыдущего вида.

92. *Microtendipes pedellus* (de Geer.). Более 200 ♂♂ собраны в мае—июне и в августе—сентябре повсеместно; 15 LPI ♂♂, 8 LPI ♀♀ и 5 PI ♂♂ выведены в те же сроки из личинок и куколок, собранных на песке с харой и замкнутым ракушечнике оз. Виштынецкого. Личинки доминируют среди хирономид на замкнутом ракушечнике оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 88 %. Личинки обычны в озерах Камышовом, Островном и Мариновом. В оз. Виштынецком отмечены их сезонные миграции. Молодые личинки первой генерации в массе появляются в конце июня (4120 экз./м²). Весь цикл развития (от яйца до имаго) происходит на песке с харой в течение 1.5 мес. Массовый вылет первой генерации наблюдается во второй половине августа. Молодые личинки II возраста второй генерации появляются в массе (10 200 экз./м²) в сентябре. В конце первой декады октября они достигают IV возраста и при температуре воды 8—9 °C начинают мигрировать на биотоп замкнутого ракушечника, где и находятся в течение всего подледного периода. При достижении температуры воды 1—2 °C развитие личинок прекращается и только в апреле, когда вода прогревается до 4—6 °C, наблюдается дальнейшее развитие личинок, которые к концу апреля—началу мая достигают состояния предкуколки. С прогревом воды до 8—10 °C зрелые личинки снова мигрируют в прибрежную зону, где и происходит их окуливание с последующим вылетом имаго. Незначительная часть популяции летит непосредственно с сублиторали, что обуславливает растянутые сроки вылета.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Калининградской обл. [29].

93. *Parachironomus biannulatus* (Staeg.). 12 ♂♂ и 5 экзвивев куколок собраны в конце августа с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого. Личинки встречаются на серых илах озер Виштынецкого, Камышового и Островного. Частота встречаемости 25—42 %. По-видимому, дициклическ. Предкуколки и куколки встречаются в июне и августе.

В СССР известен из Эстонии [31], бассейна Амура и Рыбинского водохранилища [26].

94. *Parachironomus vitiosus* G. 1 LPI ♂ выведен в августе из личинки, найденной в зарослях макрофитов Большого залива оз. Виштынецкого; 1 PI ♀ выведена в те же сроки из куколки, обнаруженной в прибрежной зоне оз. Камышового. При 16 %-ной частоте встречаемости личинки не образуют каких-либо агрегаций, а встречаются единично. По-видимому, дицикличесн. Предкуколки встречаются в июне и августе.

В СССР широко распространен [26].

95. *Paratendipes albimanus* (Mg.). 5 ♂♂ собраны в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого на кустарнике. Личинки обитают на мелкогалечниковых илах оз. Виштынецкого на глубине 20—35 м, где они наиболее обильны (600 экз./м²). Немногочисленные личинки обнаружены на серых илах оз. Виштынецкого и в открытой части оз. Камышового. Предкуколки и куколки встречаются с конца июня по август. Моноцикличесн. Лёт сильно растянут и длится с июня по август.

Распространение, как у предыдущего вида.

96. *Pantapedilum exsectum* K. Личинки крайне редки в прибрежной зоне оз. Боровиково и на серых илах оз. Виштынецкого.

В СССР, по-видимому, повсеместен [26].

97. *Pentapedilum sordens* (v. d. W.). 3 ♂♂ собраны в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого при облове жесткой надводной растительности. Редок. Личинки немногочисленны на песке с харой и среди зарослей макрофитов оз. Виштынецкого.

Распространение, как у предыдущего вида.

98. *Pentapedilum uncinatum* G. 18 ♂♂ найдены в мае в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове небольшого роя.

В СССР известен только из Рыбинского водохранилища [26] и Калининградской обл. [30].

99. *Polypedilum arundinetum* G. 4 ♂♂ собраны в мае—июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого при облове немногочисленных роев.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

100. *Polypedilum bicrenatum* K. 1 PI ♂ выведен в начале июля из куколки, обнаруженной на песке с харой оз. Виштынецкого. Самый многочисленный представитель рода. Личинки найдены на песке с харой и заиленном ракушечнике, частота встречаемости 87 и 45 % соответственно. Личинки обитают на глубине 1.5—12.5 м, вследствие чего вылет растянут. Предкуколки и куколки встречаются с конца мая до середины июля. В период отрождения молоди (сентябрь) численность личинок II возраста на песке с харой оз. Виштынецкого составила 6520 экз./м². Личинки обычны в прибрежной зоне озер Камышового и Островного. Моноцикличесн. Лёт сильно растянут.

В СССР известен из Ярославской, Саратовской, Астраханской [26], Ленинградской [18] и Калининградской [29] областей.

101. *Polypedilum convictum* (Walk.). Личинки обычны в Большом заливе оз. Виштынецкого и в прибрежной зоне озер Камышового, Островного и Боровиково. Частота встречаемости 62—75 %.

Наибольшая плотность личинок (320 экз./м²) отмечена в прибрежной зоне оз. Островного на глубине 1.5—3 м.

В СССР, по-видимому, повсеместен [26].

102. *Polypedilum nubeculosum* (Mg.). Личинки обычны в литорали озер Виштынецкого, Камышового, Островного и Боровиково, среди растительности. По-видимому, дициклический. Предкуколки и куколки встречаются в мае и августе.

Распространение, как у предыдущего вида.

103. *Polypedilum scalaenum* Schr. 12 ♂♂ собраны в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого. Личинки обычны на серых илах и заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого. Частота встречаемости 22 и 30 % соответственно. Единичные личинки обнаружены в профундали оз. Виштынецкого на глубине 15—20 м.

Распространение, как у предыдущих 2 видов.

104. *Pseudochironomus prasinatus* (Staeg.). Немногочисленные личинки встречаются на песке с харой, заиленном ракушечнике и серых илах оз. Виштынецкого на глубине 1.9—13 м и в прибрежной зоне озер Камышового, Островного и Боровиково на глубине 1—3.5 м. Предкуколки собраны в мае—июне.

В СССР, по-видимому, распространен повсеместно [26].

105. *Sergentia coracina* (Zett.). Многочисленные ♂♂ и ♀♀ найдены в апреле—мае и в сентябре—октябре в районе биостанции оз. Виштынецкого; 13 ♂♂ и экзuvia куколок собраны в апреле с поверхности воды в открытой части оз. Виштынецкого; 1 LPI ♂ и 1 LP выведены в сентябре из личинок, обнаруженных на мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 20 и 36 м. В профундали оз. Виштынецкого доминирует. Личинки составляют около 40 % численности и 60 % биомассы хирономид данной зоны при частоте встречаемости 94 %. Развитие популяции (от личинки II возраста до предкуколки) происходит в профундали озера (на глубине 15—45 м) при температуре воды 4—12 °С. Моноциклический. Осенний лёт растянут до 1.5 мес. Вылет первых имаго начинается в начале сентября и длится до середины октября, при достижении температуры воды 7—8 °С — прекращается. В течение этого времени метаморфоз завершает только третья часть популяции, а оставшиеся на зимовку особи находятся в состоянии предкуколки. В этот период наряду с предкуколками в дночерпательных пробах встречаются молодые личинки II и III возрастов — потомство особей, вылетевших осенью. Молодые личинки в течение всего подледного периода находятся в зоне профундали, а зрелые IV возраста начинают мигрировать в прибрежные участки озера и уже в феврале в массе встречаются на песке на глубине 1.5—3 м, где их численность достигает 700—800 экз./м². Сразу после вскрытия озера при температуре воды 2—10 °С происходит дружный (в течение 2 нед) вылет имаго. В конце апреля—начале мая в мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого присутствовали только личинки III и частично IV возрастов. Молодые личинки II возраста (потомство весеннего вылета) начинают появляться в профундали озера в конце мая и к середине июня достигают

максимальной численности — 2720 экз./м², при средней индивидуальной массе 0.15 мг. В этот период личинки от особей осеннего вылета имеют среднюю индивидуальную массу 2.64 мг. Сходную картину вылета данного вида наблюдала В. Я. Панкратова [16] в оз. Кривое (северная Карелия), только осенний вылет здесь начинался на месяц раньше (в августе), а весенний на месяц позже (в конце мая—начале июня). Вывод данного автора о дициклическости популяции *S. coracina* в оз. Кривое, по-видимому, ошибочен, а приведенные в работе данные по возрастной структуре личинок (с июня по сентябрь) подтверждают наличие в данном водоеме для *S. coracina* двух вылетов: осеннего и весеннего, т. е. то же самое, что наблюдается в оз. Виштынецком. Аналогичные вылеты — весенне-летний (май—июнь) и осенний (сентябрь—октябрь) отмечены у *S. ex. gr. longiventris* из озер Карелии [7] и *S. coracina* из оз. Ужин Новгородской обл. [19]. Абсолютная плодовитость у популяции *S. coracina* из оз. Виштынецкого составила 186—364 яиц на особь. Средняя величина продукции данного вида в оз. Виштынецком на 3 стандартных станциях (расположенных на глубине 18—33 м) равнялась 7.8 г сырой массы/м². Среднегодовой P/B -коэффициент — 2.9, P/B_{\max} — 1.5. Личинки и куколки *S. coracina* в питании сига и ерша преобладают с июля по октябрь, составляя по массе около 50 %.

В СССР указан для Карелии, Сибири [18], Новгородской [19] и Калининградской [30] областей.

106. *Sergentia longiventris* K. Немногочисленные личинки обитают на серых илах озер Виштынецкого, Камышового, Островного и Боровиково. Частота встречаемости 16—41 %.

В СССР широко распространен [18].

107. *Stenochironomus fascipennis* (Zett.). Единичные личинки обнаружены в прибрежной зоне озер Островного и Виштынецкого.

В СССР известен из Прибалтики [31], Ленинградской обл. [6] и Рыбинского водохранилища [26].

108. *Stictochironomus crassiforceps* (K.). Многочисленные ♂♂ и ♀♀ собраны в мае повсеместно; более 40 LPI ♂♂ и LPI ♀♀ выведены в те же сроки из личинок, собранных на песке оз. Виштынецкого на глубине 0.8—2.5 м. Самый массовый представитель семейства. В период отрождения молоди численность личинок I и II возрастов на песке с харой оз. Виштынецкого достигала 80 тыс. экз./м². Даже в период вылета (начало мая) численность предкуколок и куколок высока — 6720 экз./м². Биология данного вида впервые изучена Пальменом [36] и А. И. Шиловой [24]. В оз. Виштынецком личинки наиболее многочисленны на песке на глубине 1—3 м. Частота встречаемости на песке с харой 100 %, на заиленном ракушечнике — 37 %. В период вылета имаго сплошным ковром покрывают различные предметы вдоль всего побережья оз. Виштынецкого. Спаривание происходит на субстрате, недалеко от уреза воды. В середине мая, при тихой солнечной погоде, самцы образуют в районе биостанции оз. Виштынецкого (на высоте 1.5—2 м от поверхности земли) немногочисленные рои. Подобное роение наблю-

дал Сюръемеки [39], хотя оно для данного вида и потеряло биологический смысл, так как спаривание всегда совершается на субстрате [24]. При обработке продукционного материала нами была изучена половая структура популяции по просвечивающим сквозь покровы куколок гениталиям. Половое соотношение ♂♂ : ♀♀ оказалось близкое 1 : 1. Подобное соотношение самцов и самок наблюдал Пальмен [36] у популяции *S. crassiforceps* из Балтийского моря. Плодовитость самок определяли встрягиванием. Количество яиц колебалось от 176 до 263 и в среднем на особь составило 224. По А. И. Шиловой [24], колебание плодовитости самок было более значительным (124—328), но среднее значение (232 яйца) близко к полученному нами. Вид моноциклический. Лёт дружный, его начало наблюдается при температуре воды 7—8 °С, достигает максимума через неделю и завершается к концу второй недели при температуре 13—15 °С. В оз. Виштынецком величина продукции популяции как в отдельных частях водоема (44.9 г/м²), так и в пересчете на всю площадь озера (3.8 г/м²) превышает таковую для других видов хирономид. Среднегодовой *P/B*-коэффициент равен 3.1, а *P/B*_{макс} — 2. Несмотря на большую биомассу и продукцию популяции *S. crassiforceps* в оз. Виштынецком, личинки практически не используются рыбами-бентофагами, а потребляются только хищными беспозвоночными, обитающими на биотопе песка с харой — веслокрылками, пиявками и хищными хирономидами.

В СССР, по-видимому, широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Калининградской обл. [29].

109. *Stictochironomus histrio* (Fabr.). 90 ♂♂ собраны в июне—июле в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове небольшого роя. Личинки обитают на большей глубине, чем предыдущий вид, и наиболее многочисленны на заиленном ракушечнике (560 экз./м²). Частота встречаемости около 35 %. Моноциклический. Лёт в июне—июле.

В СССР широко распространен [26]. В Прибалтике достоверно известен из Эстонии [31].

110. *Stictochironomus psammophilus* Tshern. Личинки встречаются на серых илах оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 30 %. По-видимому, моноциклический. Предкуколки встречаются в мае.

В СССР известен из Латвии [21], бассейна р. Венты [14], низовьев Обь-Иртышского бассейна [32], Эстонии [22], озер Белоруссии [3] и Учинского водохранилища [20].

Триба Tanitarsini

111. *Cladotanytarsus atridorsum* (K.). 48 ♂♂ собраны в июне в районе Большого залива оз. Виштынецкого при облове небольших роев и с прибрежных кустарников; 15 ♂♂ и несколько экз. куколок собраны в июне с поверхности воды там же. Личинки данного рода обычны на песке с харой и серых илах оз. Виштынец-

кого. Частота встречаемости 75—80 %. В период отрождения молоди (июнь, август, сентябрь) их численность на указанных биотопах достигает 7200—8500 экз./м². Личинки в массе встречаются среди растительности прибрежной зоны озер Камышового, Островного и Боровиково.

В СССР известен из Прибалтики [31, 35], Московской и Ярославской областей [26].

112. *Cladotanytarsus manicus* Hirv. 35 ♂♂ собраны в июне и августе в районе Большого залива оз. Виштынецкого при облове небольших роев. По-видимому, дициклический.

В СССР широко распространен [26].

113. *Cladotanytarsus teres* Hirv. 18 ♂♂ собраны в мае в районе Большого залива оз. Виштынецкого с прибрежных кустарников.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

114. *Cladotanytarsus* sp. 43 ♂♂ собраны в мае в районе Большого залива оз. Виштынецкого с прибрежных кустарников; 5 ♂♂ и несколько экзвивов собрано в мае с поверхности воды Большого залива.

115. *Corynocera ambigua* Zett. Личинки многочисленны на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 2—3.5 м. В период отрождения молоди (июнь, июль и сентябрь) численность личинок II возраста достигала 8000—13 440 экз./м². Частота встречаемости на серых илах 83 %. Единичные личинки встречаются на песке с харой и заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого до глубины 12 м. Полициклический. Предкуколки и куколки встречаются в мае—начале июня, в июле и августе—сентябре.

В СССР широко распространен [18]. В Прибалтике достоверно известен из оз. Выртсъярв [22] и Калининградской обл. [29].

116. *Lauterbornia coracina* K. 1 PI ♂ выведен в октябре из куколки, обнаруженной на мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 24 м. Личинки относительно многочисленны (до 840 экз./м²) в профундали оз. Виштынецкого на глубине 13—45 м. Частота встречаемости около 85 %. Среди хирономид профундали оз. Виштынецкого личинки данного вида занимают второе место по численности и биомассе, уступая только *Sergentia coracina*. Моноциклический. Лёт в сентябре—октябре.

В СССР известен из северной Карелии и Сибири [18].

117. *Micropsectra contracta* Reiss. 36 ♂♂ собраны в апреле—мае в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове небольших роев; 1 PI ♀ выведена в конце апреля из куколки, обнаруженной на мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 23 м.

В СССР известен из Рыбинского водохранилища [26] и Калининградской обл. [29].

118. *Micropsectra notescens* Walk. 17 ♂♂ собраны в апреле—мае в районе биостанции оз. Виштынецкого на свет.

В СССР как *M. praesox* Mg. известен из Прибайкалья [9], Волгоградского водохранилища [11], Ленинградской, Ярославской [26] и Калининградской [29] областей.

119. *Micropsectra tenellula* G. 58 ♂♂ собраны в конце мая в районе Большого залива оз. Виштынецкого при облове небольших роев и с прибрежных кустарников. Личинки *M. ex. gr. praesox* Mg. относительно многочисленны в прибрежной зоне озер Виштынецкого, Камышового, Островного и Боровиково.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

120. *Paratanytarsus handlirshi* G. 82 ♂♂ собраны в сентябре в районе Большого залива и биостанции оз. Виштынецкого при облове небольших роев. Единичные личинки встречаются на серых илах и песке с харой оз. Виштынецкого.

В СССР известен только из Калининградской обл. [30].

121. *Paratanytarsus quintuplex* K. Единичные личинки встречаются на серых илах оз. Виштынецкого и в зарослях макрофитов оз. Боровиково. По-видимому, дицикличес. Предкуколки встречаются в мае и в августе.

В СССР отмечен только в Рыбинском водохранилище [26].

122. *Paratanytarsus tenuis* (Mg.). 2 ♂♂ собраны в августе в районе биостанции оз. Виштынецкого на свет; 1 P1 ♂ выведен в те же сроки из куколки, обнаруженной на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 2.4 м. Личинки обычны в зоне зарослей макрофитов озер Боровиково и Виштынецкого.

В СССР известен из Литвы [18] и Калининградской обл. [29].

123. *Stempellina bausei* (K.). Относительно многочисленные личинки обнаружены в прибрежной зоне оз. Островного на песке на глубине 1—2.3 м. Максимальная численность (1250 экз./м²) отмечена в марте там же.

В СССР известен из Карелии и Сибири [18].

124. *Tanytarsus bathophilus* (K.). 105 ♂♂ найдены в сентябре в районе Большого залива и биостанции оз. Виштынецкого при облове небольших роев; 13 ♂♂ и несколько экзувиев куколок собраны в те же сроки с поверхности воды открытой части оз. Виштынецкого. Личинки обычны на мелкоалевритовых илах и заиленном ракушечнике оз. Виштынецкого. Частота встречаемости около 63 %. Наибольшая плотность личинок III и IV возрастов (1240 экз./м²) отмечена ранней весной в профундали оз. Виштынецкого. На глубине моноцикличес. В прибрежной зоне дицикличес. Предкуколки и куколки встречаются в конце мая—июне и в сентябре—октябре.

В СССР известен только из Рыбинского водохранилища [26] и Калининградской обл. [30].

125. *Tanytarsus debilis* (Mg.). 18 ♂♂ собраны в июне в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове небольшого роя.

В СССР известен только из Калининградской обл. [29].

126. *Tanytarsus gregarius* (K.). Многочисленные ♂♂ и ♀♀ найдены в июне—октябре в районе биостанции оз. Виштынецкого и на берегу оз. Камышового при облове многочисленных роев; 18 ♂♂ и несколько экзувиев куколок собраны в июне с поверхности воды Большого залива оз. Виштынецкого. Полицикличес. В оз. Виштынецком в прибрежье дает 3—4 генерации в год.

В СССР достоверно известен из Рыбинского [26] и Учинского [20] водохранилищ, Ленинградской [18] и Калининградской [29] областей.

127. *Tanytarsus holochlorus* Edw. 26 ♂♂ собраны в сентябре в районе Большого залива оз. Виштынецкого при облове небольшого роя; 1 P1 ♂ выведен в те же сроки из куколки, обнаруженной в сентябре в зарослях макрофитов Большого залива.

Распространение, как у предыдущего вида.

128. *Tanytarsus ex. gr. lestagei* G. Многочисленные ♂♂ и ♀♀ найдены в июне—августе в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове немногочисленных роев. По Рейссу и Фитткау (цит. по: [18]), в данную группу входят 9 трудноразличимых по самцам видов.

129. *Tanytarsus lugens* K. Многочисленные ♂♂ и ♀♀ собраны в сентябре—октябре в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове больших роев; 1 LP1 ♀, 1 P1 ♂ и 1 P1 ♀ выведены в те же сроки из личинки и куколки, обнаруженных на мелкоалевритовых илах оз. Виштынецкого на глубине 24 м. Личинки относительно многочисленны в профундали оз. Виштынецкого на глубине 15—45 м, где их максимальная плотность в сентябре составила 1640 экз./м². Частота встречаемости 89 %. Моноциклический. Лёт сильно растянут, с августа по октябрь включительно. Зарегистрирован случай совместного роспия имаго данного вида с *Sergentia coracina*.

В СССР известен только из Калининградской обл. [29].

130. *Tanytarsus miriforceps* K. Около 100 ♂♂ собраны в конце апреля—первой половине мая в районе биостанции оз. Виштынецкого при облове многочисленных роев. Предкуколки и куколки встречаются в апреле—начале мая на песке и заиленном ракушечнике. Наибольшая плотность личинок IV возраста (6560 экз./м²) отмечена в апреле на песке оз. Виштынецкого на глубине 1.5—2.5 м. Так как в течение всего подледного периода (декабрь—март) личинки на песчаном биотопе отсутствуют, по-видимому, появление их здесь в апреле связано с миграцией зрелых личинок IV возраста с биотопа заиленного ракушечника, где они находятся в зимний период.

В СССР известен из Челябинской [25] и Калининградской [29] областей.

131. *Tanytarsus pallidicornis* Walk. 7 ♂♂ собраны в июне в районе биостанции оз. Виштынецкого на свет; 1 P1 ♂ выведен в июле из куколки, обнаруженной на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 2.2 м. Максимальная численность личинок IV возраста (4880 экз./м²) отмечена в июне на серых илах оз. Виштынецкого. По-видимому, дициклический. Предкуколки и куколки встречаются во второй половине июня—начале июля и в августе—сентябре.

В СССР известен из Восточной Сибири, Ярославской [26] и Калининградской [29] областей.

132. *Tanytarsus niger* Anders. 12 ♂♂ найдены в мае в районе биостанции оз. Виштынецкого на свет.

В СССР известен только из Калининградской обл. [29].

133. *Tanytarsus sylvaticus* v. d. W. 8 ♂♂ собраны в конце апреля в районе биостанции оз. Виштынецкого на свет. Моноциклическ. Лёт в конце апреля—начале мая.

В СССР широко распространен [26].

134. *Tanytarsus usmāensis* Pag. 73 ♂♂ найдены в июне и августе в районе Большого залива оз. Виштынецкого при облове небольших роев и с прибрежных кустарников; 3 LP выведены в июне из личинок, собранных на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 6.5 м. Личинки относительно многочисленны на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 3.5—7 м. Дициклическ. Лёт в июне и августе. Абсолютная плодовитость одной самки составила 145 яиц.

В СССР известен из Прибалтики [29, 35] и Ярославской обл. [26].

135. *Tanytarsus verralli* G. 87 ♂♂ собраны в июне и августе в районе биостанции и Большого залива оз. Виштынецкого при облове небольших роев и с прибрежных кустарников; 1 LP1 ♀ и 1 LP выведены в мае из личинок, обнаруженных на серых илах оз. Виштынецкого на глубине 6.5 м. Местообитание личинок, как у предыдущего вида. Дициклическ. Лёт во второй половине мая—июне и в августе. Абсолютная плодовитость одной самки составила 125 яиц.

В СССР известен из Прибалтики [29, 31], бассейна р. Волги и Московской [26] и Ленинградской [18] областей.

136. *Zavrelia pentatoma* K. 17 ♂♂ собраны в мае в районе Большого залива оз. Виштынецкого с прибрежных кустарников.

В СССР известен из Ярославской [26] и Калининградской [30] областей.

В период 1976—1983 гг. в фауне хирономид озер Калининградской обл. зарегистрировано 136 видов и форм, относящихся к 5 подсемействам: Tanypodinae, Diamesinae, Prodiamesinae, Orthocladinae и Chironominae. Наиболее широко в видовом отношении представлено подсем. Chironominae — 75 видов и форм, или 55 % от общего числа видов. Преобладание представителей данного подсемейства по числу видов закономерно для фауны озер и водохранилищ [26] и отмечено многими авторами [7, 9, 11, 20, 34, 38]. Второе место по числу видов занимает подсем. Orthocladinae (33 вида), третье — Tanypodinae (24 вида). Остальные 2 подсемейства представлены 2 видами каждое. Из 60 родов, входящих в состав фауны хирономид озер Калининградской обл., наиболее богаты по числу видов роды *Tanytarsus* (12 видов), *Chironomus* и *Procladius* (по 9 видов) и *Cricotopus* (7 видов).

Из 136 обнаруженных видов и форм хирономид 28 оказались новыми и 27 редкими для фауны СССР, 81 вид впервые указывается для водоемов Советской Прибалтики, 128 видов — для Калининградской обл. Наибольшее число видов, впервые найденных в СССР, приходится на долю ортокладин (10 видов, или 30 % от общего числа видов подсемейства) и таниподин (7 видов, или 29 %). При этом все 7 новых видов таниподин относятся к роду *Procladius*, для которого ранее в фауне СССР было известно 6 видов.

Подавляющее большинство видов (около 80 %) обитает в прибрежной зоне озер виштынецкой группы преимущественно до глубин 3,5—4 м. Некоторые виды (*Sergentia coracina*, *Lauterbornia coracina*, *Procladius culiciformis*, *Chironomus* sp. и др.) предпочитают профундаль озера и на глубинах менее 15 м встречаются крайне редко. Несколько видов (*Procladius jonsoni*, *P. signatus*, *Paratendipes albimanus* и др.) эврибатны и встречаются как в профундали оз. Виштынецкого, так и в прибрежной зоне озер виштынецкой группы.

В открытой части озер Мариново, Камышового и Островного доминируют личинки *Chironomus plumosus*, в прибрежной зоне указанных озер и в оз. Боровиково преобладают фитофильные формы из родов *Endochironomus*, *Dicrotendipes*, *Ablabesmyia*, *Tanytarsus* и *Cladotanytarsus*. В оз. Виштынецком доминируют виды: на песке с харой — *Stictochironomus crassiforceps*, заиленном ракушечнике — *Microtendipes pedellus* и *Procladius signatus*, серых илах — *Camptochironomus tentans* и *Einfeldia pagana*, мелкоалевритовых илах — *Sergentia coracina*.

Лёт хирономид в озерах Калининградской обл. начинается ранней весной сразу после вскрытия водоемов. Первыми летят *Anatopynia plumipes*, *Trissopelopia longimana*, *Sergentia coracina*, *Tanytarsus miriforceps*, *T. sylvaticus*. Из указанных видов только *Sergentia coracina* и *Tanytarsus miriforceps* относятся к массовым, остальные — редкие и немногочисленные. Основной вылет массовых видов хирономид происходит в первой половине мая: *Stictochironomus crassiforceps*, *Chironomus plumosus*, *Microtendipes pedellus*, *Camptochironomus tentans*, *Procladius simplicistilus*, *Propiloscerus orielicus* и мн. др. В июне—июле наблюдается вылет первой генерации некоторых дициклических видов — *Einfeldia pagana*, *E. carbonaria*, *Procladius choreus*, *P. signatus* и др. и 2 моноциклических обитателей профундали оз. Виштынецкого — *Procladius culiciformis* и *Chironomus* sp. В августе—сентябре имеет место вылет второй генерации всех дициклических видов и 2 моноциклических глубоководных видов оз. Виштынецкого — *Monodiamesa bathophyla* и *Lauterbornia coracina*. Заканчивается лёт имаго в октябре, последние рои *Sergentia coracina* и *Tanytarsus lugens* обнаружены 18—20 октября.

Литература

1. Алексеев Н. К., Демидова А. Г., Берникова Т. А., Мордужай-Болтовская Э. Д., Мухоморова Л. Л. Озеро Виштынецкое. Калининград, 1976.
2. Алимов А. Ф., Финогенова Н. П., Балушкина Е. В., Баталова Ф. М., Кауфман З. С., Поляков Т. Н., Цалолыхин С. Я. Продуктивность бентоса // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л., 1982.
3. Гаврилов С. И. Продуктивность донной фауны эвтрофных озер Мясро и Баторин // Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1973.
4. Герасимов Ю. В., Мордужай-Болтовская Э. Д. Применение подводной техники при исследовании фитали озер Пестеровского района Калининградской области // Биология и физиология рыб и водных беспозвоночных. Калининград, 1979. Вып. 83.

5. Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М., 1961.
6. Заболоцкий А. А. Личинки и куколки *Stenochironomus fascipennis* Zell. // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1939. № 35, вып. 9.
7. Заболоцкий А. А. Личинки хирономид озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. М.; Л., 1965.
8. Зеленцов Н. И. К систематике рода *Psectrocladius* Kieff. Подрод *Psectrocladius* s. str. Wülk. (Diptera, Chironomidae) // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.
9. Лыкевич А. А. Тондипидиды (хирономиды) Прибайкалья и Западного Забайкалья: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1964.
10. Лыкевич А. А., Ербаева Э. А. К систематике рода *Chironomus* Meig. из водоемов Прибайкалья и Западного Забайкалья // Изв. Биол. геогр. НИИ при Иркутск. ун-те. 1971. Т. 25.
11. Мисейко Г. Н. Видовой состав и экология хирономид Волгоградского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1966.
12. Мордубай-Болтовская Э. Д., Иванов Н. И., Машинцев И. П. Зоопланктон и зообентос озера Виштынецкого // Биология рыб и водных беспозвоночных морских и внутренних водоемов. Калининград, 1971. Вып. 26.
13. Мурагина-Корева Т. А. Экология и систематика *Pelotaniinae* Учинского водохранилища: 1. *Procladius*, *Psilotanytus* // Энтомол. обозрение. 1957. Т. 36, вып. 2.
14. Пакратова В. Я. Фауна личинок семейства тендипедид (хирономид) водоемов бассейна реки Венты // Рыб. хоз-во внутр. водоемов ЛатвССР. 1959. Сб. 3, т. 8.
15. Пакратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсем. *Orthocladiinae* фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л., 1970. (Определитель по фауне СССР; Т. 102).
16. Пакратова В. Я. Chironomidae // Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975. Ч. 1.
17. Пакратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсем. *Podonominae* и *Tanytrodinae* фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae). Л., 1970. (Определитель по фауне СССР; Т. 112).
18. Пакратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсем. Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae). Л., 1983. Т. 134.
19. Саватеева Е. Б. Обогащение донной фауны глубоководных озер Северо-Запада РСФСР (на примере оз. Ужин) // Изменение продуктивности малых озер под влиянием минеральных удобрений. Л., 1984.
20. Соколова Н. Ю. Видовой состав хирономид Учинского водохранилища // Бентос Учинского водохранилища. М., 1980.
21. Смурис Э. Д. Личинки хирономид больших озер Латвийской ССР // Рыбное хозяйство внутренних водоемов Латвийской ССР. Рига, 1955. Сб. 1, т. 2.
22. Тылль Б. К. Фауна хирономид оз. Виртсъярв // Озеро Виртсъярв. Таллинн, 1973.
23. Черновский А. А. Определитель личинок комаров семейства *Tendipedidae*, М.; Л., 1949.
24. Шилова А. И. Метаморфоз и биология *Stictochironomus crassiforceps* Kieff. (Diptera, Tendipedidae) // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л., 1965.
25. Шилова А. И. Новые и малоизвестные Chironomidae (Diptera) фауны СССР // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 17.
26. Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976.
27. Шилова А. И. Отряд двукрылые // Водга и ее жизнь. Л., 1978.
28. Щербина Г. Х. Хирономиды озер Прибалтики, их продукция и роль в питании рыб-бентофагов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985.
29. Щербина Г. Х., Шилова А. И. К фауне хирономид некоторых озер Калининградской области (Diptera, Chironomidae) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 59.
30. Щербина Г. Х., Шилова А. И., Зеленцов Н. И. Новые и малоизвестные виды хирономид фауны СССР из оз. Виштынецкого Калининградской области (Diptera, Chironomidae) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 65.
31. Эльберг К. Обзор фауны звонцов (Diptera, Tendipedidae) окрестностей озера Виртсъярв // Науч. тр. студ. матем.-естеств. ф-та Тартуск. ун-та. 1960. Вып. 91, № 1.

32. Юлчева В. С. Личинки хирономид низовьев Обь-Иртышского бассейна // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7, № 1.
33. Botnariuc N., Vadineanu A., Popa C. Physiological investigations on *Prosimulium danubialis* Botnariuc and Albu, 1956 (Diptera, Chironomidae) // Acta hydrobiol. 1983. Vol. 24, N 3.
34. Brundin L. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgesirgsseen // Rept. Inst. Freshwater. Res. Drottningholm. 1949. N 30.
35. Pagast F. Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma--sees in Kurland // Folia zool. hydrobiol. 1931. Bd 3.
36. Palmén E. Studies on the ecology and phenology of the Chironomidae (Dipt.) of the northern Baltic: I. *Allochironomus crassiforceps* K. // Ann. entomol. fenn. 1962. T. 28, N 4.
37. Fittkau E. J. Die Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). Berlin, 1962.
38. Reiss F. Ökologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden (Diptera) des Bodensees. Ein Beitrag zur lakustrischen Chironomidenfauna des nördlichen Alpenvorlandes // Arch. Hydrobiol. 1968. Bd 64, H 2—3.
39. Syrjämäki J. Swarming and mating behaviour of *Allochironomus crassiforceps* Kiefl. (Diptera, Chironomidae) // Ann. zool. fenn. 1964. T. 1.

	Стр.
Коргина Е. М. Фауна турбеллярий водоемов бассейна Верхней Волги	3
Гагарин В. Г. Морфологическая изменчивость свободноживущих пресноводных нематод	18
Маркевич Г. И. Морфология и принципиальная организация склеритной системы мастакса коловраток	27
Коренева Е. А. Тонкое строение челюстных аппаратов коловраток рода <i>Platylas</i> (Rotatoria, Brachionidae)	83
Поддубная Т. Л., Семерной В. П. Бнутривидовая изменчивость <i>Potamotheix hammoniensis</i> (Mich.) (Oligochaeta, Tubificidae)	95
Баканов А. И., Поддубная Т. Л. Экспериментальное изучение пространственного распределения водных олигохет	108
Архинова Н. Р. Строение коконов некоторых олигохет	115
Скальская И. А. Состав пищи мшанок волжских водохранилищ	133
Добрынина Т. И., Братчик Р. Я. Влияние температуры на эмбриональное развитие <i>Eocyzicus orientalis</i> Daday (Branchiopoda, Conchostraca)	144
Семенова Л. М. Обзор фауны остракод (п/кл. Ostracoda) водохранилищ Верхней Волги	151
Буторина Л. Г. Изменение скорости дыхания <i>Polyphemus pediculus</i> (L.) Cladocera в зависимости от срока экспозиции в опыте	170
Риньер И. К., Жгарев Н. А. Временная и пространственная динамика зимних зоопланктонных сообществ Рыбинского водохранилища	184
Жаворонкова О. Д. Строение гнатеи и питание водяного клеща <i>Piona longipalpis</i> Krendowsky, 1878 (Acariformes)	200
Зеленцов Н. И. Новый вид ортокладины рода <i>Cricotopus</i> v. d. Wulp и метаморфоз <i>Acricotopus longipalpus</i> Reiss (Diptera, Chironomidae) из района Памира	215
Шабанов Н. А. Морфологическая дифференциация видов <i>Chironomus</i> группы <i>plumosus</i> (Diptera, Chironomidae). Личинки	250
Щербина Г. X. Эколого-фаунистический обзор хирономид озер Калининградской области	280

Научное издание

**БИОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА
И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
ПРЕСНОВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ**

Труды, вып. 56 (59)

Утверждено к печати

*Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Л. И. Сметанкина*

Художник *В. М. Иванов*

Технический редактор *Л. М. Семенова*

Корректоры *М. К. Одинокова* и *С. И. Семиглазова*

ИБ № 44054

Сдан в набор 9.06.89. Подписано к печати 21.11.89.

М-28416. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.

Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 19.5. Усл. кр.-от. 19.75. Уч.-изд. л. 21.39.

Тираж 850. Тип. зак. № 1674. Цена 3 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука». Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

УДК 592.12.

Коргика Е. М. Фауна турбеллярий водоемов бассейна Верхней Волги // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 3—17.

В 7 обследованных водоемах выявлено 70 видов ресничных червей, из них 8 впервые указаны для интимауны СССР и 8 — впервые для бассейна Волги. Дается экологическая характеристика отдельных видов. Библиогр. 3 назв. Ил. 4. Табл. 1.

УДК 595.132.1

Гагарин В. Г. Морфологическая изменчивость свободноживущих пресноводных нематод // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 18—26.

Показана изменчивость меристических признаков 3 видов пресноводных нематод, изучавшаяся в течение 3 лет в 3 водоемах. Примененный метод многомерного анализа позволил выделить речные популяции *Eumonhystera filiformis* и *Monhystera paludicola*, но не показал различий между популяциями *Tobrilus helveticus*. Библиогр. 7 назв. Ил. 2. Табл. 3.

УДК 591.451.8

Маркевич Г. И. Морфология и принципиальная организация склеритной системы малясков коловраток // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 27—82.

Приведено сравнительное описание тонкой морфологии склеритных систем малясков 123 видов коловраток. Показана гомологичность разнообразных склеритных комплексов друг другу и вскрыты основные приемы их дифференциации. Выявлена неизменная трехчастность строения склеритов. Проведена реконструкция прототипа склеритного комплекса. Обсуждается принципиальная организация склеритной системы челюстного аппарата. Библиогр. 30 назв. Ил. 14. Табл. 1.

УДК 595.18 : 591.451.8

Коренева Е. А. Тонкое строение челюстных аппаратов коловраток рода *Platylas* (Rotatoria, Brachionidae) // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 83—94.

Исследовалось тонкое строение склеритных систем челюстных аппаратов 3 видов коловраток рода *Platylas* с помощью растровой электронной микроскопии. Библиогр. 11 назв. Ил. 4.

УДК 577.472(28) : 595.142.33

Поддубная Т. Л., Семерной В. П. Внутривидовая изменчивость *Potamothenis hammoniensis* (Mich.) (Oligochaeta, Tubificidae) // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 95—107.

Приведен анализ основных видовых признаков 250 экз. половозрелых особей *Potamothenis hammoniensis* (Mich.) из водоемов разных широт европейской части СССР. Выделены 2 формы: *P. hammoniensis* f. *typica* и *P. hammoniensis* f. *lacustris*. Библиогр. 15 назв. Ил. 7.

УДК 574.587 : 574.087.1

Баканов А. И., Поддубная Т. Л. Экспериментальное изучение пространственного распределения водных олигохет // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 108—114.

В лабораторном эксперименте изучена динамика численности и пространственного распределения водных олигохет *Tubifex tubifex* при развитии их в чистой культуре и совместно с *Limnodrilus hoffmeisteri*. Библиогр. 11 назв. Ил. 5. Табл. 1.

Архипова Н. Р. Строение коконов некоторых олигохет // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 115—132.

Дано диагностическое описание коконов олигохет: *Rhipistes parasita* (Schmidt) (сем. Najadidae), *Aulodrilus plurisetus* (Piguet), *Hyodrilus templetoni* (Southern), *Potamotheix vejvodskyi* (Hrabě), *P. bedoti* (Piguet), *P. hammoniensis* (Michaelson), *Tubificz tubificz* (Müller), *Spirosperma ferox* Eisen (сем. Tubificidae). Библиогр. 20 назв. Ил. 7. Табл. 3.

УДК 594.72(28)

Скадская Н. А. Состав пищи мшанок волжских водохранилищ // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 133—143.

Рассмотрен состав пищи у наиболее распространенных видов волжских мшанок, приводятся размеры потребляемых частиц, затронуты вопросы пищевой специализации. Библиогр. 5 назв. Ил. 3. Табл. 2.

УДК 574.52(28) : 595.323

Добрынина Т. И., Братчик Р. Я. Влияние температуры на эмбриональное развитие *Eocycicus orientalis* Daday (Branchiopoda, Conchostraca) // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 144—150.

В лабораторных условиях определены время начала вылупления, максимума и окончания вылупления при каждой конкретной температуре, процент вылупляемости. Библиогр. 13 назв. Ил. 5. Табл. 1.

УДК 595.33

Семенова Л. М. Обзор фауны остракод (п/к. Ostracoda) водохранилищ Верхней Волги // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 151—169.

Приводятся многолетние данные по распределению, особенностям мест обитания и встречаемости 60 видов остракод. Для большинства видов выяснена структура популяций в водоеме в течение жизненного цикла, особенности размножения, цикличность, определены пол и размеры животных. Библиогр. 33 назв. Ил. 1.

УДК 595.324.5—112

Бутерина Л. Г. Изменение скорости дыхания *Polyphemus pediculus* (L.) Cladocera в зависимости от срока экспозиции в опыте // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 170—183.

Показана скорость дыхания разных группировок *P. pediculus* в закрытых респирометрах одного объема, которая значительно и неравномерно меняется на протяжении суток. Сила, характер, длительность изменений и величина стабилизированного дыхания зависят от возраста, пола особей и стадии развития яиц у самок. Библиогр. 16 назв. Ил. 2. Табл. 5.

УДК 574.583(285.2) : 591

Ривьер И. К., Жгарев Н. А. Временная и пространственная динамика зимних зоопланктонных сообществ Рыбинского водохранилища // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 184—199.

Дается анализ сезонной динамики и вертикального распределения бактерий, гетеротрофных водорослей, простейших, коловраток, ветвистоусых, диаптомусов и циклопов в зимнем водоеме. Их интенсивность развития определяется величиной прогрева, содержанием кислорода, активностью микрофлоры. Библиогр. 11 назв. Ил. 7. Табл. 3.

УДК 595.426

Жаворонкова О. Д. Строение гнатемы и питание водяного клеща *Piona longipalpis* Krendowsky, 1878 (Acariiformes) // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 200—214.

Впервые с использованием метода сканирующей микроскопии приводится описание строения гнатемы водяного клеща *Piona longipalpis*, а также данные о питании этого вида. Библиогр. 13 назв. Ил. 9.

УДК 595.771

Зеленцов Н. И. Новый вид ортокладыи рода *Cricotopus* v. d. Wulp и истаморфоз *Acricotopus longipalpus* Reiss (Diptera, Chironomidae) из района Памира // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 245—249.

Даны описание самца, самки, куколки и личинки IV возраста нового вида рода *Cricotopus* и переописание самца, самки и личинки IV возраста *Acricotopus longipalpus* Reiss. Кладка и куколка описываются впервые. Приводятся данные по биологии видов и их распространению. Библиогр. 13 назв. Ил. 9. Табл. 2.

УДК 595.771

Шобанов Н. А. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Личинки // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 250—279.

Исследованы морфологические признаки личинок 7 видов *Chironomus*, относящихся к группе *plumosus*. Составлена определительная таблица. Построена модель филогенетических отношений между видами группы *plumosus*. Подтвержден вывод цитогенетиков об анцестральности *Ch. plumosus*. Установлена филогенетическая обособленность *Ch. turgatensis* и *Ch. nudiventris*. Библиогр. 32 назв. Ил. 11. Табл. 7.

УДК 595.771(285.2/47)

Щербина Г. Х. Эколого-фаунистический обзор хирономид озер Калининградской области // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. — Л.: Наука, 1989. — С. 280—306.

Дан обзор 136 видов и форм хирономид, относящихся к 60 родам, 5 подсемействам, из которых 28 оказались новыми для фауны СССР и 27 редкими, 81 вид впервые указываются для водоемов Советской Прибалтики и 128 видов — для озер Калининградской области. Приведены экологические характеристики для большинства видов. Для 5 массовых видов указана величина продукции и *P/B*-коэффициенты. Библиогр. 39 назв. Табл. 1.

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»
МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ
В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА»,
В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ
ИЛИ ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ

Для получения книг почтой заказы просим направлять
по адресу:

117393 Москва, ул. Академика Пилюгина, 14, корп. 2. Магазин № 3 «Книга —
почтой» «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, Коммунистическая ул., 51 («Книга — почтой»);
- 232600 Вильнюс, ул. Университета, 4;
- 690088 Владивосток, Океанский пр., 140 («Книга — почтой»);
- 320093 Днепрпетровск, 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 («Книга — почтой»);
- 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;
- 199034 Ленинград, Таможенный пер., 2;
- 194064 Ленинград, Тихорецкий пр., 4;
- 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, Морской пр., 22 («Книга — почтой»);
- 142284 Протвино, Московской обл., ул. Победы, 8;
- 142292 Пушкино, Московской обл., МР «Б», 1;
- 620161 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 («Книга — почтой»);
- 700000 Ташкент, ул. Ю. Фучика, 1;
- 700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
- 700070 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
- 700185 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 («Книга — почтой»);
- 634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
- 634050 Томск, Академический пр., 5;
- 450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 («Книга — почтой»);
- 450025 Уфа, Коммунистическая ул., 49;
- 720000 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 («Книга — почтой»);
- 310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 («Книга — почтой»).