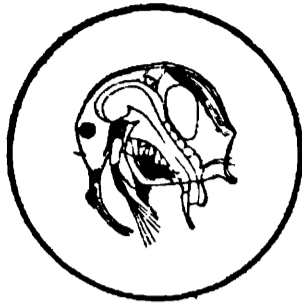


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

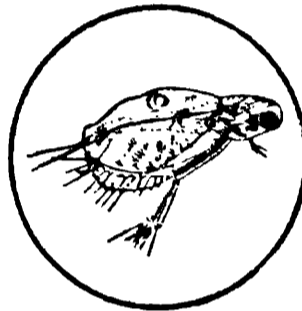


**БИОЛОГИЯ
И ЭКОЛОГИЯ
ВОДНЫХ
ОРГАНИЗМОВ**





**БИОЛОГИЯ
И ЭКОЛОГИЯ
ВОДНЫХ
ОРГАНИЗМОВ**



Ответственный редактор
А.В. Мо на к о в



Ленинград
Издательство „Наука“
Ленинградское отделение
1986

УДК 591.524.1(28)

Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. - 256 с.

В сборник включены статьи, содержащие результаты оригинальных полевых и экспериментальных исследований в области гидробиологии. Первая часть работ посвящена первичным звеньям продукционных процессов - микрофлоре, фитопланктону и макрофитам внутренних водоемов. Во вторую часть сборника вошли работы по росту и поведению рыб и по их паразитам. Завершают сборник статьи методического характера.

Сборник рассчитан на специалистов, работающих в области гидробиологии, ихтиологии и паразитологии.

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

Р е ц е н з е н т ы: А.А. МИЛЬКО, М.И. ШАТУНОВСКИЙ

БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Труды 53(56)

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства Л.И. Сметанкина
Художник А.И. Слепушкин
Технический редактор Е.В. Поликтова
Корректоры А.В. Лакомская и С.И. Семиглазова.

ИБ № 21387

Подписано к печати 14.08.86. . М-18832. Формат 60x90 1/16. Бумага офсетная №1. Печать офсетная. Усл.печ.л. 16.00. Усл. кр.-отг. 16.25. Уч.-изд.л 17.23. Тираж 1050. Тип. зак. №1107. Цена 2 р. 70 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство „Наука“. Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука“.
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

Б $\frac{2001050100-682}{042(02)-86}$ 245-86 II

© Издательство „Наука“, 1986 г.

С.И. Кузнецов, В.И. Романенко,
В.А. Романенко, Н.С. Карпова,
Н.С. Кузнецова

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1980 г.

Как и в предыдущие годы, наблюдения за режимом Рыбинского водохранилища в вегетационный период 1980 г. проводились 2 раза в месяц на 6 постоянных стандартных станциях [2].

По данным Рыбинской гидрометеорологической станции, максимальный приток воды в водохранилище наблюдался в мае. За месяц он составил 6281 млн. м³. Повышение уровня водохранилища началось в апреле и своего максимума (101.2 м по Балтийской системе) достигло только в сентябре (рис. 1). С июня и до конца года уровень воды держался высоким, а к концу декабря снизился только до 100-метровой отметки, т.е. был на 2 м ниже нормального подпорного горизонта.

Максимальных величин площадь водного зеркала достигла в сентябре — 4255 км², т.е. была на 410 км² меньше, чем в предыдущем 1979 г. К концу декабря она уменьшилась до 3721 км², т.е. была почти на 800 км² больше, чем в конце предыдущего года. Минимальная площадь (2500 км²) наблюдалась в апреле.

Объем водохранилища с 9.5 км³ в апреле постепенно повышался и в конце сентября достиг 22.8 км³, а к концу года уменьшился до 18.3 км³. Всего в 1980 г. в водохранилище поступило 34.541 км³ воды, через плотину было сброшено 27.031 км³. Иными словами, с учетом испарения воды с поверхности водного зеркала водный баланс был положительным и равнялся 7.51 км³ (табл. 1).

Водоохранилище вскрылось 10-15 мая. Первый стандартный рейс был проведен 16 мая.

К 28 мая вода прогрелась (табл. 2) от 5.6 до 9.4 °С и даже в середине водохранилища температура составляла 7.5 °С. В конце июня она достигла 20.6 °С, в первой половине июля в среднем снизилась до 17.5 °С. Второй прогрев наблюдался в середине августа, после чего последовало постепенное снижение температуры до 4.6 °С в конце октября.

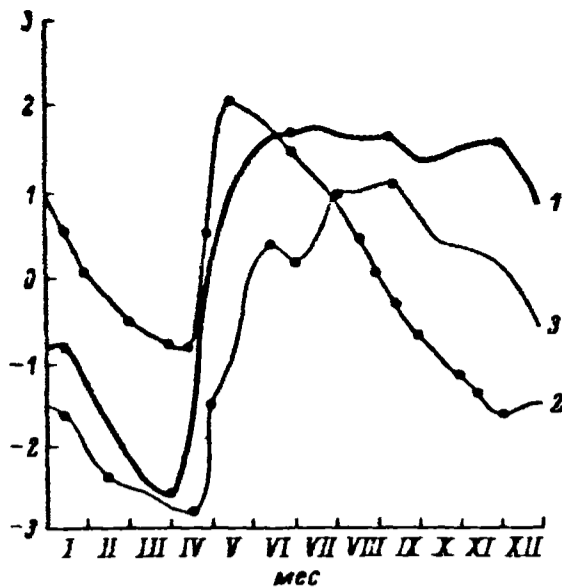


Рис. 1. Изменение уровня воды в Рыбинском водохранилище за последние 3 года.

1 - 1978 г.; 2 - 1979 г.; 3 - 1980 г. По оси ординат - относительные уровни воды.

Прозрачность воды по диску Секки колебалась от 50 до 220 см (табл. 2). Наиболее прозрачной вода была в районе станций Измайлово и Наволок в июне, когда не наступило еще массового развития фитопланктона, и в первой

половине сентября. Наименьшая прозрачность, 55-60 см, была отмечена в конце октября при штормовой погоде. Аналогичное явление наблюдалось и в 1979 г.

Электропроводность воды, как правило, увеличивается осенью [1] и максимальных величин достигает зимой, когда уровень сильно понижается в связи с работой Рыбинской гидроэлектростанции. В это время в водохранилище начинает поступать относительно большее количество более минерализованной грунтовой воды.

В мае основной поток паводковой, менее минерализованной воды, поступал из р. Волги (ст. Коприно и Молога) и из р. Мологи (ст. Брейтово). В этих пунктах электропроводность воды колебалась от 162 до 197 мкСм, в то время как на остальной части водохранилища она превышала 200 мкСм. Зимняя вода здесь сохранялась до конца июля. Практически наиболее близкие величины электропроводности в разных районах водохранилища наблюдались в конце августа (182-203 мкСм) и сохранялись до конца октября. Это хорошо коррелирует с постоянным уровнем воды в водохранилище во второй половине вегетационного периода (табл. 2).

Определение суточной величины фотосинтеза проводилось по следующему методу [4]: в 100 мл воды, интегрированной по глубине эвфотической зоны, добавляли $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ с активностью $1,6 \cdot 10^6$ имп/мин под счетчиком Гейгера. Пробы 1 ч экспонировались в люминостате при освещении 2500 лк, продукция органического вещества рассчитывалась и выражалась в микрограммах углерода на литр в час (табл. 3). Одновременно в этой же воде на ст. Коприно определялся фотосинтез при суточном экспонировании проб в аквариуме на борту судна. Путем деления суточной величины фотосинтеза на величину, полученную за 1 ч экспонирования в люминостате, получался коэффициент „K” (табл. 4). Таким образом вносилась поправка в изменение суточной солнечной радиации. Для остальных проб продукция фитопланктона рассчитывалась путем умножения величин фотосинтеза, полученных в люминостате ($\Phi_{\text{л}}$),

Т а б л и ц а 1

Водный баланс, млн м³

Источник поступления и сброса воды	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Сумма
Волга у г. Углич	571	491	544	1340	1430	611	2680	2020	1850	878	996	648	14100
Шексна у гидроузла	319	212	248	355	924	109	124	147	115	893	199	635	3480
Приток за счет водообмена с грунтовым бассейном	-32	-25	-15	83	93	-8	49	7	-15	-25	-12	-28	-72
Боковой приток	327	239	254	3590	3840	695	1450	1010	1020	804	1260	860	15349
Осадки на зеркало водохранилища	103	84	19	72	246	170	583	429	147	227	120	188	2388
Суммарный приток	1320	1030	1060	5360	6440	1580	4840	3610	3130	2000	2850	2330	35280
Сброс через Рыбинский гидроузел	2623	1932	1543	895	348	1557	1189	2574	3740	3680	2979	3973	27033
Аккумуляция	-1560	-1030	-633	+3780	5810	-548	3450	+527	-1140	-1840	-759	-1770	4290

Т а б л и ц а 2

Гидрологические характеристики воды Рыбинского водохранилища в 1980 г.

Станция	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Среднее
	28	10	26	10	21	13	26	16	30	15	28		
Т е м п е р а т у р а в о д ы, °С													
Коприно	9.4	17.4	20.6	18.0	17.6	19.4	15.2	14.2	9.2	7.0	5.0	13.9	
Молога	9.0	19.0	20.6	18.0	17.8	19.1	15.3	13.8	9.0	7.0	4.6	13.9	
Измайлово	7.3	18.0	20.0	17.0	17.8	19.0	15.6	13.8	7.2	6.6	4.2	13.3	
Средний Двор	5.6	21.4	19.6	17.4	18.0	19.0	16.0	13.8	9.2	6.2	4.6	13.7	
Наволоки	7.5	19.2	19.8	17.2	17.8	19.0	15.3	13.6	9.6	6.4	4.6	13.6	
Брейтово	8.0	20.0	20.0	17.4	20.0	19.0	15.6	13.8	9.8	6.8	4.6	14.0	
Среднее	7.8	19.0	20.0	17.5	18.1	19.0	15.5	13.8	9.0	7.5	4.6	-	
П р о з р а ч н о с т ь в о д ы п о д и с к у С е к к и, см													
Коприно	120	115	80	110	100	100	90	100	130	120	90	105	
Молога	140	130	120	100	120	100	90	110	130	120	60	110	
Измайлово	100	200	220	90	150	100	80	150	130	90	50	123	
Средний Двор	150	160	200	80	140	100	100	130	130	100	65	120	
Наволоки	120	170	200	80	150	100	90	130	150	100	60	100	
Брейтово	150	140	180	100	130	120	100	110	140	120	65	123	
Среднее	130	150	160	100	135	100	90	150	135	108	65	-	
Э л е к т р о п р о в о д н о с т ь в о д ы, мкСм													
Коприно	188	189	189	197	183	188	194	196	201	201	208	194	
Молога	197	206	197	211	206	199	203	205	206	194	206	202	
Измайлово	240	233	217	215	211	207	193	192	186	192	197	207	
Средний Двор	235	190	213	213	200	196	192	190	192	193	193	200	
Наволоки	218	220	213	199	199	198	189	193	192	190	197	200	
Брейтово	162	174	185	182	184	185	182	191	197	189	189	183	
Среднее	207	202	202	203	197	195	192	193	195	193	198	-	

на вышеуказанный коэффициент „K” по формуле

$$\Phi_{\text{л}} \times K = \Phi_{\text{и}} \text{ (мг С/(л.сут))},$$

а продукция под 1 м² поверхности воды по формуле

$$\Phi_{\text{м}^2} = \Phi_{\text{и}} \times 0.7 \times 3l \times 1000 \text{ (мг С/(л.сут))},$$

где $\Phi_{\text{м}^2}$ – суточная величина фотосинтеза под 1 м²; $\Phi_{\text{и}}$ – интенсивность фотосинтеза в интегрированной пробе воды, мг С/(л.сут); 0.7 – коэффициент связи между фотосинтезом и прозрачностью воды по диску Секки под 1 м² водоема; l – прозрачность воды по диску Секки; м; 1000 – коэффициент для пересчета воды с 1 л на 1 м³.

Поскольку интенсивность фотосинтеза определялась изотопным методом в стандартных условиях при освещении в 2500 лк, мы считали, что в данном случае по продукции фотосинтеза возможно судить и о распределении фитопланктона в поверхностном слое воды.

Первая и наиболее активная вспышка развития фитопланктона наблюдалась в центральной части водохранилища 28 мая, когда начался прогрев воды. В начале июня аналогичное явление произошло в районе ст. Коприно, в остальной части водохранилища в это время уже наблюдалось падение численности водорослей (табл. 3). Летом распределение фитопланктона было весьма неравномерным, и в отдельных рейсах максимальные величины наблюдались в различных участках водоема. В связи с тем что уровень водохранилища с июня по октябрь оставался почти постоянным, не было и заметного снижения численности фитопланктона в осенние месяцы, что наблюдалось в 1979 г., когда уровень воды резко понижался.

При пересчете интенсивности фотосинтеза на 1 л воды, интегрированной по эвфотической зоне, наблюдалась большая вариабельность результатов (табл. 4). Максимальная величина фотосинтеза (0.174 мг С/(л.сут)) зарегистрирована в конце мая в районе ст. Средний Двор, а минимальная (0.006) – в начале октября в районе ст. Измайлово. По средним данным всех анализов, фотосинтез в 1980 г. был в 1.5 раза меньше, чем в 1979 г.

Наиболее интенсивная деструкция органического вещества (1.06 мг С/(л.сут)) наблюдалась в начале июля в районе ст. Измайлово (табл. 5). Весной повышенные величины были обнаружены там, где интенсивнее шел фотосинтез фитопланктона. Интересно, что, несмотря на высокий уровень воды и значительные величины фотосинтеза, деструкция органического вещества в поверхностном слое воды с конца сентября начала резко снижаться. По средним данным, она составляла 0.14 мг С/(л.сут) и была несколько выше, чем в 1979 г., 0.108 мг С/(л.сут):

Общее количество бактерий (табл. 6) в поверхностных слоях водохранилища учитывалось на мембранных фильтрах по Разумову [5]. В 1980 г. средняя численность их равнялась 1.45 млн. в 1 мл и была на 0.2 млн. больше, чем в предыдущем 1979 г. с нормальным изменением уровня в течение вегетационного периода.

Т а б л и ц а 3

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона, мкг С/(л·ч) при постоянном освещении 2500 лк

Станция	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Среднее
	16	28	10	26	10	21	13	26	16	30	15	28	
Коприно	4.46	4.98	29	10.34	1.24	5.2	1.78	2.26	1.8	2.6	11.54	0.92	4.17
Молога	2.20	9.92	6.92	18.16	2.28	2.18	4.92	7.92	20.0	5.3	10.84	17.16	8.99
Измайлово	3.48	15.58	1.12	3.06	5.64	5.64	10.74	10.44	1.1	15.22	13.78	7.2	7.75
Средний Двор	2.76	29.00	5.12	6.08	12.72	11.16	13.52	8.5	11.7	8.62	11.54	7.94	8.77
Наволоок	3.78	20.4	2.58	1.56	5.22	6.92	11.48	8.5	9.7	4.06	7.58	6.46	5.82
Брейтово	4.24	13	2.12	8.32	12.9	18.1	14.58	9.26	19.1	8	0.76	7.94	7.29
Среднее	3.48	15.48	7.81	7.92	6.66	8.20	9.12	8.65	7.56	7.34	9.34	7.93	-

$$\bar{X} = 515.45 : 72 = 7.15$$

Т а б л и ц а 4

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона при естественном освещении, мкг С/(л·сут)

Станция	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Среднее
	16	28	10	26	10	21	13	26	16	30	15	28	
Коприно	0.027	0.03	0.157	0.041	0.024	0.043	0.015	0.032	0.018	0.016	0.09	0.008	0.041
Молога	0.013	0.06	0.037	0.243	0.043	0.018	0.041	0.112	0.200	0.032	0.085	0.134	0.076
Измайлово	0.021	0.084	0.006	0.024	0.108	0.047	0.089	0.154	0.011	0.092	0.108	0.056	0.067
Средний Двор	0.017	0.174	0.028	0.048	0.242	0.093	0.192	0.192	0.117	0.052	0.090	0.061	0.100
Наволоок	0.023	0.122	0.014	0.013	0.099	0.057	0.095	0.121	0.097	0.025	0.059	0.05	0.064
Брейтово	0.025	0.078	0.012	0.066	0.245	0.152	0.121	0.131	0.191	0.048	0.006	0.061	0.094
Среднее	0.021	0.093	0.042	0.057	0.126	0.069	0.076	0.123	0.106	0.044	0.055	0.061	-

$$\bar{X} = 5.347 : 72 = 0.074$$

Т а б л и ц а 5

Деструкция органического вещества при дыхательном коэффициенте „К” = 0,9, мг С/(л.сут)

Станция	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Среднее
	28	10	10	26	10	21	13	26	16	30	15	28	
Коприно	0.01	0.42	0.090	0.08	0.08	0.08	0.26	0.12	0.10	0.01	0.02	0.02	0.11
Молога	0.05	0.38	0.170	0.08	0.10	0.10	0.21	0.06	0.07	0.02	0.03	0.04	0.11
Измайлово	0.05	0.16	0.080	1.06	0.15	0.15	0.21	0.02	0.09	0.04	0.04	0.03	0.17
Средний Двор	0.07	0.79	0.160	0.97	0.16	0.16	0.28	0.05	0.10	0.02	0.05	0.03	0.24
Наволоки	0.08	0.33	0.080	0.28	0.19	0.19	0.10	0.01	0.05	0.03	0.03	0.02	0.11
Брейтово	0.07	0.18	0.003	0.04	0.20	0.20	0.22	0.04	0.17	0.01	0.09	0.03	0.09
Среднее	0.05	0.37	0.100	0.42	0.14	0.14	0.21	0.05	0.09	0.02	0.04	0.03	-

Т а б л и ц а 6

Общее количество бактерий в воде, млн. кл./мл

Станция	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Среднее
	16	28	10	26	10	21	13	26	16	30	15	28	
Коприно	1.75	0.9	1.70	1.57	1.62	1.58	1.80	0.74	1.81	0.89	1.24	1.35	1.41
Молога	1.65	0.93	1.26	1.85	1.70	1.44	1.55	1.84	1.81	1.32	1.43	1.61	1.53
Измайлово	1.74	1.00	0.98	1.70	1.06	1.17	1.97	1.24	1.49	1.39	1.53	1.50	1.39
Средний Двор	1.70	2.17	1.55	1.20	0.97	1.53	1.85	1.82	1.53	1.28	1.33	1.50	1.53
Наволоки	1.69	1.19	1.64	1.26	1.61	1.51	1.80	1.61	1.21	1.57	1.37	1.54	1.45
Брейтово	1.91	1.19	1.64	1.26	1.10	1.27	1.44	1.58	1.30	1.61	1.1	1.50	1.40
Среднее	1.74	1.24	1.39	1.43	1.34	1.51	1.74	1.46	1.53	1.34	1.33	1.50	-
Средняя биомасса, мкг С/л	65.3	46.5	52.1	53.6	50.3	52.9	65.3	54.8	57.4	50.3	49.9	56.2	-
Среднее время уд- воения биомассы, ч	-	47.8	25	50.6	28.9	24.2	45.6	51.7	54.8	111	64.9	329	-

 $\bar{X} = 104.78 : 72 = 1.45$

В 1980 г. максимальное количество бактерий 1,74 млн.кл./мл было отмечено 16 мая, в период наполнения водохранилища паводочными водами, и в середине августа (табл. 6), в период повышения деструкции органического вещества.

Темновая ассимиляция углекислоты происходит, как известно, в процессе хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции. Наблюдения показали, что литохемоавтотрофные процессы нитрификации и окисления метана могут протекать в узкой биологической нише поверхностного слоя ила совместно с гетеротрофными процессами. Расчеты показывают, если содержание бактерий в 1 мл не превышает 2 млн., то и гетеротрофная ассимиляция колеблется в пределах 1-3 мкг С/(л.сут).

Средняя величина темновой ассимиляции (табл. 7) в 1980 г. равнялась 1,55 мкг С/(л.сут). Лишь на станциях Молога, Измайлово и Наволок суточная величина темновой ассимиляции приближалась к 5 мкг, а это указывает на наличие ассимиляции CO_2 частично и в процессе хемосинтеза.

Продукция бактериальной биомассы определялась радиоуглеродным методом [3, 5]. Было принято, что за сутки темновая ассимиляция углекислоты составляет 6% от продукции бактериальной биомассы.

В течение вегетационного периода продукция биомассы бактерий в отдельные периоды и по отдельным станциям колебалась от 4 до 75 мкг С/(л.сут) (табл. 8) и в среднем равнялась 25,7 мкг С/(л.сут), т.е. была вдвое меньше продукции бактерий в 1979 г., 50,9 мкг С/(л.сут), и равнялась продукции бактерий в 1975 г., в котором динамика изменения уровня воды соответствовала характерной для Рыбинского водохранилища.

Исходя из данных биомассы и продукции для средних величин, по каждому рейсу было рассчитано время удвоения числа бактерий (табл. 6). Наиболее быстро размножение бактерий происходило в июле и августе при температуре 19 °С. Время удвоения биомассы составляло 24,2-28,9 ч.

Необходимо отметить, что данные по интенсивности фотосинтеза фитопланктона и деструкции органического вещества были получены с известным приближением, однако, позволили сделать расчеты на весь объем водохранилища (табл. 9).

Валовая продукция органического вещества характеризовалась тремя максимумами: 1400 т С/сут в конце мая, около 1300 в начале июля и 1780 т С/сут в середине сентября. За весь вегетационный период сумма ее равнялась 166 тыс. т С.

Деструкция органического вещества в водной массе колебалась от рейса к рейсу в очень широком диапазоне, и за вегетационный период наблюдалось четыре ее максимума (рис. 2). Общая величина деструкции за лето равнялась 466 тыс. т С. По величине продукция бактериальной биомассы в 1980 г. была близка к продукции фитопланктона.

Все величины по продукции и деструкции органического вещества за сутки были нанесены на график и за весь вегетационный период 1980 г. определены по площадям, ограниченным осью абсцисс

Т а б л и ц а 7

Гетеротрофная ассимиляция CO_2 в воде, мкг С/(л·сут)

Станция	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Среднее
	28	10	10	26	10	21	13	26	16	30	15	28	
Коприно	0.24	5.96	1.68	4.17	3.52	1.61	0.92	1.07	0.29	0.35	0.47	1.84	
Молога	1.07	4.45	3.17	3.05	1.28	1.28	1.01	1.21	0.32	0.57	0.85	1.77	
Измайлово	1.04	0.93	0.63	1.74	1.46	2.35	1.61	0.77	0.92	0.79	0.57	1.16	
Средний Двор	1.49	4.49	0.44	2.74	2.32	2.00	1.04	1.62	0.42	0.99	0.58	1.64	
Наволоч	1.59	2.38	0.99	0.92	3.39	1.23	1.41	1.14	0.72	0.52	0.46	1.34	
Брейтово	1.54	0.71	0.35	1.31	5.27	1.86	1.43	1.53	0.25	2.03	0.58	1.53	
Среднее	1.16	2.99	1.27	2.34	3.17	1.72	2.92	1.22	0.48	0.87	0.58	-	

 $\bar{X} = 102.36 : 66 = 1.55$

Т а б л и ц а 8

Продукция бактериальной биомассы в воде, мкг С/(л·сут)

Станция	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Среднее
	28	10	10	26	10	21	13	26	16	30	15	28	
Коприно	3.98	98.9	27.9	68.7	58.4	26.7	15.3	17.8	4.81	5.81	7.80	30.6	
Молога	17.8	57.2	58.9	52.6	50.6	21.2	16.8	20.0	5.31	9.46	14.1	29.4	
Измайлово	17.3	15.4	10.5	28.9	24.2	39.0	26.7	12.8	15.3	13.1	9.46	19.3	
Средний Двор	24.7	74.5	7.3	45.5	38.5	33.2	17.3	26.9	6.97	16.4	9.63	27.4	
Наволоч	26.4	39.5	11.7	15.3	56.2	20.4	18.9	11.9	8.63	8.63	7.64	22.2	
Брейтово	25.6	11.7	5.8	21.7	87.5	30.9	23.7	25.4	4.15	33.7	9.63	25.4	
Среднее	19.3	49.5	21.1	38.8	52.6	28.6	20.5	20.3	8.07	14.5	2.88	-	

 $\bar{X} = 1698.1 : 66 = 25.7$

Т а б л и ц а 9

Суммарные величины продукции и деструкции органического вещества на весь водоем

Параметр	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	16	28	10	26	10	21	13	26	16	30	15	28
Площадь водохранилища, км ²	3528	3829	3859	3834	3879	4074	4185	4210	4255	4105	3915	3888
Объем водохранилища, км ³	16.76	19.25	19.49	19.28	19.67	21.33	22.21	22.19	22.88	21.59	19.97	19.74
Интенсивность фотосин- теза (валовая), г С/(м ² ·сут)	0.071	0.365	0.178	0.114	0.332	0.244	0.20	0.291	0.419	0.156	0.156	0.104
Продукция фитопланк- тона, т С/сут	250	1398	687	437	1288	944	837	1225	1783	640	611	404
Деструкция органичес- кого вещества, т С/сут	-	463	7211	1928	8260	2986	4464	1109	2059	432	799	592
Гетеротрофная ассими- ляция СО ₂ , т С/сут	-	22.3	58.3	24.5	46.0	67.6	38.2	64.8	27.9	10.4	17.4	11.4
Продукция бактериальной биомассы, т С/сут	-	370	968	407	764	188	634	1076	463	173	288	189

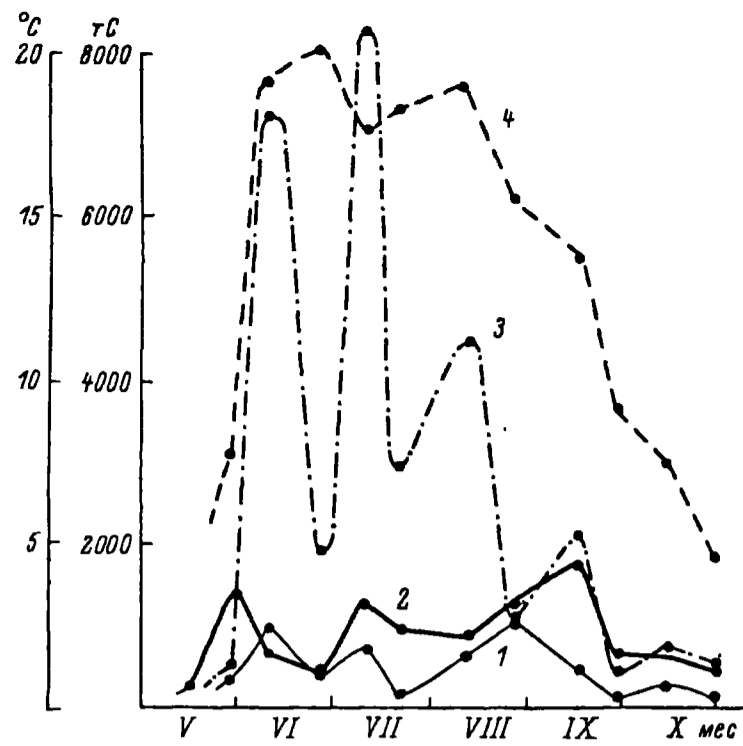


Рис. 2. Динамика процессов продукции и деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1980 г.

1 - продукция бактериальной биомассы; 2 - продукция фитопланктона; 3 - деструкция органического вещества; 4 - температура воды, °С.

и кривыми динамики процесса (рис. 2; табл. 9).

Сравнивая многогодный 1980 г. с предыдущим 1979 г. с нормальным уровнем режимом, можно отметить, что заметной разницы в фотосинтезе фитопланктона не наблюдалось: 166 тыс. т С в 1980 г. и 148 тыс. т С в 1979 г. Более значительная разница наблюдалась в величинах деструкции органического вещества на все

Т а б л и ц а 10

Продукция фитопланктона и эффективность использования проникающей в воду солнечной радиации в процессе фотосинтеза

	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Сумма
Продукция фитопланктона: г С/м ²	4,36	5,43	8,4	7,79	11,45	4,56	42
кДж	171	213	329	305	449	179	1646
% от суммы	10,4	12,9	20	18,5	27,3	10,9	100
Проникающая в воду солнечная радиация, кДж	319000	711000	511000	416000	250000	138000	2345000
Эффективность использования солнечной радиации фитопланктоном, %	0,05	0,03	0,06	0,07	0,18	0,13	$\bar{X} = 0,086$

водохранилище за вегетационный период: 466 тыс. т в 1980 г. и 342 тыс. т С в 1979 г.

Производство бактериальной биомассы в 1980 г., несмотря на большую, чем в 1979 г., численность бактерий, была меньше и равнялась 87 тыс. т против 171 тыс. т С в 1979 г.

Данные по солнечной радиации в районе водохранилища за вегетационный период 1980 г. были любезно предоставлены нам Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией и пересчитаны нами в килоджоули на квадратный метр за месяц. Исходя из этого было рассчитано количество солнечной энергии, использованной фитопланктоном в процессе фотосинтеза (табл. 10).

С мая по октябрь количество поступающей в воду солнечной радиации за месяц колебалось от 138 тыс. до 711 тыс. кДж/м². При сопоставлении этих величин с месячной валовой продукцией фитопланктона было рассчитано использование солнечной энергии фитопланктоном в процессе фотосинтеза (с мая по октябрь от 0,03 до 0,18%). В среднем за вегетационный период в 1980 г. эффективность использования солнечной энергии равнялась 0,086% и была близка к соответствующей величине за предыдущие годы.

Итоги продукционно-деструкционных процессов за 184 дня наблюдений в Рыбинском водохранилище за 1980 г. сводятся к следующему:

	На весь водо- ем, т С	Под 1 м ² , г С/м ²
Площадь за вегетационный период	3963 км ²	-
Объем	20,36 км ³	-
Интенсивность фотосинтеза по ¹⁴ С	133000	34
То же, валовый	166000	42
Деструкция органического вещества	466000	118
Гетеротрофная ассимиляция СО ₂	6220	1,57
Производство бактериальной биомассы	86790	22

Л и т е р а т у р а

1. К а з а р о в е ц Н.М. Применение кондуктометрического метода к изучению водных масс Рыбинского водохранилища. - В кн.: Бюл. ин-та биологии водохранилищ. Л., 1960, № 7, с. 45-49.
2. К у з н е ц о в С.И., Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в а Н.С., Б а к у л и н а А.Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в

- Рыбинском водохранилище в 1971 г. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 5-18.
3. Р о м а н е н к о В.И. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флорой воды. - Микробиология, 1964, т. 33(4), с. 614-683.
 4. Р о м а н е н к о В.И. Величина суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью ^{14}C . - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1970, № 5, с. 18-22.
 5. Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л., 1974. 194 с.

ИНТЕНСИВНОСТЬ РОСТА И ПРОДУКЦИЯ МАССОВЫХ
ПЛАНКТОННЫХ СИНЕЗЕЛЕННЫХ ВОДРОСЛЕЙ
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Данные по продукции отдельных видов фитопланктона требуются при исследованиях структуры сообществ, балансовых расчетах круговорота органического вещества, характеристики пищевых объектов фитофагов. Непосредственным показателем продуктивности водорослей служит их скорость роста. В настоящее время подавляющее число сведений получены в результате лабораторного изучения культур. Распространение этих данных на естественные популяции ограничено.

Нижеприведенные данные об интенсивности размножения и продукции массовых видов синезеленых в Рыбинском водохранилище получены в условиях, максимально приближенных к природным: опыты *in situ* с фитопланктоном, заключенным в прозрачные цилиндры, концы которых закрыты мембранными фильтрами. В таких сосудах клетки изолированы в контролируемом объеме воды, среда уравновешена с окружающей водной массой в физическом отношении и может обмениваться с ней химическими веществами. Заметим, что измерение скорости роста водорослей непосредственно в водоеме невозможно из-за выедания их зоопланктоном и из-за перемещений вследствие ветровой активности.

Эксперименты проводились еженедельно в прибрежье у пос. Борок летом 1981 г. с 29 июня по 2 сентября, когда вегетировали синезеленые. Постановка опытов и вычисление скорости роста водорослей описаны нами ранее [2]. Добавим только, что опыты ставились в двух вариантах по шесть цилиндров в каждом — с нефильтованной и с фильтрованной через планктонный газ № 39 естественной водой, а цилиндры находились в воде 1 и 2 сут. Эти элементы методики следовало уточнить, поскольку предварительная фильтрация более чем наполовину снижает начальную биомассу синезеленых, а продолжительность инкубирования опытного материала существенно влияет на популяционную скорость роста [2].

Лето 1981 г. было безветренным и жарким. Вода „цвела“ синезелеными: *Anabaena spiroides* Kleb., *A. scheremetieviae* Elenk., *A. lemmermannii* P. Richt. наряду с *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. и *Aphanizome-*

non flos-aquae (L.) Ralfs определяли облик фитопланктона. Можно полагать, что результаты получены в оптимальных для развития синезеленых водорослей условиях.

Опыты показали, что при двухдневной экспозиции сосудов темп роста доминирующих видов получается заниженным, поскольку большинство их растет интенсивнее преимущественно в первые сутки, лишь *A. flos-aquae* — на вторые. Учитывая это, для расчета скоростей роста нами выбрано время инкубирования продолжительностью в одни сутки, в течение которых клетки нарастают энергичнее.

В нефильтованной воде довольно часто синезеленые росли медленнее, чем в фильтрованной. Поэтому, как правило, использовались данные варианта с фильтрованной водой, как того и требует методика проводимых экспериментов.

В результате проведенного исследования выяснена скорость роста 6 видов синезеленых водорослей (число делений в сутки).

Вид	Максимальная	Наиболее часто встречаема:
<i>Microcystis pulverea</i>	4.33	1.22-1.8
<i>M. aeruginosa</i>	4.06	2.01-3.7
<i>Anabaena spiroides</i>	3.55	1.58-2.32
<i>A. scheremetieviae</i>	2.52	1.26-1.89
<i>A. lemmermannii</i>	2.34	2.00-2.34
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	1.79	1.05-1.37
	-	0.53-0.89

Самая высокая скорость размножения (более 4 делений в сутки) наблюдалась у представителей рода *Microcystis*, причем *M. aeruginosa* отличается от остальных видов повышенными значениями наиболее часто встречаемых величин исследуемого показателя.

В сезонной ритмике темпа роста *M. aeruginosa* (табл. 1) прежде всего внимание привлекает большая продолжительность интенсивного периода роста — почти 2 мес. Природную популяцию характеризует постепенное ослабление скорости размножения с 3.5-4 делений в сутки в июле до 2-2.5 в августе и 1.3 — в сентябре.

Рост *M. pulverea* (табл. 1) отличается от роста *M. aeruginosa* более медленным темпом (чаще всего 1.2-1.8 делений в сутки) и укороченным периодом интенсивного роста (4 нед) в июле. К августу размножение *M. pulverea* наполовину замедляется и остается таким практически в течение всего месяца.

На примере *Anabaena lemmermannii*, недолго просуществовавшей в планктоне, хорошо прослеживается отрицательная корреляция между плотностью клеток в популяции и скоростью роста (табл. 1). Высокая скорость (более 2 делений в сутки) отмечается при низкой численности (100-200 тыс. кл./л). При максимальных значениях (1.2 млн. кл./л) темп роста вдвое ниже.

Т а б л и ц а 1

Численность (Ч, тыс. кл./л) и скорость роста (К, число делений в сутки) планктонных синезеленых водорослей в водоеме в период опытов

Вид	29 VI-1 VII		6-8 VII		13-15 VII		20-22 VII		27-29 VII	
	Ч	К	Ч	К	Ч	К	Ч	К	Ч	К
<i>Microcystis aeruginosa</i>	-	-	34	4.06	3736	3.46	163	3.70	1815	3.73*
<i>M. pulverea</i>	5503	0.9*	22478	3.37*	6563	0.81	418	4.33	1016	1.41
<i>Anabaena lemmermannii</i>	213	2.14	549	1.98*	1198	1.07	115	2.34	56	-
<i>A. spiroides</i>	69	-	388	1.24*	2772	1.04	4902	1.94	12836	1.58
<i>A. scheremetieviae</i>	38	2.52	119	1.89	219	1.86*	905	1.91	1478	0.68
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	173	1.26	556	1.37	17723	0.53	2885	1.79	2878	0.69

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Вид	3-5 VIII		10-12 VIII		17-19 VIII		24-26 VIII		31 VIII-2 IX		9 IX	
	Ч	К	Ч	К	Ч	К	Ч	К	Ч	К	Ч	К
<i>Microcystis aeruginosa</i>	7053	2.01	6803	2.40	15177	2.38	13471	1.99*	15867	1.3*	11309	-
<i>M. pulverea</i>	3540	1.66	633	1.80	1053	1.76	71	1.22	0	0	0	-
<i>Anabaena lemmermannii</i>	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
<i>A. spiroides</i>	9958	2.41*	2251	2.97	353	3.01	213	3.55	0	-	0	-
<i>A. scheremetieviae</i>	184	1.69	108	2.41*	13	-	0	-	0	-	0	-
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	1860	0.60	9627	0.89	845	1.05	113	1.46*	0	-	0	-

* Вариант с нефльтрованной водой.

У *A. spiroides* (табл. 1) более интенсивный рост, приближающийся к таковому *Microcystis aeruginosa*, наблюдается в конце вегетации – в августе.

Ритмика роста *Anabaena scheremetieviae* (табл. 1) характеризуется небольшими колебаниями на протяжении почти всего времени ее существования в планктоне (1.7–1.9 делений в сутки). Повышенная величина (2.5 деления в сутки) отмечалась только в самом начале вегетации и в ее конце, а пониженная (0.7 деления в сутки) в пике численности.

Aphanizomenon flos-aquae – возбудитель „цветения“ водохранилища – размножается медленнее, чем другие исследованные виды, особенно в моменты всплеск численности, приуроченные к середине июля и началу второй декады августа (табл. 1). Наиболее активен этот вид в июле (1.3–1.8 делений в сутки). В августе рост популяции ограничивается 0.6–1 делением в сутки.

Литературные сведения об интенсивности роста исследованных синезеленых водорослей в условиях, близких к природным, отсутствуют. Результаты, полученные при изучении культур видов родов *Microcystis* и *Anabaena*, ниже большинства наших данных. Например, культура *Microcystis aeruginosa* нарастает со скоростью 1.6 делений в сутки [7, 9], *Anabaena spiroides* – 0.9 [3], а *A. flos-aquae*, по размеру клетки близкая к *A. scheremetieviae* и обитающая в сходных экологических условиях, – 0.7–1.2 [6]. Любопытно, что *Aphanizomenon flos-aquae* с одинаковой скоростью размножается как в природе, так и в культуре [3–5, 10]. Темп роста естественной популяции колеблется от 0.6 до 1.8, в среднем составляет 1.07 делений в сутки, а для культуральных форм эти показатели равняются 0.8–1.4 и 1.09 делений в сутки соответственно. По нашим наблюдениям, при обычном способе культивирования культура *A. flos-aquae* в вегетативной форме существует всего около 2 мес. Но в течение этого времени наблюдается очень обильный рост, вероятно, по своей интенсивности близкий к таковому в природе.

Способность *Microcystis aeruginosa* в естественных условиях длительное время поддерживать интенсивный темп роста следует считать важной особенностью биологии этого вида, поскольку она присуща и культуральной форме [1], т.е. закреплена генетически. Благодаря ей *M. aeruginosa* может занимать господствующее положение в биоценозе. Сочетание же высокой скорости роста с большой численностью клеток в водоеме (в среднем более 70% от общей численности фитопланктона) наводит на мысль о еще одном механизме, обеспечивающем преимущество перед другими водорослями, – довольно слабом процессе выедания зоопланктоном. Результаты ряда работ по оценке использования фитопланктона зоопланктоном это подтверждают. Так, рачки-фильтраторы потребляют только одиночные клетки *M. aeruginosa* или колонии из 3–5 клеток [8]. Основная же форма существования этой водоросли в планктоне – слизистые колонии, насчитывающие до нескольких тысяч клеток.

Т а б л и ц а 2

Продукция клеток разными синезелеными водорослями в прибрежье водохранилища в 1981 г.

Вид	29 VI- 6 VII	6-13 VII	13-20 VII	20-27 VII	27 VII- 3 VIII	3-10 VIII	10-17 VIII	17-24 VIII	24-31 VIII	31 VIII- 9 IX
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0	82192	19688	25060	11558	29860	21908	36709	68522	19870
	0	657536	157504	200480	92464	238880	175264	293672	548176	158960
						2522936				
<i>M. pulverea</i>	2464	123291	2944	19571	1569	4772	1564	1308	324	-
	19712	986328	23552	156568	12552	38176	12512	10464	2592	-
						1262456				
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	287	30851	4613	12027	1146	27093	6982	1958	98	-
	2296	246808	36904	96216	9168	216744	55856	15664	784	-
						680440				
<i>Anabaena spiroides</i>	0	4454	4614	41489	14752	25526	7997	1489	1136	-
	0	35632	361912	331912	118016	204208	63976	11912	9088	-
						811656				
<i>A. scheremetteviae</i>	445	574	963	5621	450	2869	233	-	-	-
	3560	4592	7704	44968	3600	22952	1864	-	-	-
						89240				
<i>A. lemmermannii</i>	671	3475	905	577	0	-	-	-	-	-
	5368	27800	7240	4616	0	-	-	-	-	-
						45024				

Используя скорость роста водорослей и величину их численности в водоеме, можно рассчитать их продукцию среднесуточную и за все время вегетации. Такой расчет (табл. 2) проводился по восьмидневкам. Условно считали, что численность и темп размножения водорослей в этот отрезок времени остаются постоянными. За численность водорослей в отдельные восьмидневки принято ее среднеарифметическое значение в начале и конце восьмидневки.

Суточная продукция *M. aeruginosa* обычно колеблется от 12 до 36 млн. кл./л, максимальная величина (82 млн.кл./л) отмечена в начале июля. Продукция за время вегетации почти в 800 раз превышает наивысшую численность и в 700 численность перед началом массовой вегетации.

У *M. pulverea* продукция клеток за сутки на порядок ниже (1-5 млн.кл./л), максимальная величина (123 млн.кл./л) зарегистрирована в июле. За время существования в планктоне этот вид продуцирует клеток в 107 раз больше максимальной своей численности и примерно в 7000 раз численности перед массовым развитием.

Наиболее часто встречаемые величины суточной продукции *Aphanizomenon flos-aquae* - 2-12 млн.кл./л. Дважды, в начале июля и в начале августа, были ее вспышки - соответственно 31 и 27 млн.кл./л за сутки. Продукция клеток этого вида за время вегетации выше максимальной его плотности лишь в 18 раз. Однако, как и у предыдущего организма, она сильно (3000 раз) превосходит численность вида перед максимумом.

Anabaena spiroides - самая продуктивная из всех исследованных видов рода *Anabaena*. Ее суточная продукция выражается 4-5 и 1-1.5 млн. кл./л соответственно в начале и конце вегетации. Максимальная величина (41 млн. кл./л) получена в последней декаде июля.

Суточная продукция *A. scheremetieviae* чаще составляет 0.2-1.0 млн. кл./л, максимальное ее значение (5.6 млн. кл./л) наблюдалось в конце июля.

A. lemmermannii по суточной продукции близка к *A. scheremetieviae*, но в пике дает почти вдвое меньше. В отличие от других видов рода *Anabaena* и аналогично представителям рода *Microcystis* пик приходится на начало июля.

У всех видов рода *Anabaena* клеточная продукция за время вегетации выше максимальной численности только в 2.5-3 раза.

По клеточной продукции за время вегетации на первое место выходит *Microcystis aeruginosa*, на второе *M. pulverea*, затем следуют *Anabaena spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena scheremetieviae* и *A. lemmermannii*. Но соотношение несколько изменится, если продукцию выразить в единицах сырой массы, учитывая средний объем клетки каждого вида. Тогда первенствует *A. spiroides* - почти 92 г/м³, *Microcystis aeruginosa* переходит на второе место - 84.5 г/м³, а *M. pulverea* на предпоследнее. *Anabaena lemmermannii* и в этом случае дает самую низкую величину, к тому же значительно отличающуюся от остальных.

Вид	Объем клетки, мкм ³	Продук- ция био- массы, г/м ³
<i>Microcystis pulverea</i>	14.14	17.85
<i>M. aeruginosa</i>	33.51	84.54
<i>Anabaena lemmermannii</i>	65.45	2.95
<i>A. spiroides</i>	113.10	91.80
<i>A. scheremetieviae</i>	576.00	51.40
<i>Aphanizomenon flos- aquae</i>	75.36	51.28

Если изученные синезеленые водоросли по продукции за время вегетации сравнить с доминирующими в планктоне водохранилища диатомовыми, то, кроме *Microcystis pulverea* и *Anabaena lemmermannii*, они встанут в один ряд с самыми продуктивными диатомеями: *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., *S. incognitus* Kuzmin et Genkal, *Skeletonema subsalsum* (A.Cl.) Bethge, уступая лишь наиболее продуктивному *Stephanodiscus hantzschii* Grun.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище планктонные синезеленые водоросли растут очень интенсивно, нередко со скоростью 2.5–3 деления в сутки. Наибольшие скорости роста, как правило, наблюдаются у мелкоклеточных видов, но это носит эпизодический характер. Большинство водорослей активнее растет в июле и только *Anabaena spiroides* в августе. Повышенный темп размножения характерен для *Microcystis aeruginosa*. Большая продолжительность интенсивного периода роста, вероятно, позволяет виду занимать главенствующее положение в биоценозе. За время вегетации доминирующие виды синезеленых дают в основном 50–90 г/м³ сырой биомассы. Наиболее продуктивные среди них *Anabaena spiroides* и *Microcystis aeruginosa*. Благодаря ускоренному темпу роста синезеленые за время существования в планктоне продуцируют сырую биомассу наравне с массовыми видами диатомовых, хотя период вегетации последних длиннее, а клетки крупнее.

Л и т е р а т у р а

1. А р е н д а р ч у к В.В. Интенсивность роста некоторых синезеленых водорослей в условиях культуры. – Гидробиол. журн., 1971, т. 7, вып. 5, с. 87–90.
2. Е л и з а р о в а В.А. Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища. – В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ Волжского бассейна. Л., 1982, с. 57–68.
3. Ф о у R.H. The influence of surface to volume ratio on the growth rates of planktonic blue-green algae. – Brit. phycol. J., 1980, vol. 15, p. 279–289.

4. F o y R.H., G i b s o n C.E., S m i t h e r R.V. The influence of daylength, light intensity and temperature on the growth rates of planktonic blue-green algae. - Brit. phycol. J., 1976, vol. 11, p. 151-163.
5. G e n t i l e J.H., M a l o n e y T.E. Toxicity and environmental requirements of a strain of *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. - Can. J. Microbiol., 1969, vol. 15, p. 165-173.
6. G o r h a m P.R., M c L a c h l a n J., H a m m e r U.T., K i m W.K. Isolation and culture of toxic strains of *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) de Breb. - Verh. Intern. Verein. theor. angew. Limnol., 1964, vol. 15, p. 796-804.
7. H o o g e n h o u t H., A m e s z J. Growth rates of photosynthetic microorganisms in laboratory culture. - Arch. Microbiol., 1965, Bd 50, S. 10-24.
8. L a m p e r t W. Toxicity of the blue-green *Microcystis aeruginosa*: effective defence mechanism against grazing pressure by *Daphnia*. - Verh. Intern. Verein. theor. angew. Limnol., 1980, vol. 21, p. 1436-1440.
9. M c L a c h l a n J., G o r h a m P.R. Growth of *Microcystis aeruginosa* Kütz. in a precipitate-free medium buffered with tris. - Can. J. Microbiol., 1961, vol. 7, p. 869-882.
10. R o t h e r J.A., F a y P. Blue-green algal growth and sporulation in response to simulated surface bloom conditions. - Brit. phycol. J., 1979, vol. 14, p. 59-68.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ОЗЕР
СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ

Северо-Двинская водная система (Вологодская обл.) включает в себя большое оз. Кубенское и ряд малых озер, соединенных каналами. В литературе всесторонне описан фитопланктон и его продукция в Кубенском озере [14], по остальным водоемам имеются лишь единичные сведения [6, 12, 13].

Приведем краткую характеристику шести малых северодвинских озер по наблюдениям 1976-1977 гг.

Озеро	Площадь, км ²	Глубина станций, м	Прозрачность, м
Сиверское:	8		
ст. 1	-	20-23	1.9-2.5
ст. 2	-	9-12	1.0-2.5
Покровское	1.9	2-4	0.8-1.3
Зауломское	5.5	7-9	0.9-1.7
Кишемское	1.6	3-4	0.4-0.8
Благовещенское	1.2	2-4	0.7-1.1
Вазеринское	0.6	7-8	0.3-0.7

В настоящей работе дается характеристика содержания пигментов и уровня первичной продукции фитопланктона этих водоемов.

Пробы фитопланктона отбирали интегрально из верхнего 2-метрового слоя воды на оз. Сиверском в двух пунктах с различными глубинами, на остальных озерах в центре. Анализ пигментов выполняли по стандартной спектрофотометрической методике [20] с последующим расчетом концентраций хлорофиллов, феопигментов и растительных каротиноидов по соответствующим формулам [16, 18, 19]. Интенсивность фотосинтеза определяли кислородной модификацией скляночного метода. Постановка опытов по измерению фотосинтеза и приемы расчета интегральных показателей первичной продукции в водной толще подробно описаны ранее [7, 10]. Необходимые для их вычисления объемы слоев воды, ограниченных иссле-

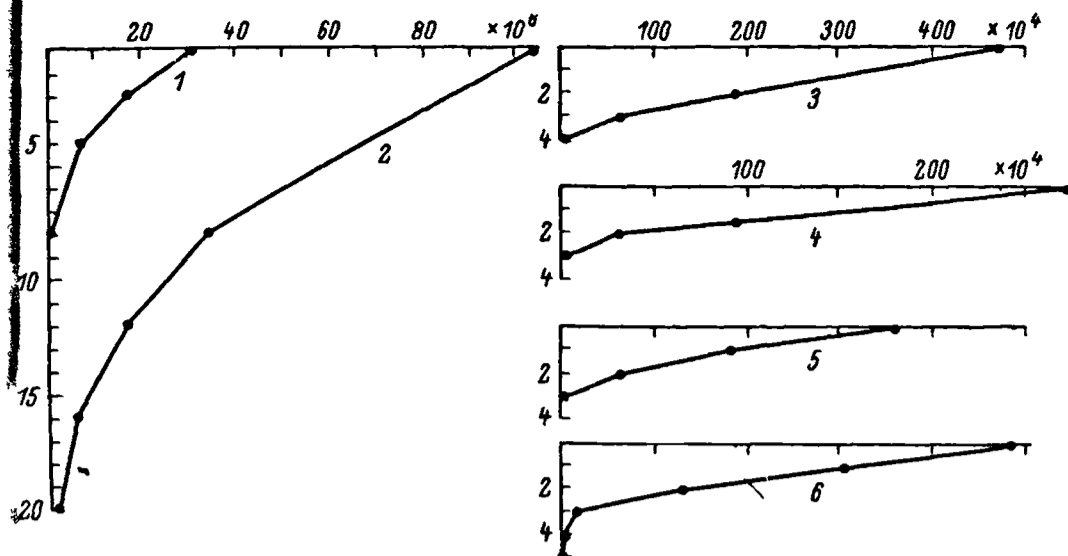


Рис. 1. Зависимость объемов водной массы озер от уровней.

1 - оз. Зауломское; 2 - оз. Сиверское; 3 - оз. Покровское; 4 - оз. Кишемское; 5 - оз. Благовещенское; 6 - оз. Вазеринское.
По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс - объем, м³.

дованными глубинами, определяли по объемным кривым (рис.1), принцип построения которых является общепринятым [1]¹.

Содержание основного пигмента фитопланктона хлорофилла „a“ изменялось в широком диапазоне и в каждом озере имело свои особенности (рис. 2). В оз. Сиверском весной 1976 г. оно достигало 38 мкг/л. Это было связано с массовым развитием диатомовых водорослей и в меньшей степени повторялось в мае 1977 г. В остальное время уровень содержания хлорофилла „a“ не превышал 4-7 мкг/л, причем на обеих станциях наблюдалась одинаковая картина. Покровское озеро характеризовалось наиболее высокими концентрациями пигмента (10-26 мкг/л), максимальные из которых отмечены в летний период и в октябре 1977 г. В фитопланктоне Зауломского и Кишемского озер было сходное содержание хлорофилла „a“ - от 4-7 до 14-17 мкг/л с наибольшими величинами в мае, августе и сентябре 1977 г. В Благовещенском озере количество хлорофилла „a“ составляло 7-9 мкг/л в 1976 г. и 5-24 мкг/л в 1977 г. И наконец, в Вазеринском озере концентрации пигмента в течение обоих сезонов изменялись незначительно (от 6 до 12 мкг/л).

Хлорофилл „a“ является хорошим показателем степени развития фитопланктона, но наблюдения, выполненные с большими интервалами, не дают возможности подробно рассматривать сезонную ди-

¹ Автор пользуется случаем, чтобы выразить искреннюю благодарность Г.А. Воробьеву за любезно представленные схемы озер в изобатах, построенные по данным съемок июля-августа 1969 г.

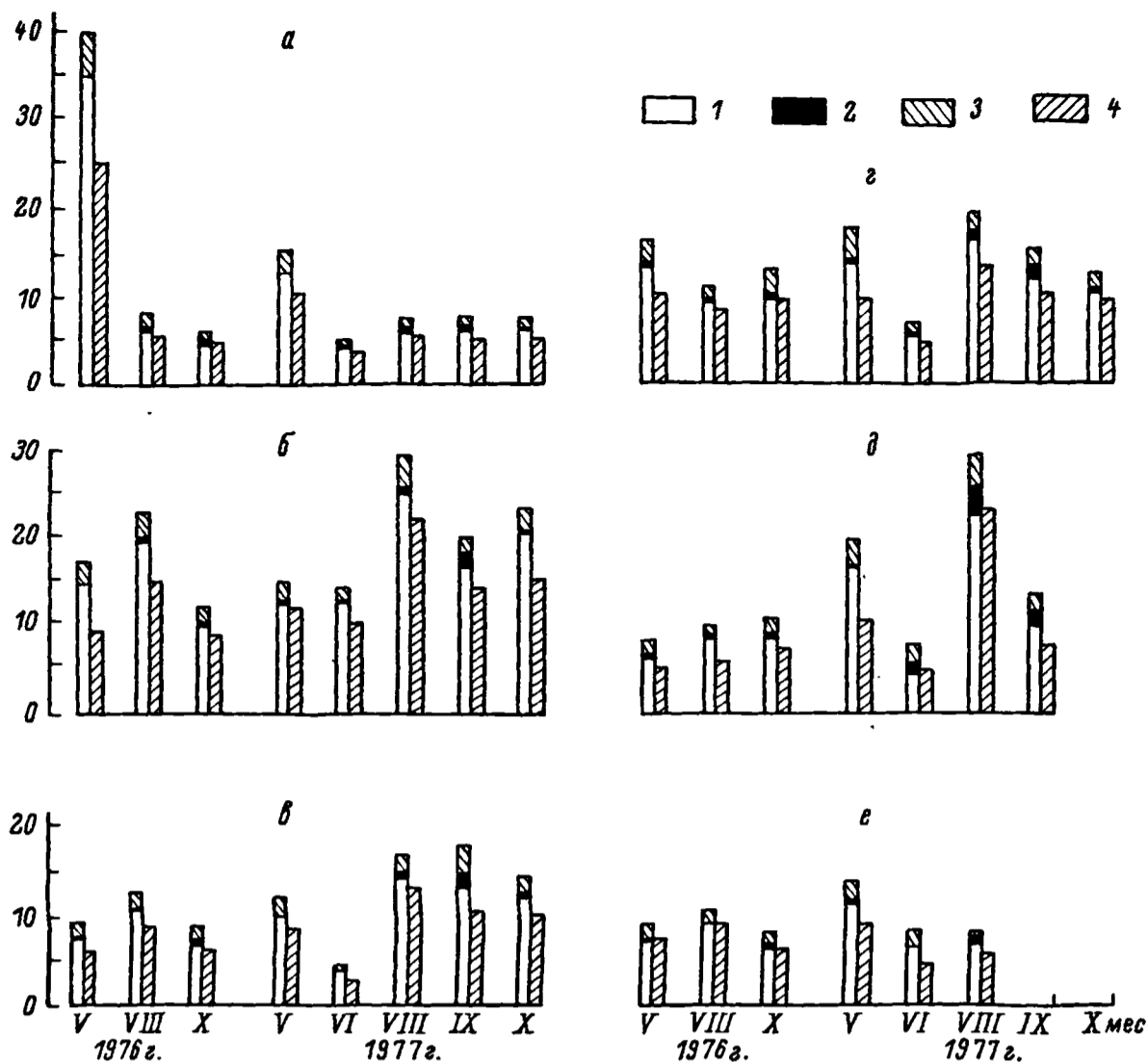


Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне озер.

а - оз. Сиверское; б - оз. Покровское; в - оз. Зауломское; г - оз. Кишемское; д - оз. Благовещенское; е - оз. Вазеринское. 1-3 - хлорофиллы „а“, „б“, „с“, мкг/л; 4 - растительные каротиноиды, мк СПУ/л.

намику последнего. Все же в развитии планктонных водорослей озер можно проследить весенний („диатомовый“) максимум и июньский спад, который связывают с сезонной сменой сообществ. По мере преобладания летних форм в августе отмечалось новое нарастание концентраций хлорофилла; в Сиверском и Вазеринском озерах они ниже, чем весной. Осеннее содержание пигмента незначительно отличалось от летнего, за исключением озер Покровского и Благовещенского, где в 1976 и 1977 гг. наблюдалось его снижение. Во всех озерах, кроме Сиверского, общий уровень содержания хлорофилла в 1977 г. был выше, чем в более холодном 1976 г.

Средние за безледный период 1977 г. концентрации хлорофилла „а“ изменялись в широких пределах при крайних значениях в оз. Сиверском (6 мкг/л) и в оз. Покровском (16.2 мкг/л).

Т а б л и ц а 1

Содержание пигментов в зимнем фитопланктоне

Озеро	Хлорофилл, мкг/л			Феопигменты, мкг/л	Каротиноиды, мкг SPU/л
	„ a “	„ b “	„ c “		
Сиверское	0.7	0.3	0.5	-	1.3
Покровское	1.0	0.1	0.3	0.9	1.6
Вазеринское	1.4	0.2	1.1	0.8	2.9
Благовещенское	0.3	0.2	0.2	0.2	1.0

Содержание дополнительных хлорофиллов в фитопланктоне северодвинских озер изменялось от 0 до 1.4 мкг/л для хлорофилла „ b “ и 0.6–6.7 мкг/л для хлорофилла „ c “ (рис. 2). Отношение концентраций хлорофиллов „ b “ и „ a “ в редких случаях превышало 0.1 и в 1977 г. несколько возросло в августе–сентябре, когда в общей биомассе фитопланктона обычно увеличивается доля зеленых и эвгленовых водорослей, содержащих хлорофилл „ b “. Отношение концентраций хлорофиллов „ c “ и „ a “ несколько выше, оно составило 0.1–0.5 и мало менялось в течение сезона, что, очевидно, связано с постоянным преобладанием в фитопланктоне озер водорослей, имеющих хлорофилл „ c “.

Концентрация растительных каротиноидов (C_k) соизмерима с концентрацией хлорофилла „ a “ ($C_{хл}$) (рис. 2). Их отношение за редким исключением ниже 1 и составляет 0.7–0.9. Во всех озерах наблюдались более низкие величины отношений $C_k/C_{хл}$ весной при бурном развитии диатомей и некоторое увеличение их в летнее время. При резком похолодании в октябре 1976 г. повсеместно получены наибольшие величины $C_k/C_{хл}$, что может быть признаком ухудшения состояния растительного планктона. Средние во всех озерах значения $C_k/C_{хл}$ (0.8–0.9) не отличались от таковых, полученных для ряда других водоемов умеренной зоны (оз. Белое [10], Иваньковское и Рыбинское водохранилища [4]).

Относительное содержание продуктов распада хлорофилла, феопигментов, варьировало от следовых концентраций до 40–50% от суммы с хлорофиллом „ a “. Величины такого порядка, как правило, присущи фитопланктону большинства пресных водоемов.

Зимний фитопланктон характеризовался низким содержанием хлорофилла, основную долю которого составляли его феопроизводные, и повышенными концентрациями каротиноидов, видимо, вследствие неблагоприятных условий существования (табл. 1).

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона, измеренная в максимуме вертикального профиля, в северодвинских озерах изменялась в значительных пределах (рис. 3). Наибольшие величины отмечены весной (0.6–4.4 мг O_2 /(л·сут)) и летом (0.8–3.0), наименьшие (0.1–0.6 мг O_2 /(л·сут)) – осенью.

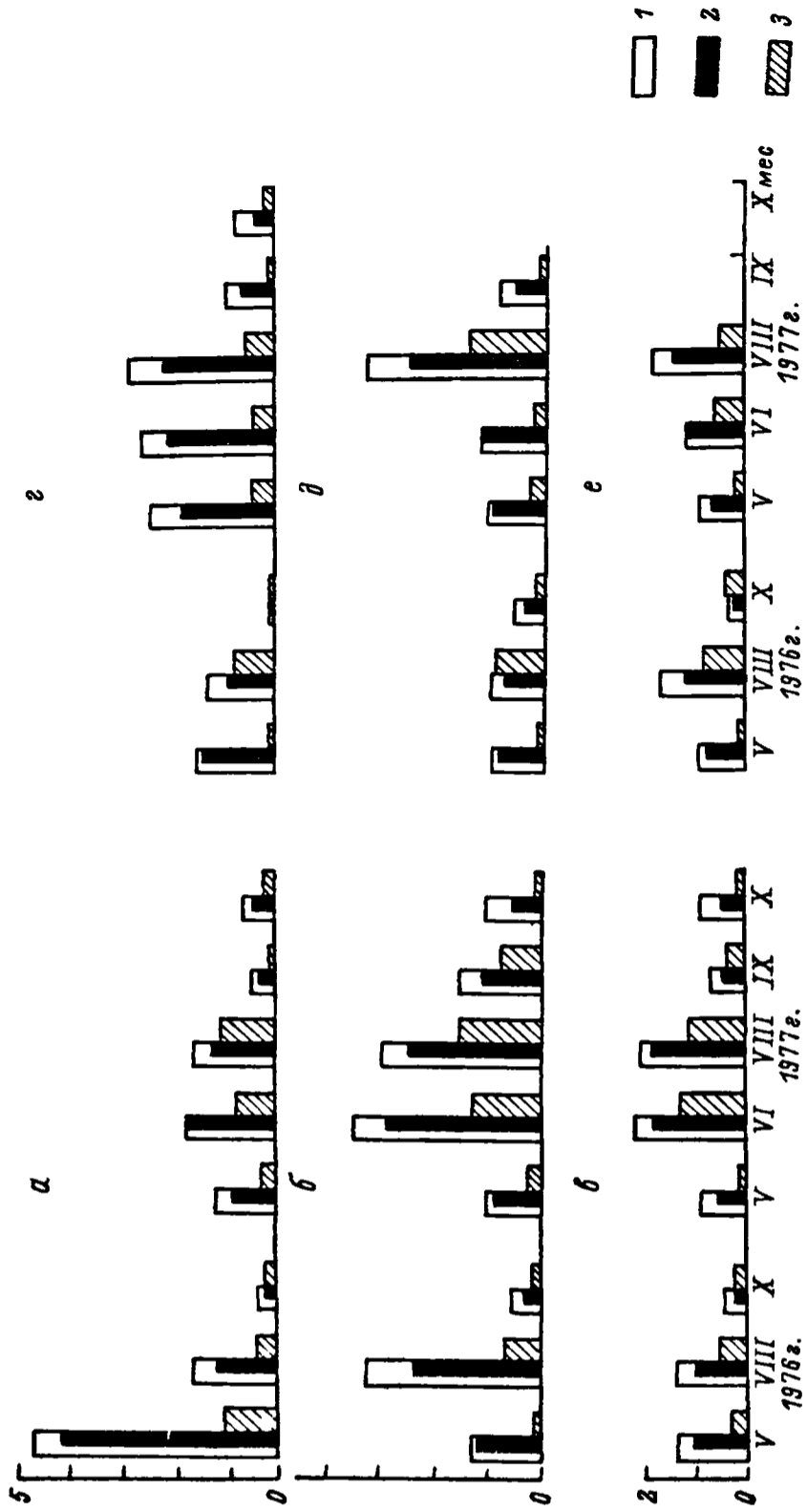


Рис. 3. Интенсивность фотосинтеза и деструкции в северодвинских озерах, мг O₂/(л·сут).

1 - интенсивность фотосинтеза, рассчитанная для области светового насыщения; 2 - интенсивность фотосинтеза, измеренная в максимуме вертикального профиля; 3 - интенсивность деструкции. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

В каждом озере весной для этих 2 лет наблюдений получены близкие значения. Только в Сиверском озере в мае 1976 г. отмечался повышенный фотосинтез, связанный с обильным развитием диатомовых водорослей.

Летом более высокая интенсивность фотосинтеза наблюдалась в Покровском, Кишемском и Благовещенском озерах, фитопланктон которых характеризуется наибольшим содержанием хлорофилла. Во всех озерах интенсивность фотосинтеза летом 1977 г. выше, чем в 1976 г. Фотосинтез, полученный для области светового насыщения [11] и используемый в расчетах первичной продукции под квадратным метром [9], на 15–28% превосходит измеренный.

Деструкция органического вещества в воде за редким исключением была ниже первичной продукции. Она составляла 0,1–0,3 мг O_2 /(л·сут) весной и осенью, при низких температурах воды, и 0,4–1,7 мг O_2 /(л·сут) летом, при температуре воды 20–25 °С.

Для величин первичной продукции и деструкции под 1 м² водной поверхности получена несколько иная закономерность (рис. 4). Сезонные изменения этих показателей аналогичны приведенным выше (рис.3): наибольшие значения продукции в каждом озере отмечались весной и летом, наименьшие осенью, а высокая деструкция была приурочена к теплому времени года. Размах колебаний первичной продукции по озерам составил 0,4–2,4 г O_2 /(м²·сут) весной, 0,5–3,5 летом и 0,02–0,8 г O_2 /(м²·сут) – осенью. Интенсивность деструкции изменялась от 0,03 до 2,8 г O_2 /(м²·сут) весной и осенью, 0,6–13,4 г O_2 /(м²·сут) – летом. Максимальные величины продукции фотосинтеза и деструкции соответственно 8,3 и 11,6 г O_2 /(м²·сут) наблюдались в мае 1976 г. в Сиверском озере в связи с упомянутой выше вспышкой развития диатомовых водорослей. Средняя за вегетационный сезон 1977 г. продукция фотосинтеза приведена в табл. 2.

Высокая величина продукции в Сиверском озере, видимо, обусловлена высокой прозрачностью воды и соответственно большой глубиной эвфотной зоны (см. табл. 4). Среднегодовая величина первичной продукции фитопланктона Вазеринского и Кишемского озера близка к первичной продукции в Белом озере [10], а в озерах Покровском и Благовещенском сравнима с таковой в Кубенском [14]. Сопоставление интегральных величин первичной продукции и деструкции показывает, что в глубоком Сиверском озере, где эвфотная зона занимает в среднем около 40% общего объема воды, постоянно преобладают деструкционные процессы. В остальных озерах с объемом эвфотной зоны более 50% всей водной толщи первичная продукция выше, чем деструкция, весной при высокой интенсивности солнечной радиации и обеспеченности минеральным питанием. Летом и осенью наблюдается обратное явление. Только в Кишемском озере в 1977 г. отношение продукции и деструкции постоянно свидетельствует о преобладании процессов новообразования органического вещества (табл. 2). Однако следует отметить, что интенсивность деструкции в Сиверском озере при расчете на всю толщу воды может быть завышенной. Это связано с образованием в озере

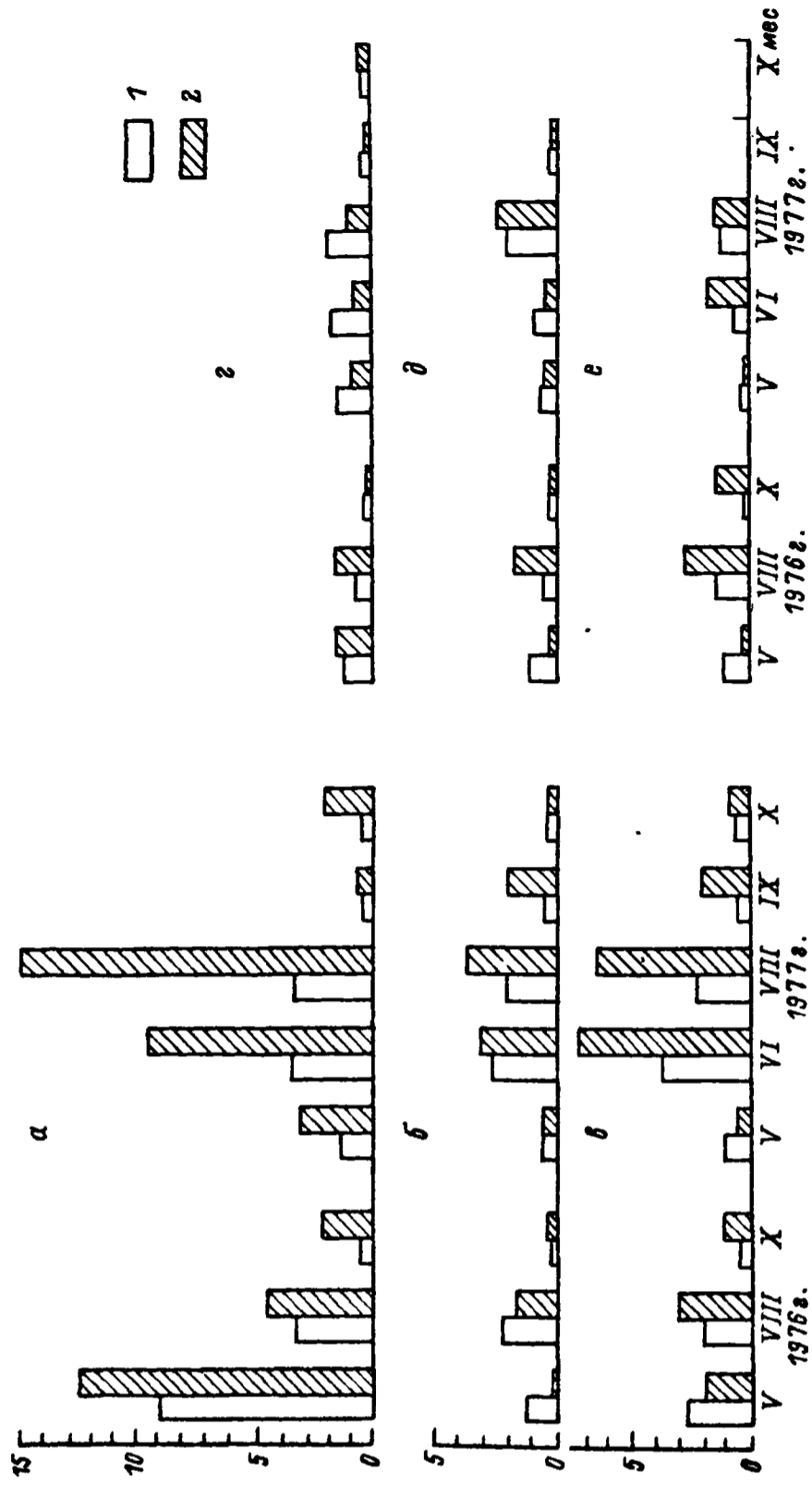


Рис. 4. Величины суммарной продукции и деструкции в водной толще озер, г $O_2/(m^2 \cdot \text{сут})$.
1 - продукция; 2 - деструкция. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Т а б л и ц а 2

Средние за 1977 г. величины первичной продукции и деструкции, г $O_2/(m^2 \cdot сут)$

Озеро	Продукция*	Деструкция*	Доля эвфотной зоны от общего объема озер, %.
Сиверское	1.52	4.91	40
Покровское	1.02	1.67	79
Зауломское	1.36	2.74	64
Кишемское	0.8	0.46	63
Вазеринское	0.79	1.37	52
Благовещенское	1.14	1.1	89

* Приводятся средневзвешенные величины для Вазеринского озера за период наблюдения с 26 мая по 8 августа, для остальных озер за безледный период с 28 апреля по 28 ноября.

устойчивой температурной стратификации и дефицита кислорода в его придонных слоях. Ориентировочный расчет деструкции для эпи- и металимниона в июне-сентябре показал, что ее величины в отдельные сроки и в целом за сезон получаются в 2-3 раза ниже, чем для столба воды от поверхности до дна.

В северодвинских озерах отмечена высокая эффективность утилизации солнечной энергии фитопланктоном в процессе фотосинтеза (табл. 3). Наибольшие ее величины наблюдались весной и летом, осенью эффективность утилизации снижалась и особенно резко при похолодании (октябрь 1976 г.). Значения, полученные для фитопланктона Кишемского, Вазеринского и Благовещенского озер, того же порядка, что для оз. Кубенского [14], но больше, чем для оз. Белого [10]. Эффективность утилизации солнечной радиации в Сиверском, Зауломском и Покровском озерах значительно выше, чем в вышеперечисленных озерах, и приближается к таковой в евтрофном Ивановском водохранилище [8].

Суточные ассимиляционные числа (САЧ) изменялись в широких пределах (табл. 4). В целом для водоемов этого региона намечается тенденция к возрастанию величин САЧ по мере снижения уровня трофии, оцениваемого по хлорофиллу „*a*“ (табл. 4). Коэффициент корреляции между среднесезонным содержанием хлорофилла и САЧ составляет -0.8. Имеющиеся в литературе сведения по этому вопросу разноречивы [5]. Подобные результаты получены И.С. Трифоновой для озер Карельского перешейка [15].

Т а б л и ц а 3

Эффективность утилизации солнечной энергии фитопланктоном озер,
% от интегральной по спектру падающей радиации

Озеро	1976 г.			1977 г.				
	май	август	октябрь	май	июнь	август	сен- тябрь	октябрь
Сиверское	0.54	0.4	0.9	0.31	0.34	0.34	0.12	0.22
Покровское	0.09	0.3	0.06	0.13	0.27	0.2	0.18	0.15
Зауломское	0.15	0.25	0.08	0.22	0.37	0.22	0.18	0.36
Кишемское	0.07	0.08	0.004	0.16	0.16	0.19	0.08	0.08
Вазеринское	0.06	0.17	0.02	0.08	0.07	0.14	-	-
Благовешенское	0.06	0.07	0.05	0.08	0.11	0.23	0.1	-

Т а б л и ц а 4

Суточные ассимиляционные числа в водоемах с различным содержанием хлорофилла

Водоем	Хлоро- филл " α ", мкг/л	САЧ, мг O ₂ /мкг хлорофилла		Год	Литера- турный источник
		предел колебаний	среднее		
Оз. Сиверское	6.0	0.05-0.42	0.14	1977	Наши дан- ные
Оз. Вазеринское	7.7	0.06-0.20	0.15	1977	"
Оз. Зауломское	9.7	0.03-0.44	0.14	1977	"
Оз. Кишемское	10.6	0.01-0.35	0.14	1977	"
Оз. Благовешенское	14.6	0.04-0.26	0.12	1977	"
Оз. Покровское	16.2	0.03-0.23	0.10	1977	"
Шекснинское водохра- нилище:					
Оз. Белое	4.8	0.02-0.90	0.26	1977	[10]
Речная часть	6.0	0.04-0.35	0.15	1977	[7]
Оз. Кубенское	4.2	0.04-0.39	0.16	1973	[14]

Ассимиляционные числа фитопланктона северодвинских озер, как и других близлежащих водоемов [7, 10, 14, 15], характеризуются сезонной изменчивостью. Более высокие величины САЧ отмечены весной (0.05-0.16 мг O₂/мкг хлорофилла) и в середине лета (0.09-0.22 мг O₂/мкг хлорофилла). Температура воды в это время года изменялась от 10 до 20 °С, а суммарная солнечная радиация, падающая на поверхность водоема, была достаточно высокой - 10.9-22.4 МДж/(м²·сут). Максимальная ассимиляционная активность (0.18-0.44 мг O₂/мкг хлорофилла в сутки) наблюдалась в июне 1977 г. на фоне снижения его концентрации. Самые

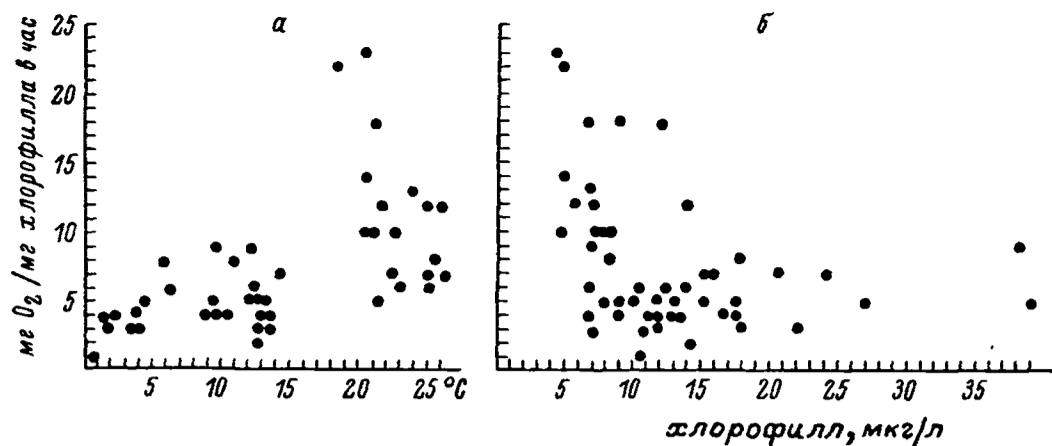


Рис. 5. Зависимость ассимиляционных чисел от температуры воды (а) и плотности популяции водорослей (б).

низкие САЧ (0,01–0,06 мг O_2 /мкг хлорофилла) получены осенью при температурах от 1 до 12 °С и облученности 3,3–4 МДж/(м²·сут). Сезонные изменения АЧ обусловлены воздействием на фотосинтетическую активность водорослей факторов внешней среды, в частности температуры воды и плотности фитопланктона [3, 5]. Для выявления такого рода связей используют величины часовых АЧ, свободных от влияния продолжительности светового дня. Ассимиляционные числа фитопланктона исследованных озер зависят от температуры воды и от плотности популяции водорослей, оцениваемой по содержанию хлорофилла. Так, величины АЧ возрастают в диапазоне температур 1–25 °С приблизительно вдвое на каждые 10° (рис. 5, а). Эта зависимость прослеживается в течение всех сезонов. С увеличением концентрации хлорофилла от 4 до 39 мкг/л АЧ уменьшаются от 22–23 до 5–10 мг O_2 /мг хлорофилла в час (рис. 5, б). Последнее объясняется истощением биогенных элементов при высокой плотности водорослей [5].

Полученные показатели продуктивности фитопланктона позволяют дать характеристику трофического уровня северодвинских озер (табл. 5). Величины фотосинтеза и первичной продукции типичны для мезотрофных и слабо евтрофных водоемов умеренной зоны [15]. Однако продукция фотосинтеза определяется не только степенью развития фитопланктона, а зависит еще от световых условий, и, в конечном итоге, от мощности трофогенного слоя, ограничиваемого глубиной эвфотной зоны. Это хорошо видно на примере Сиверского озера. Эффективность утилизации солнечной энергии также связана с глубиной эвфотной зоны. Эффективность утилизации и ассимиляционные числа фитопланктона водоемов умеренной зоны меняются в широком диапазоне. Более показательным для определения трофического статуса, по-видимому, является хлорофилл. По существующим градациям водоемы с содержанием пигмента от 1–3 до 10–15 мкг/л считаются мезотрофными, с величинами более 10–15 мкг/л – евтрофными [2, 17]. Исходя из этих представлений, озера Северо-Двинской системы можно отнести к различным трофическим типам: Сиверское и Вазеринское к мезотрофным

Т а б л и ц а 5

Показатели продуктивности фитопланктона северодвинских озер

Озеро	Концентрация хлорофилла, мкг/л		Продукция		Максимальная эффективность утилизации солнечной энергии, %	Средняя глубина эвфотной зоны, м
	максимальная	средняя за 1977г.	максимальная, мг O ₂ / (л·сут)	средняя за 1977г. г O ₂ / (м ² ·сут)		
Сиверское	38.5	6	4.4	1.52	0.54	4.8±0.2
Покровское	26.8	16.2	3.1	1.02	0.3	2.7±0.2
Зауломское	14.6	9.7	1.9	1.36	0.37	3.2±0.3
Кишемское	17.6	10.6	2.3	0.8	0.19	1.9±0.1
Вазеринское	11.9	7.7	1.4	0.79	0.17	1.4±0.2
Благовещенское	24	14.6	2.7	1.14	0.23	2.4±0.2

с нижним уровнем трофии, Зауломское и Кишемское к мезотрофным с чертами евтрофии, Благовещенское и Покровское к евтрофным.

Л и т е р а т у р а

1. Богословский Б.Б. Морфология и морфометрия озер и водохранилищ. Л., 1977. 32 с.
2. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 330 с.
3. Ведерников В.И. Влияние факторов среды на величины ассимиляционного числа в природной популяции морского фитопланктона. - В кн.: Экология и биогеография планктона. М., 1976, с. 106-129.
4. Елизарова В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне водоемов разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 24 с.
5. Ковалевская Р.З. Ассимиляционные числа пересноводного планктона. - В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 218-223.
6. Минеева Н.М. Содержание хлорофилла в водоемах Волго-Балтийской и Северо-Двинской систем. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979, № 41, с. 31-35.
7. Минеева Н.М. Содержание пигментов и первичная продукция фитопланктона речной части Шекснинского водохранилища. - В кн.: Экологическое исследование водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 77-89.
8. Пырина И.Л. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона Волжских водохранилищ. - В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967, с. 34-42.

9. Пырина И.Л. Определение первичной продукции фитопланктона по максимальному фотосинтезу, суммарной солнечной радиации и прозрачности воды. - Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 6, с. 109-113.
10. Пырина И.Л., Минеева Н.М., Корнева Л.Г., Летанская Г.И. Фитопланктон и его продукция в Белом озере. - В кн.: Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л., 1981. Ч. II. Гидробиология и донные отложения Белого озера, с. 15-64.
11. Пырина И.Л., Рутковская В.А. Зависимость интенсивности фотосинтеза волжского фитопланктона от проникающей в воду суммарной солнечной радиации. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 48-60.
12. Пырина И.Л., Сигарева Л.Е., Минеева Н.М., Башкатова Е.Л. Некоторые показатели продуктивности фитопланктона Шекснинского водохранилища и примыкающих озер. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Вологодской области, их охрана и рациональное использование. Вологда, 1978, с. 20-21.
13. Романенко В.И. Краткая микробиологическая характеристика реки Шексны и Северо-Двинского канала. - В кн.: Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959, № 5, с. 9-11.
14. Сенатская Н.Ю. Фитопланктон и первичная продукция оз. Кубенского. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. II. Гидрохимия, донные отложения и растительные сообщества, с. 107-128.
15. Трифонова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979. 68 с.
16. Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants algae and natural phytoplankton. - Biochem. Physiol. Pflanzen, 1975, Bd 167, N 2, S. 191-194.
17. Likens G.E. Primary Production of Aquatic Ecosystems. - In: Primary Productivity of the Biosphere. Berlin; Heidelberg; New York, 1975, p. 185-202.
18. Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. - Limnol., Oceanogr., 1967, vol. 12, N 2, p. 343-346.
19. Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. - J. Mar. Res., 1963, vol. 21, N 3, p. 155-163.
20. SCOR-UNESCO working group 17. Determination of photosynthetic pigments in sea water. - In: Monographs on oceanographic methodology. Paris, 1966, p. 9-18.

СОСТАВ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОПЛАНКТОНА
В ВОДОЕМАХ С ВЫСОКОЙ МУТНОСТЬЮ

Вытегорское и Новинкинское водохранилища и р. Ковжа, входящие в состав водораздельного участка Волго-Балтийского пути, характеризуются чрезвычайно высокой мутностью и низкой прозрачностью (табл. 1) воды. Это обуславливается непрерывным поступлением взвесей ($200-500 \text{ г/м}^3$) в толщу воды при взмучивании глинистых донных отложений в результате интенсивного судоходства и работы шлюзов [8]. Названные водоемы бедны планктоном [11]. По отношению к водорослям это связано с механическим повреждением клеток взвешенными частицами, недостатком света и неблагоприятным химизмом воды [4]. Литературные данные о фитопланктоне этих водоемов весьма скудны. Изучалась флора планктона устьевого участка р. Ковжи [2, 7], а в Новинкинском и Вытегорском водохранилищах выполнено лишь несколько определений хлорофилла [9].

В настоящей работе приводятся более подробные сведения о составе фитопланктона и его продуктивности.

Новинкинское и Вытегорское водохранилища имеют площади соответственно 2.5 и 20 км^2 , глубины $8-10$ м, коэффициент водообмена 115 и 85 [8]. В устье р. Ковжи, которая сейчас представляет собой участок водораздельного канала [1], глубина составляет $8-9$ м, выше, около с. Анненский Мост, 5 м.

Т а б л и ц а 1

Прозрачность воды (см) в исследованных водоемах

Станция	1976 г.			1977 г.
	май	июль	октябрь	май
Устье р. Ковжи	45	20	15	40
Р. Ковжа у с. Анненский Мост	10	3	7	3
Новинкинское водохранилище	25	12	5	8
Вытегорское водохранилище	50	40	15	45

Станция	1976 г.						1977 г.	
	май		июль		октябрь		май	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Устье р. Ковжи	73	0.06	181	0.15	98	0.52	133	0.19
Р. Ковжа у с. Анненский Мост	186	1.22	4	0.01	0	0	9	0.04
Новинкинское водохранилище	12	0.06	9	0.008	0	0	0	0
Вытегорское водохранилище	420	0.36	368	0.24	28	0.02	222	0.47

Материал собирали в мае, июле, октябре 1976 г. и в мае 1977 г. Пробы фитопланктона отбирали из верхнего 2-метрового слоя воды. Анализ пигментов выполняли по стандартной спектрофотометрической методике, их концентрации рассчитывали по соответствующим формулам [13-15].

Интенсивность фотосинтеза определяли кислородным методом [2, 10].

В фитопланктоне Вытегорского водохранилища зарегистрирован 61 вид, разновидность и форма водорослей. В период наших наблюдений господствовали диатомовые водоросли. Весной (май) в фитопланктоне доминировала *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müll. - 43-77 тыс.кл./л. В это время диатомовый планктон был наиболее богат за счет присутствовавших бентосных видов из рода *Nitzschia*. В 1976 г. главному весеннему доминанту не уступал *Stephanodiscus perforatus* Gencal et Kuzmin, а в 1977 г. *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz., достигавшие численности 70 тыс.кл./л. Летом основной фон фитопланктона составляла *Asterionella formosa* Hass. - 85 тыс.кл./л, продолжала встречаться и *Melosira italica* subsp. *subarctica* - 38 тыс.кл./л. Летний планктон характеризовался наиболее разнообразным составом зеленых водорослей с общей численностью 100 тыс.кл./л. Осенью чаще всего встречалась *M. italica* subsp. *subarctica*, число клеток которой в литре не превышало 10 тыс. Представители других отделов водорослей составляли незначительную часть от общего количества фитопланктона: золотистые встречались в весенне-летний период (13-16 тыс.кл./л), пирофитовые, эвгленовые и синезеленые в течение всего вегетационного сезона единичными экземплярами. Суммарная биомасса фитопланктона характеризовалась невысокими значениями (0.02-0.47 мг/л) и уменьшалась от весны к осени (табл. 2). Содержание хлорофилла в Вытегорском водохранилище колебалось от 2.1 до 5.4 мкг/л (табл. 3).

Численность и биомасса фитопланктона Новинкинского водохранилища были значительно ниже, чем в остальных (табл. 2). Весной в нем зарегистрировано только несколько видов диатомей, в основ-

Станция	Срок наблюдений	Хлорофилл "а", мкг/л	Каротиноиды, мк SPU/л	Феопигменты, мкг/л
Устье р. Ковжи	1976 г. май	8.0	4.0	-
	июль	12.3	8.0	11.4
	октябрь	2.2	3.1	1.1
	1977 г. май	3.6	2.8	0.7
Р. Ковжа у с. Анненский Мост	1976 г. май	15.8	19.2	-
	июль	6.0	9.9	4.9
	октябрь	9.5	15.1	10.3
	1977 г. май	6.8	8.4	3.0
Новинкинское водохранилище	1976 г. май	2.2	4.8	-
	июль	2.7	4.8	0.7
	октябрь	1.5	3.2	1.0
	1977 г. май	1.9	6.3	4.6
Вытегорское водохранилище	1976 г. май	4.4	4.6	-
	июль	3.1	2.4	0.6
	октябрь	2.1	3.9	2.8
	1977 г. май	5.4	5.1	-

Примечание. Прочерк означает, что данные отсутствуют.

ном бентосных форм. По частоте встречаемости выделялась *M. islandica* O. Müll. (6 тыс. кл./л). Летом попадались лишь отдельные клетки *Asterionella formosa*. Концентрация хлорофилла здесь не превышала 2 мкг/л (табл. 3).

На участке бывшего русла р. Ковжи, около с. Анненский Мост, значительные численность и биомасса водорослей отмечались только весной (табл. 2). Основную их долю составляли диатомовые, главным образом *Melosira islandica* (93 тыс. кл./л). Весеннее разнообразие видов, как и на предыдущих станциях, было обусловлено формами, не типичными для планктона. Летом, в период интенсивного судоходства, в планктоне изредка встречались отдельные виды диатомей, эвгленовых и зеленых водорослей, а осенью среди огромного количества взвеси попадались лишь единичные пустые створки диатомовых. Альгофлора устья р. Ковжи характеризуется более высоким видовым разнообразием. На протяжении вегетационного сезона численно и здесь преобладали диатомовые водоросли, преимущественно *M. italica* subsp. *subarctica*. Общая биомасса водорослей была здесь того же порядка, что и в русловом участке р. Ковжи весной (табл. 2). Но в канале, у с. Анненский Мост, такая величина биомассы достигалась за счет крупнопанцирных планктонных и бентосных форм, а в устье р. Ковжи в результате значительного разнообразия видов. Концентрация хлорофилла изменялась от 2 до 12 мкг/л в устье реки и от 8 до 19 мкг/л в канале (табл. 3).

Первичная продукция		Деструкция		Эффективность утилизации сол- нечной энергии, % от J_0
мг O_2 /(л·сут)	г O_2 /(м ² ·сут)	мг O_2 /(л·сут)	г O_2 /(м ² ·сут)	
0.50	0.47	0.28	2.52	0.02
1.60	0.58	0.10	0.87	0.05
0.19	0.05	0.28	2.24	0.01
0.12	0.07	0.30	1.50	0.006
0.30	0.07	0.26	1.04	0.004
0.20	0.01	1.02	3.06	0.001
0.20	0.01	0.10	0.50	0.007
0.03	0.003	0.20	1.0	0.001
0.31	0.17	0.59	5.90	0.009
0.38	0.21	0.09	0.76	0.02
-	-	-	-	-
0.03	0.002	0	0	0.001
0.60	0.60	0.36	3.60	0.04
0.31	0.27	0.30	2.85	0.02
0.17	0.10	0	0	0.06
0.57	0.19	0.15	1.28	0.06

Несмотря на малые биомассы водорослей, для большинства проб получены значительные концентрации хлорофилла, каротиноидов и феопигментов (табл. 3). Непомерно высокие отношения между хлорофиллом и биомассой, во много раз превышающие известные по литературным данным [6], заставляют предположить, что источником пигментов служат не только клетки водорослей, но и детрит. Известно, что хлорофилл и каротиноиды сохраняются в донных отложениях и могут поступать в толщу воды при постоянном взмучивании последних [5, 12]. Повышенное содержание каротиноидов и феопигментов может быть также следствием ухудшенного физиологического состояния клеток водорослей, обусловленного механическим воздействием взвешенных частиц.

Фотосинтез в исследованных водоемах протекал слабо, что связано главным образом с неблагоприятными условиями существования фитопланктона в мутной воде. Так, в Новинкинском водохранилище и в русловом участке р. Ковжи в условиях пониженной прозрачности максимальная интенсивность фотосинтеза у поверхности не превышала 0.2-0.4 мг O_2 /(л·сут), а в устье р. Ковжи и Вытегорском водохранилище 0.6-1.6 мг O_2 /(л·сут) (табл. 3). Рассчитанные величины первичной продукции под 1 м² составили всего 0.002-0.21 и 0.05-0.6 г O_2 /(м²·сут) соответственно (табл. 3). Такие низкие значения обусловлены небольшой глубиной эвфотической зоны (оцениваемой по проникновению 1% падающей суммарной солнечной радиации), которая, как показали расчеты [3], составила 0.5-1.4 м в Вытегорском водохранилище, 0.2-0.8 м в

Новинкинском, 0,1–0,3 м в р. Ковже, у с. Анненский Мост, и 0,5–1,3 м в устье реки. При такой малой мощности освещенного слоя и небольшой первичной продукции под 1 м² естественно постоянное преобладание в водной толще деструкционных процессов над продукционными (табл. 3). Высокие величины деструкции, полученные в настоящих исследованиях, согласуются с данными о повышенной численности бактерий на этом участке – 6–7 млн. кл./мл. [11], что втрое выше, чем в Белом озере [2], куда впадает р. Ковжа. Невысокие величины первичной продукции обуславливают малую эффективность утилизации солнечной энергии в процессе фотосинтеза (табл. 3).

Таким образом, повышенное содержание минеральных взвесей в исследованных водоемах Волго–Балтийского водного пути отрицательно сказывается на развитии фитопланктона, его состоянии и фотосинтезирующей деятельности. В Новинкинском водохранилище и бывшем русле р. Ковжи могут существовать только диатомовые водоросли, которые в достаточной степени развиваются лишь ранней весной при более высокой прозрачности воды. В дальнейшем, при усилении судоходства, фитопланктон на этих участках практически исчезает или находится в крайне угнетенном состоянии, о чем свидетельствуют чрезвычайно низкие показатели его продуктивности. Более благоприятными для существования фитопланктона являются воды Вытегорского водохранилища и устья р. Ковжи. Численность, биомасса водорослей и интенсивность максимального фотосинтеза в единице объема воды представляют собой здесь ощутимые величины, интегральная же продукция фотосинтеза под 1 м², ограниченная небольшой глубиной эвфотической зоны, ничтожно мала.

Л и т е р а т у р а

1. А н т р о п о г е н н о е влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л., 1981. Ч. I. Гидрология и гидрохимия озера Белого. 248 с.
2. А н т р о п о г е н н о е влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л., 1981. Ч. II. Гидробиология и донные отложения озера Белого. 254 с.
3. А р э Ф.Э., Толстяков Д.Н. О проникновении солнечной радиации в воду. – Метеорология и гидрология, 1969, № 6, с. 58–64.
4. Г у с е в а К.А. Мутность и цветность воды Рыбинского водохранилища как химические факторы в развитии фитопланктона. – В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966, с. 64–76.
5. Д а в ы д о в а Н.Н., Т р и ф о н о в а И.С. Диатомей планктона и донных отложений и содержание хлорофилла в осадках двух разнотипных озер Карельского перешейка как показатели процесса евтрофирования. – Ботан. журн., 1979, т. 64, № 8, с. 1174–1183.

6. Е л и з а р о в а В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 46-66.
7. К у з ь м и н Г.В. Фитопланктон Череповецкого водохранилища в первый год его наполнения. - В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966, с. 43-52.
8. К у р д и н В.П. Донные отложения Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982, № 55, с. 57-60.
9. М и н е е в а Н.М. Содержание хлорофилла "а" в водоемах Волго-Балтийской и Северо-Двинской систем. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979, № 41, с. 31-35.
10. П ы р и н а И.Л. Определение первичной продукции фитопланктона по максимальному фотосинтезу, суммарной солнечной радиации и прозрачности воды. - Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 6, с. 115-119.
11. Р и в ь е р И.К., К у р д и н В.П. О зоопланктоне некоторых мутных водоемов Волго-Балтийской системы. - В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 104-111.
12. L a e v a s t a T. The occurrence of pigments in marine sediments. - J. Mar. Res., 1958, vol. 17, p. 325-334.
13. L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. - Limnol., Oceanogr., 1967, vol. 12, N 12, p. 343-346.
14. P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoides. - J. Mar. Res., 1963, vol. 21, N 3, p. 155-163.
15. SCOR-UNESCO Working Group N 17. Determination of photosynthetic pigments. - In: Monographs on oceanographic methodology. Paris, 1966, p. 9-18.

ФИТОПЛАНКТОН СИВЕРСКОГО ОЗЕРА

Сиверское озеро, завершающее Северо-Двинскую водную систему, относится к разряду димиктических [15], глубоководных водоемов. Среди озер этой системы оно выделяется наименьшим содержанием органического вещества автохтонного происхождения, наибольшим количеством минеральных солей [3]. Незначительное колебание последнего в течение вегетационного сезона свидетельствует о низком водообмене [2]. Слабая перемешиваемость водной толщи и небольшая площадь озера (6 км²) способствуют установлению в летний период устойчивой температурной стратификации, которая оказывает влияние на распределение растительного и животного населения водоема, в частности на фитопланктон.

Литературные данные о фитопланктоне Сиверского озера [1, 6, 7, 9] не дают четкого представления о составе, сезонной динамике и особенностях вертикального распределения водорослей. Все эти вопросы стали предметом нашего исследования.

Материал был собран в мае, августе, октябре 1976 г. и в мае, июне, августе, сентябре и октябре 1977 г. на 2 станциях: у с. Шиликово (глубина 12-13 м) и в центре озера (25-28 м). Пробы отбирались метровым батометром системы Элгморка из поверхностного 2-метрового слоя воды и тотально, т.е. от поверхности до дна. Кроме того, в период гомотермии послойно - через каждые 2 м; во время стратификации из верхнего 2-метрового, ниже термоклина и придонного слоев воды. Сбор фитопланктона проводился также на суточной станции (в центре озера) в августе 1978 и 1981 гг. и в феврале 1980 г.

В и д о в о й с о с т а в ф и т о п л а н к т о н а и
с е з о н н а я д и н а м и к а е г о ч и с л е н н о с т и

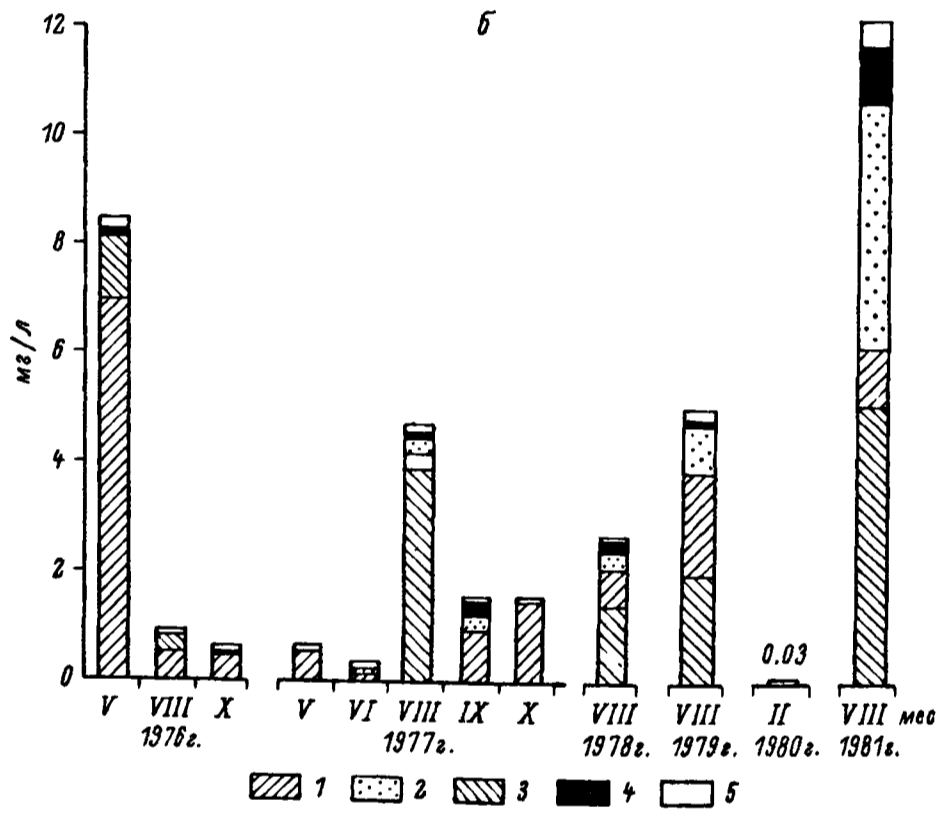
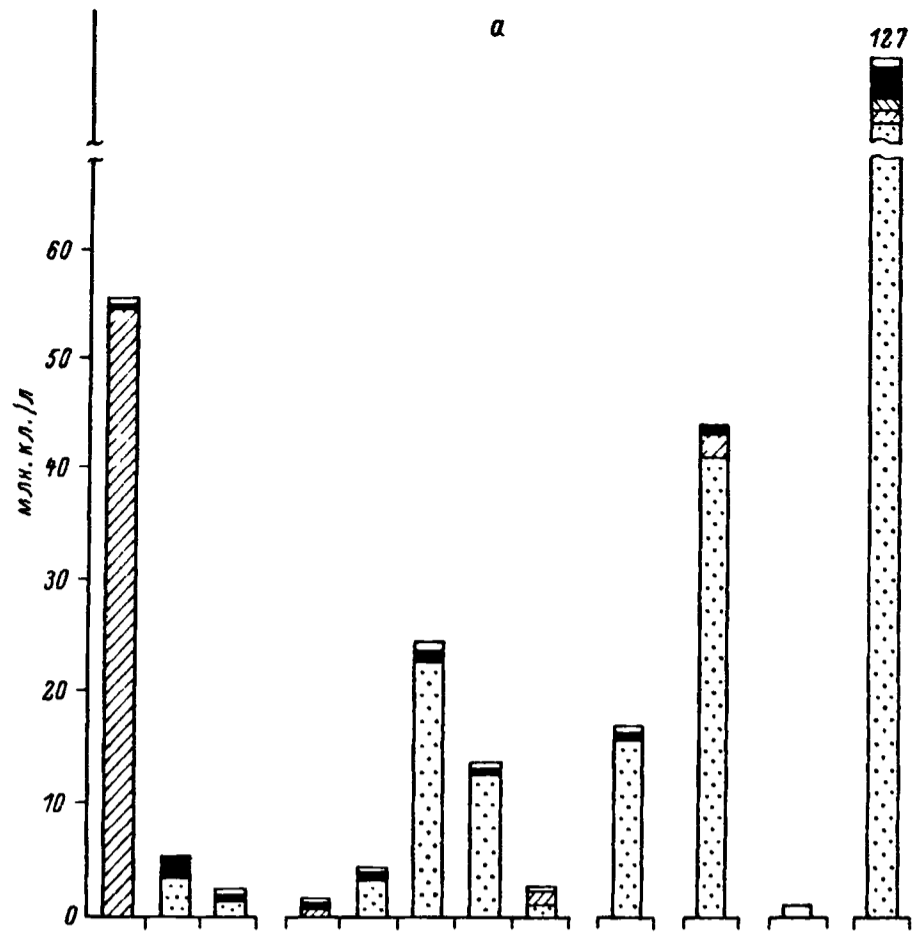
Альгофлора планктона Сиверского озера отличалась некоторым своеобразием по сравнению с фитопланктоном близлежащих Шекснинского [5] и Рыбинского [4] водохранилищ и Кубенского озера [10]. В составе фитопланктона было обнаружено 286 видов, разновидностей и форм водорослей (см. наст. книгу, с. 55-63), которые в систематическом отношении распределились следующим образом: Cyanophyta - 38, Chrysophyta - 17, Bacilla-

riophyta - 57, Xanthophyta - 3, Pyrrophyta - 18, Euglenophyta - 15, Chlorophyta - 138.

Из диатомовых на протяжении вегетационного сезона преобладали низкопанцирные центрические виды: *Stephanodiscus minutula* (Kütz.) Round (Syn.: *S. perforatus* Gencal et Kuzmin), *S. rotula* (Kütz.) Hendey (Syn.: *S. astraea* Grun.) [20], *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round (Syn.: *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust.) [21] и *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz.

Численность и биомасса видов рода *Melosira*, характерных для планктона сравниваемых водоемов, в Сиверском озере были малы. Известно, что развитию большинства пресноводных видов рода *Melosira* способствует повышенная степень подвижности воды [17]. Возможно, большие глубины и плохая перемешиваемость 20-метровой толщи озера препятствуют достижению значительной численности их популяции.

Высокий темп в развитии диатомовых наблюдался весной, при активной циркуляции воды, в основном за счет мелкоклеточного вида *Stephanodiscus minutula* (рис. 1, а). В мае 1976 г., почти сразу после вскрытия и очищения озера ото льда, при температуре воды 8 °С и освещенности 26,89 МДж/(м².сут) численность *S. minutula* достигала 54 млн.кл./л, что составляло 97% от общей численности и 76% от биомассы фитопланктона. В этот же период 1977 г. через 2 нед после вскрытия водоема при температуре воды около 10 °С и энергии солнечной радиации 8,34 МДж/(м².сут) численность этого вида колебалась от 0,6 до 1 млн.кл./л. Ему сопутствовала *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. (200-300 тыс.кл./л). Если придерживаться мнения о существовании десятиградусного температурного барьера в сезонной сукцессии диатомей [8], а также учитывать неблагоприятные условия светового режима весной 1977 г., можно предположить, что максимум *Stephanodiscus minutula*, вероятно, наблюдался раньше. В майском планктоне обычно в небольшом количестве присутствовали также *S. rotula* (150-160 тыс.кл./л), *Asterionella formosa* Hass. (20-40 тыс.кл./л), *Synedra acus* Kütz. (40-60 тыс.кл./л), *Cyclostephanos dubius* (60-130 тыс.кл./л) и отмечалось значительное разнообразие видов рода *Nitzschia*, численность каждого из которых не превышала 10 тыс.кл./л. В июне плотность популяции *Stephanodiscus minutula* уменьшилась до 120-150 тыс. кл./л, но он по-прежнему занимал ведущее положение среди остальных диатомовых. Далее шли *Cyclotella comta*, *Stephanodiscus rotula*, *Cyclostephanos dubius*, *Melosira islandica* O. Müll. и *M. ambigua* O. Müll. (10-30 тыс.кл./л). В августе, в период максимального прогрева воды, главным компонентом диатомового комплекса стали пеннатные - *Fragilaria crotonensis* Kitt. (до 1,4 млн.кл./л) и *Asterionella formosa* (0,6 млн.кл./л). В планктоне продолжали присутствовать и центрические виды. Среди них выделялись *Melo-*



sira ambigua (200-300 тыс.кл./л) и *Cyclostephanos dubius* (150 тыс.кл./л). Численность других водорослей не превышала нескольких десятков тысяч клеток на литр. Осенью доминирующий состав диатомовых практически не менялся. Вытесняло лишь соотношение составляющих его видов. Так, в сентябре 1977 г. заметно снизилась доля пенистых и возросла роль центрических: *Cyclotella comta*, *Cyclostephanos dubius* (100 тыс.кл./л). Последний вид в ощутимом количестве встречался в планктоне и в октябре 1976 г. (200 тыс.кл./л). В 1977 г. в это же время значительно увеличилось участие летних пенистых диатомей - *Asterionella formosa* (300 тыс.кл./л) и *Fragilaria crotonensis* (400 тыс.кл./л).

Наблюдалось значительное видовое разнообразие синезеленых водорослей, не уступающее диатомовым. Среди них наряду с общеизвестными доминантами фитопланктона близлежащих водоемов (*Aphanothese clathrata* f. *brevis* (Bachm.) Elenk., *Oscillatoria agardhii* Gom., *Gomphosphaeria lacustris* Chod.) массового развития достигали *Lyngbya limnetica* Lemm., *Pseudanabaena galeata* Böcher, *Aphanizomenon flos-aquae* f. *klebahnii* Elenk. и *A. issatschenkoi* (Ussaczew) Pr.-Lavr. Идентификация видов рода *Aphanizomenon* по отдельным фрагментам нитей была затруднена, поэтому подсчет клеток каждого из них не производился и в дальнейшем речь будет идти о численности 2 видов этого рода.

В небольшом количестве синезеленые встречались уже в мае. Среди них в 1976 г. выделялись *Lyngbya limnetica* (200 тыс.кл./л) и *Oscillatoria agardhii* (300 тыс.кл./л), а в 1977 г. *Gomphosphaeria lacustris* (170 тыс.кл./л). В июне видовое разнообразие и общая численность синезеленых увеличились (рис. 1). Фитопланктон обогащался за счет *Pseudanabaena galeata*, видов родов *Aphanizomenon* и *Anabaena* - *A. hassalii* (Kütz.) Wittr., *A. lemmermannii* P. Richt., *A. scheremetievi* Elenk. В значительном количестве (до 2 млн.кл./л) встречался один из основных доминантов летнего планктона - *Aphanothese clathrata* f. *brevis*. Максимум синезеленых наблюдался в августе. Наибольшей численности достигали *A. clathrata* f. *brevis* (в 1979 г. 20 млн.кл./л) и *Lyngbya limnetica* (в 1981 г. до 30 млн.кл./л). Значительную долю в фитопланктоне составляли также *Pseudanabaena galeata*, *Oscillatoria agardhii*, *Gomphosphaeria lacustris* и виды рода *Aphanizomenon*. Соотношение их численности в

Рис. 1. Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) фитопланктона оз. Сиверского в слое 0-2 м.

1 - диатомовые; 2 - синезеленые; 3 - пиррофитовые; 4 - зеленые; 5 - прочие.

разные годы менялось. Наиболее жарким летом 1981 г. плотность популяции *Pseudanabaena galeata* достигала 18 млн.кл./л, у остальных видов соответственно – 8, 9 и 6 млн.кл./л. Синезеленые в это время составляли почти 50% биомассы фитопланктона (рис. 1, б). В августовском планктоне в небольшом количестве также постоянно присутствовали виды родов *Anabaena*, *Gloeocapsa*, *Oscillatoria*, *Coelosphaerium* и *Microcystis*. В сентябре наблюдался спад вегетации синезеленых, но они по-прежнему продолжали численно превосходить другие группы водорослей, сохраняя значительное видовое разнообразие. Однако соотношение массовых видов менялось, и на первое место выдвинулась *Pseudanabaena galeata* (9 млн.кл./л). В октябре численность доминантов летнего фитопланктона *Aphanothese clathrata* f. *brevis* и *Lyngbya limnetica* не превышала 800 тыс.кл./л, у остальных видов – 50–100 тыс.кл./л.

Пирофитовые наибольшим видовым разнообразием характеризовались весной и летом в равной мере за счет криптононад и динофлагеллят. Их максимальная численность наблюдалась летом, когда они составляли основную долю суммарной биомассы фитопланктона (рис. 1, б). Численность постоянного представителя августовского планктона *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Bergh. достигала 80 тыс.кл./л. В остальные сроки наблюдения количество пирофитовых не превышало 10–16 тыс.кл./л.

Зеленые, будучи самой насыщенной группой в флористическом отношении, были представлены в основном хлорококковыми водорослями (см. наст. кн.: с. 60–63). Из них наиболее обычны для фитопланктона озера *Sphaerocystis planctonica* (Kors.) Bour., *Oocystis lacustris* Chod., *Ankyra ocellata* (Kors.) Fott, *Chodatella ciliata* (Lagh.) Lemm., *S. citriformis* Snow и виды рода *Scenedesmus* – *S. quadricauda* (Turp.) Breb., *S. spinosus* Chod. Зеленые водоросли начинают встречаться весной, а наибольшая их численность, в частности *Sphaerocystis planctonica* и *Oocystis lacustris* (800 и 300 тыс.кл./л соответственно), наблюдается летом. Представители конъюгат из-за своей малочисленности не играли существенной роли. Только летом 1981 г. отмечалось значительное развитие *Mougeotia elegantula* Wittrack (800 тыс.кл./л).

Золотистые в небольшом количестве встречались в планктоне в течение всего вегетационного сезона с максимальной численностью весной и летом (40–80 тыс.кл./л). Наиболее типичны для озера *Dinobryon divergens* Imh., *D. sociale* Ehr. (до 30 тыс.кл./л), виды рода *Mallomonas* (70 тыс.кл./л) и *Kephyrion bodeale* Skuja (20 тыс.кл./л).

Желтозеленые в планктоне озера представлены всего 3 видами (см. наст. кн.: с. 59), которые встречались эпизодически и в незначительном количестве (до 80 тыс.кл./л).

Сезонная периодичность
вертикального распределения
фитопланктона

В гидрологическом режиме Сиверского озера хорошо выражены все фазы термического годового цикла. Весной, в условиях гомотермии и активного перемешивания водных масс, фитопланктон, состоявший преимущественно из диатомей (*Stephanodiscus minutula* или *S. minutula* и *Diatoma elongatum*), равномерно распределялся по всей толще воды (рис. 2).

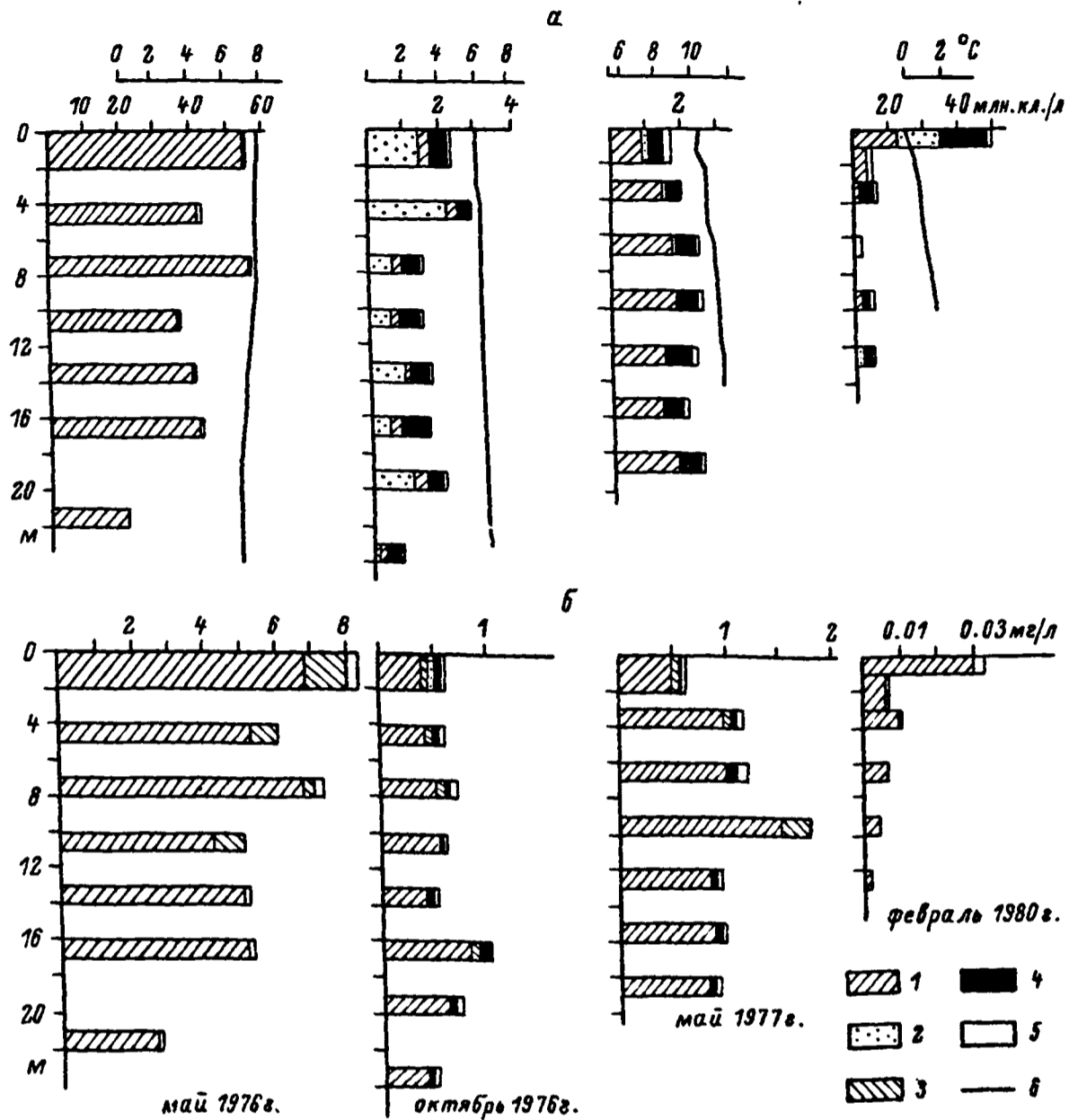
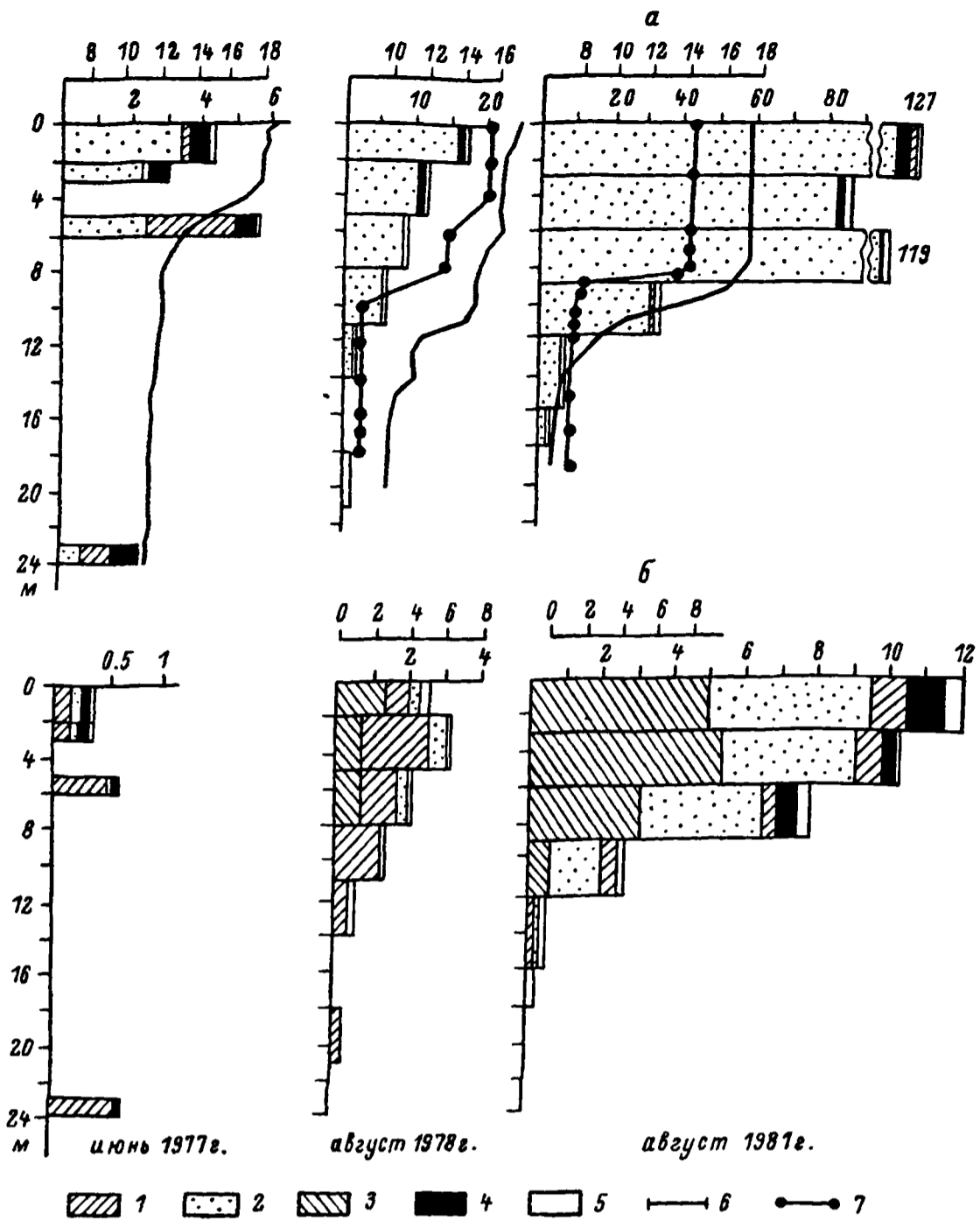
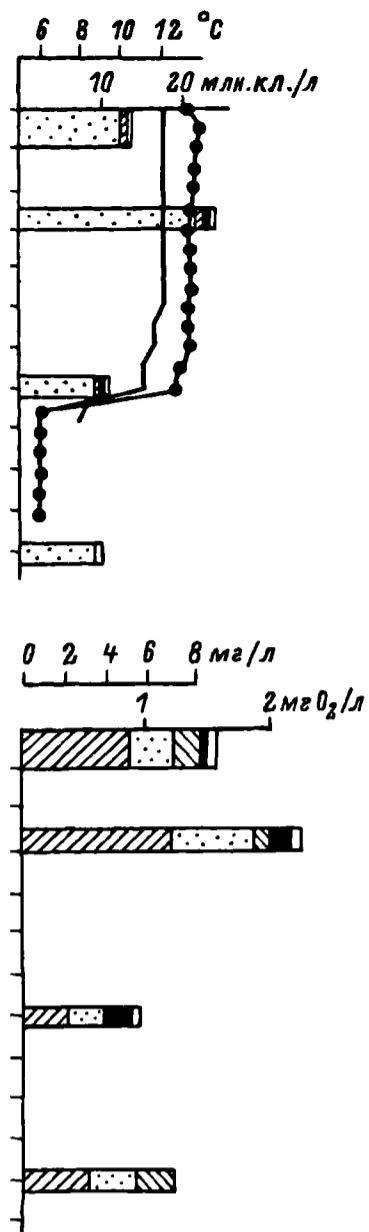


Рис. 2. Вертикальное изменение численности (а) и биомассы (б) фитопланктона оз. Сиверского в период гомотермии.

б - температура. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.



В начале лета (в июне), в период устанавливающейся стратификации, в вертикальном профиле фитопланктона намечалась некоторая неоднородность (рис. 3), возникающая за счет разницы в соотношении основных таксономических группировок. Синезеленые - *Anabaena hassalii*, *Aphanothese clathrata* f. *brevis* и виды рода *Aphanizomenon* - концентрировались в верхних горизонтах. Их биомасса была здесь соизмерима с диатомовыми, среди которых выделялась *Cyclotella comta*. Скопление фитопланктона ниже термоклина численно было вызвано в равной мере обеими группами водорослей. Однако роль мелких клеток *Aphanothese*



сентябрь 1977г.

Рис. 3. Вертикальное изменение численности (а) и биомассы (б) фитопланктона оз. Сиверского в период стратификации.

7 - кислород. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

clathrata f. brevis в биомассе была мала, так как основу последней составляли диатомовые: *Stephanodiscus minutula* и *Cyclotella comta*. В придонных горизонтах содержание водорослей все еще было значительным. Большая часть биомассы приходилась также на диатомей: *Stephanodiscus rotula* и *Melosira ambigua*. Зеленые водоросли равномерно распределялись по всей толще воды.

Летний максимум биомассы, приуроченный к периоду устойчивой стагнации (рис. 1; 3), определялся в основном подвижными формами пиропитовых водорослей в сопровождении синезеленых и диатомовых. Летний комплекс массовых видов в разные годы различался, но постоянным его компонентом был *Ceratium hirundinella* с наибольшей биомассой 1.4-1.8 мг/л. Основное скопление водорослей наблюдалось в это время в эпилимнионе, в гиполимнионе число клеток было ничтожным. Наличие четко выраженного термоклина препятствовало проникновению в нижние горизонты даже активнодвижущихся пиропитовых (*C. hirundinella*, *Glenodinium penardii* Lemm.), а также обладающих высокой скоростью седиментации диатомовых (*Cyclostephanos dubius*, *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*).

В период слабого осеннего развития биомасса фитопланктона (рис. 1) определялась крупнопанцирными центрическими диатомовыми: *Cyclotella comta*, *Cyclostephanos dubius*, *Stephanodiscus rotula*. В сентябре, в условиях начинающегося осеннего перемешивания и нарастания мощности эпилимниона (рис. 1), значительная часть водорослей проникала и в придонные слои. Здесь встречались диатомовые (*Stephanodiscus rotula* и *Cyclotella comta*), основное количество которых находилось в эпилимнионе, синезеленые (*Aphanothece clathrata f. brevis*, *Gomphosphaeria lacustris*) и пиропитовые

(*Ceratium hirundinella* и *Peridinium* sp). В октябре, при интенсивной циркуляции воды, вновь наблюдалась картина равномерного распределения (рис.2), что было особенно характерно для диатомовых - *Stephanodiscus rotula* и *Cyclostephanos dubius*. Некоторая дифференциация в водной толще отмечалась у синезеленых, биомасса которых была наиболее значительна в поверхностном слое.

Зимой биомасса фитопланктона озера была очень низкой - до 0,03 мг/л. В это время единично встречались представители почти всех отделов водорослей. Среди них можно выделить диатомовые: *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg. и *Melosira islandica*. В период зимней гомотермии основная часть фитопланктона концентрировалась в верхнем слое воды, подо льдом (рис. 2).

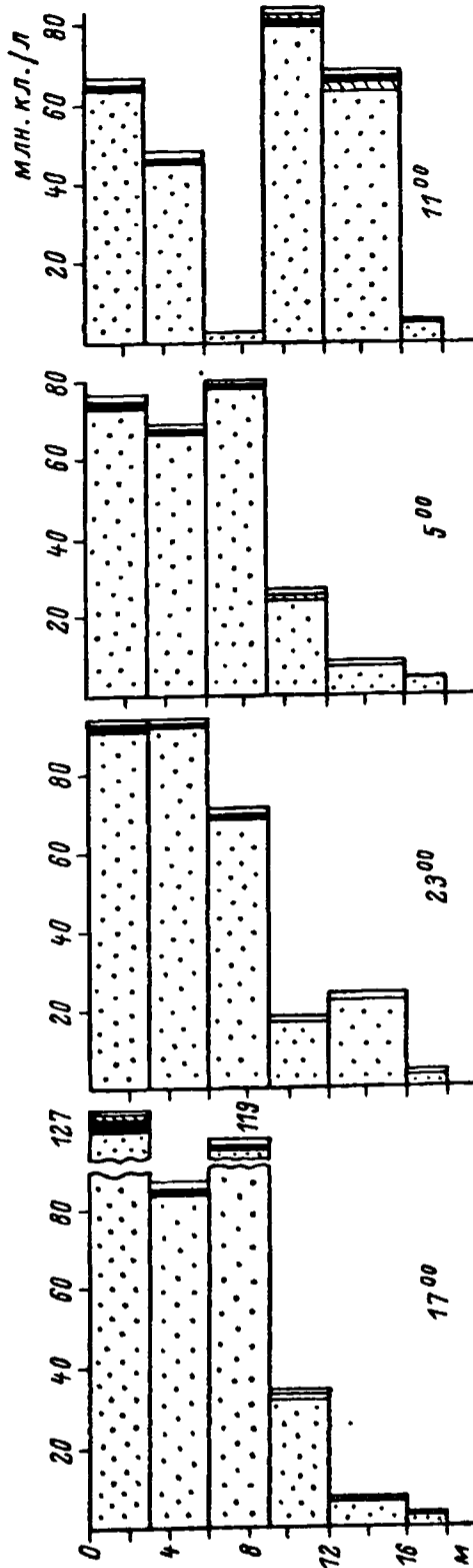
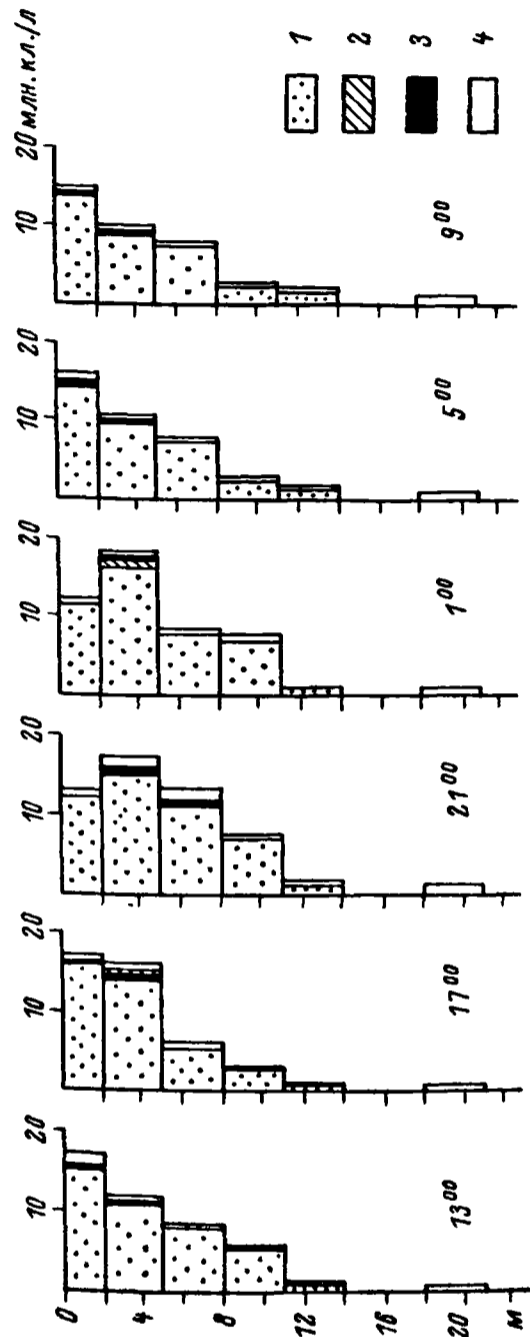
Таким образом, в Сиверском озере наибольшее развитие диатомовых водорослей было приурочено к периоду вертикальной весне-осенней гомотермии и активной циркуляции воды. Адаптированные к повышенной перемешиваемости [17-19] и незначительной интенсивности света [16, 22] диатомовые равномерно распределялись по всей водной толще. В условиях более высокой плотности воды это помогает поддержанию их пассивных „тяжелых“ панцирей в фотосинтетически активном слое. Зимой, когда недостает света, диатомеи концентрировались в наиболее освещенном участке воды, подо льдом. Летом при меньшей плотности водной среды максимального развития достигали более „легкие“ синезеленые и активнодвижущиеся пирифитовые. Образующиеся в это время устойчивые температурный и плотностной градиенты препятствовали проникновению водорослей в гипolimнион и способствовали накоплению основной биомассы фитопланктона в зоне непрерывной турбуленции - эпилимнионе. Синезеленые занимали главным образом поверхностные горизонты, отличающиеся, по-видимому, достаточной световой и биогенной обеспеченностью, или равномерно распределялись в толще эпилимниона. Пирифитовые постоянно меняли свое местоположение. Используя способность к активному движению, они могут избегать высокой интенсивности света в поверхностных горизонтах, которая неблагоприятна для их развития [13, 14], и занимать слои, где пониженная освещенность компенсируется повышенным содержанием биогенов [12].

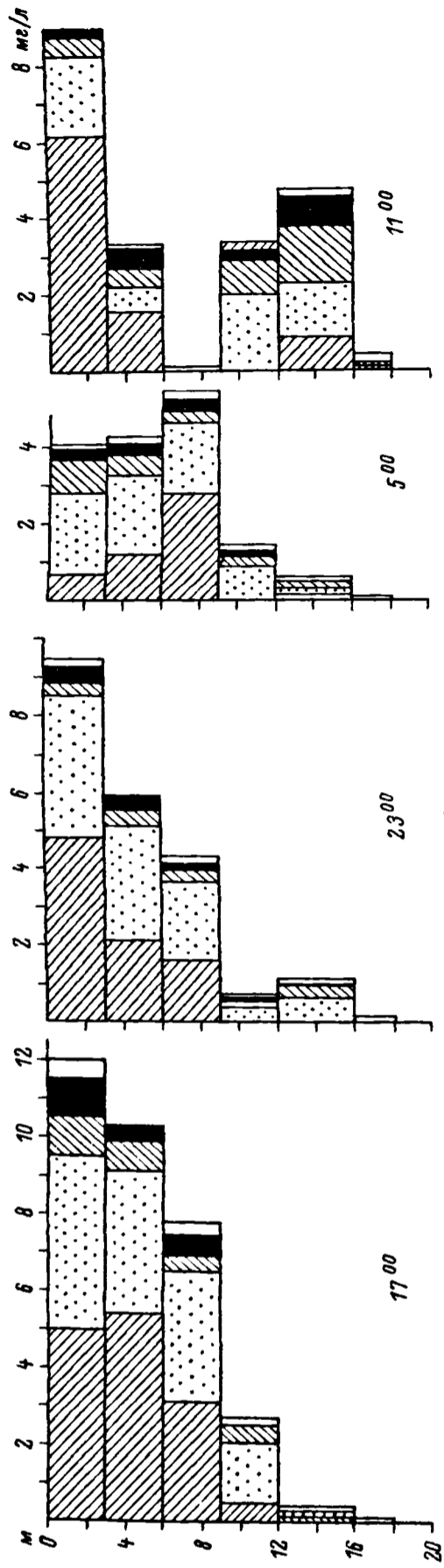
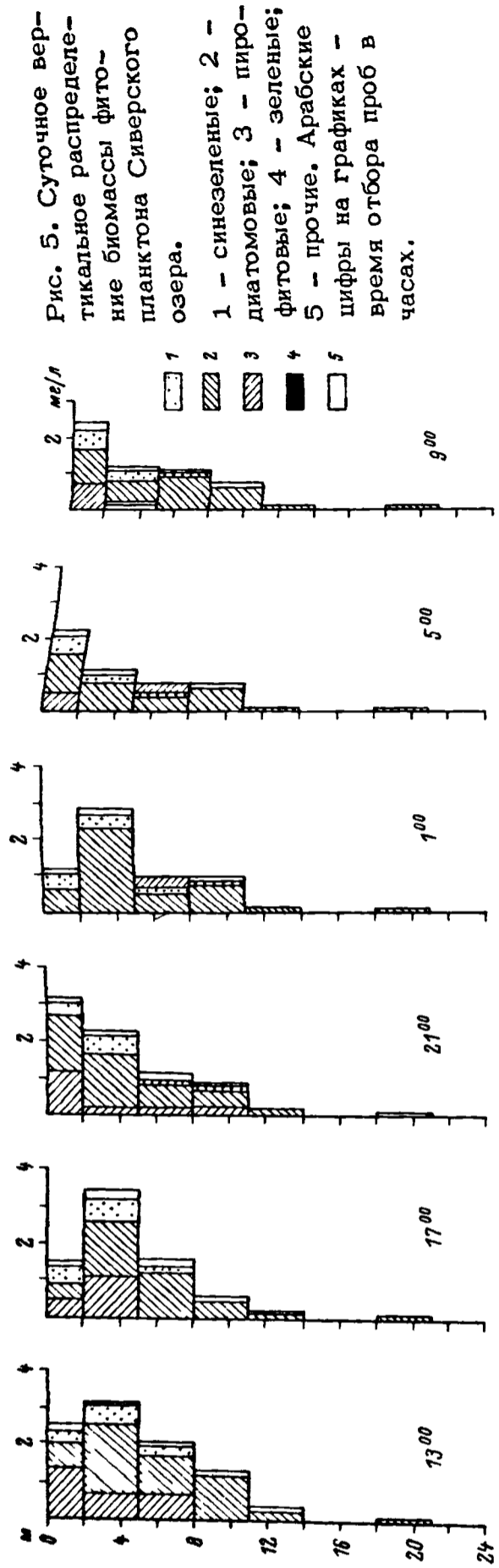
Суточные изменения вертикального распределения фитопланктона

Известно, что сезонная смена термических фаз в водоеме называется и на размахе суточных колебаний вертикального распределения водорослей. Амплитуда суточных ритмов возрастает во время устойчивой стагнации [11]. В Сиверском озере в период летней стратификации 1978 г. вертикальное распределение фито-

Рис. 4. Суточное вертикальное распределение численности фитопланктона оз. Сиверского.

1 - синезеленые; 2 - диатомовые; 3 - зеленые; 4 - прочие.





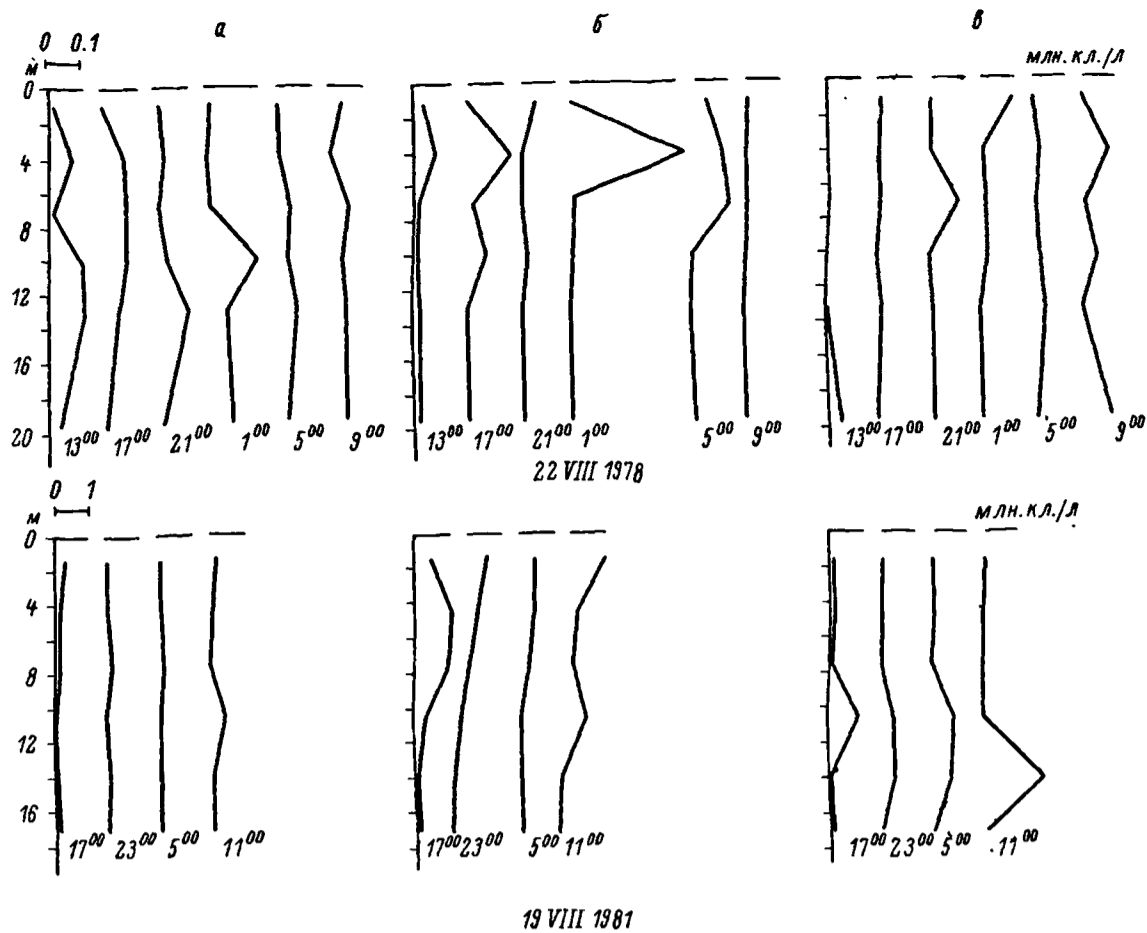


Рис. 6. Суточная вертикальная динамика численности отдельных видов фитопланктона.

а - *Asterionella formosa*; б - *Fragilaria crotonensis*;
в - *Stephanodiscus minutula*; г - *Lyngbya limnetica*;
д - *Ceratium hirundinella*.

планктона в течение суток менялось незначительно (рис. 4; 5). Синезеленые концентрировались в эвфотической зоне. В утренние и дневные часы максимум их численности наблюдался в слое 0-2 м, вечером - 4-6 м (рис. 4). Наиболее высокая плотность диатомей отмечалась на глубине 3-5 м. Лишь в утренние часы они равномерно распределялись в толще эпилимниона (рис. 5). Пирофитовые скапливались главным образом в поверхностных слоях воды.

В августе 1981 г. суточное изменение вертикального распределения фитопланктона было более заметно. Ближе к полудню наряду с эпилимниальным наблюдался второй максимум водорослей в металимнионе (рис. 4; 5). Последний был обусловлен теми же видами синезеленых и диатомовых, которые находились в поверхностных горизонтах. Различалось лишь распределение пирофитовых: в металимнионе преобладали криптонады, а в верхних слоях *Ceratium hirundinella*. В другое время суток пирофитовые концентрировались в слое 0-6 м, а ранним утром в нижних горизонтах эпилимниона (рис. 5). Синезеленые обычно равномерно распреде-

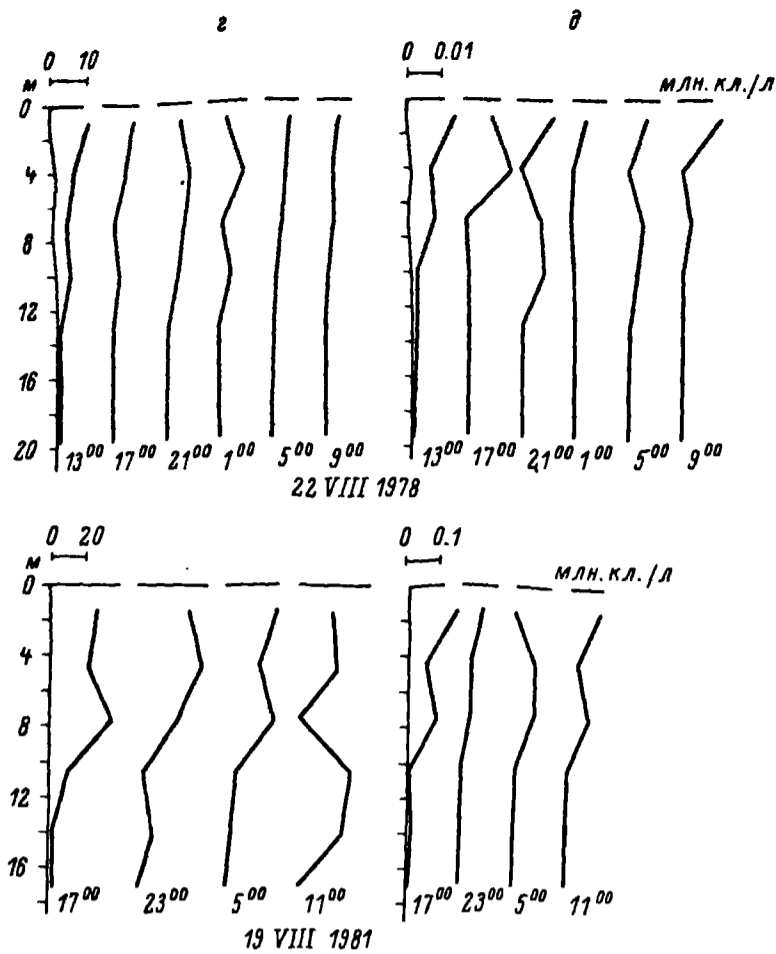


Рис. 6 (продолжение).

лялись в верхнем 9-метровом слое воды. Биомасса диатомовых за сутки по вертикали также мало варьировала.

У отдельных видов водорослей наиболее отчетливо выражена вертикальная дискретность. Например, максимум численности *Lyngbya limnetica* и *Ceratium hirundinella* наблюдался в основном в пределах верхнего 4-метрового слоя (в 1981 г. — *Lyngbya limnetica* в 4-8-метровом слое), а *Stephanodiscus minutula* ниже температурного скачка и в гипolimнионе (рис. 6). Наибольший размах вертикальных перемещений в течение суток обнаружен у *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis*, хотя обычно они встречались в районе термоклина.

Итак, в период летней стратификации вертикальный профиль фитопланктона за сутки менялся, как правило, лишь в пределах эпилимниона. Суточная ритмика вертикального распределения лучше всего выражена у пиропитовых, способных к активному движению. Для отдельных видов фитопланктона характерна приуроченность к определенным слоям воды. Возможно, такая пространственная разобщенность ослабляет напряженность их конкурентных взаимоотношений.

Таким образом, альгофлора Сиверского озера характеризуется значительным видовым разнообразием — 286 видов, разновидностей

и форм водорослей. Для сезонного развития фитопланктона характерно два максимума – весенний и летний. По составу и уровню развития планктон озера можно охарактеризовать как диатомово-синезелено-пирофитовый. Вертикальное распределение фитопланктона и сезонная периодичность его развития связаны с приуроченностью отдельных групп водорослей к условиям термического режима озера: при гомотермии доминируют диатомовые, во время стратификации пирофитовые и синезеленые. В течение суток вертикальное распределение водорослей в период летней стагнации меняется незначительно.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА СИВЕРСКОГО ОЗЕРА

Cyanophyta

Порядок Chroococcales

Merismopedia tenuissima Lemm.
Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk.
M. viridis (A.Br.) Lemm.
M. pulverea (Wood) Forti emend. Elenk.
M. wesenbergii Komarek
Aphanothece clathrata f. *brevis* (Bachm.) Elenk.
A. globosa Elenk.
Gloeocapsa punctata Näg. ampl. Hollerb.
G. cohaerens (Breb.) Hollerb.
G. minuta (Kütz.) Hollerb.
G. limnetica (Lemm.) Hollerb.
Coelosphaerium kuetzingianum Näg.
Gomphosphaeria aponina Kütz.
G. lacustris Chod.

Порядок Pleurocapsales

Chroococcopsis gigantea Geitl.
Pleurocapsa minor Hansg. emend. Geitl.

Порядок Nostocales

Anabaena scheremetievi Elenk.
A. hassalii (Kütz.) Wittr.
A. lemmermannii P. Richt.
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs f. *flos-aquae*
A. flos-aquae f. *klebahnii* Elenk.
A. issatschenkoi (Ussaczew) Pr.-Lavr.
Gloeotrichia echinulata (I.S.Smith) P. Richt.

Порядок Oscillatoriales

Pseudanabaena galeata Böcher.
Oscillatoria tenuis Ag.

O. rupicola Hansg.
O. amphibia Ag.
O. woronichinii Anissim.
O. geminata (Menegh.) Gom.
O. limnetica f. *acicularis* (Nyg.) V. Poljansk.
O. limnetica f. *brevis* Nyg.
O. agardhii Gom. f. *agardhii*
O. agardhii f. *isothrix* (Skuja) V. Poljansk.
Phormidium frigidum F.E. Fritsch.
P. foveolarum (Mont.) Gom.
P. fragile (Menegh.) Gom.
P. molle (Kütz.) Gom.
Lyngbya limnetica Lemm.

C h r i s o p h y t a

Порядок Chromulinadales

Chrisococcus rufescens Klebs
C. biporus Skuja
C. triporus Matv.
Kephyrion doliolum Conr.
K. boreale Skuja
Mallomonas acrocomos Ruttn.
M. caudata Iwan.
M. acaroides Perty
M. tonsurata Teil. var. *tonsurata*
M. tonsurata var. *alpina* (Pasch. et Ruttn.) Krieg.
Mallomonas sp.

Порядок Ochromonadales

Dinobryon sociale Ehr. var. *sociale*
D. sociale var. *stipitatum* (Stein) Lemm.
D. bavaricum Imh.
D. divergens Imh.
Synura sphagnicola Korsch.
Synura sp.

B a c i l l a r i o p h y t a

Порядок Discinales

Melosira islandica O. Müll.
M. distans var. *alpigena* Grun.
M. granulata (Ehr.) Ralfs
M. italica (Ehr.) Kütz. subsp. *italica*
M. italica subsp. *subarctica* O. Müll.

M. ambigua (Grun.) O. Müll.
Cyclotella meneghiniana Kütz.
C. comta (Ehr.) Kütz.
Cyclostephanos dubius (Fricke) Round
Stephanodiscus rotula (Kütz.) Hendeby
S. binderanus (Kütz.) Krieg.
S. tenuis Hust.
S. minutula (Kütz.) Round
Skeletonema subsalsum (A.Cl.) Bethge

Порядок Biddulphiales

Attheya zachariasii Brun.

Порядок Araphinales

Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.
T. flocculosa (Roth) Kütz.
Diatoma vulgare Bory var. *vulgare*
D. vulgare var. *ovale* (Fricke) Hust.
D. elongatum (Lyngb.) Ag.
Opephora martyi Herib.
Fragilaria crotonensis Kitt.
F. capucina Desm. var. *capucina*
F. capucina var. *mesolepta* Rabenh.
F. construens var. *binodis* (Ehr.) Grun.
Synedra vaucheriae Kütz.
S. ulna (Nitzsch) Ehr. var. *ulna*
S. ulna var. *danica* Kütz.
S. acus Kütz. var. *acus*
S. acus var. *radians* Kütz.
S. acus var. *angustissima* Grun.
Asterionella formosa Hass
A. gracillima (Hantzsch) Heib.

Порядок Raphinales

Cocconeis placentula Ehr.
Achnanthes lanceolata var. *rostrata* (Østr.) Hust.
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grun.
Stauroneis phoenicenteron var. *brevis* (Dipp.) Hust.
Navicula cryptocephala Kütz.
N. rhynchocephala Kütz.
N. hungarica var. *intermedia* Skabitsch.
N. gracilis Ehr.
N. menisculus Schum. var. *menisculus*
N. menisculus var. *upsaliensis* (Grun.) Grun.
N. placentula f. *latiuscula* (Grun.) Meist.
N. exigua (Greg.) O. Müll.

Amphiprora paludosa W. Sm.
Cymbella turgida (Greg.) Cl.
C. ventricosa Kütz.
Epithemia sorex Kütz.
Nitzschia sublinearis Hust.
N. heufleriana var. *elongata* Pant.
N. holsatica Hust.
N. gracilis var. *capitata* Wisl. et Poretzky
N. vermicularis (Kütz.) Grun.
N. acicularis W. Sm.
Cymatopleura solea (Breb.) W. Sm.
Surirella ovata Kütz.

X a n t h o p h y t a

Порядок Heterococcales

Goniocloris smithii (Bourr.) Fott
Ophiocytium cochleare A. Br.
Peroniella minuta Rich

P y r r o p h y t a

Порядок Cryptomonadales

Chroomonas acuta Uterm.
Cryptomonas stigmatica Wisl.
C. marssonii Skuja
C. rostrata Troitzkaja emend. I. Kiss.
C. caudata Schiller
C. erosa Ehr.

Порядок Peridinales

Glenodinium pulvisculus (Ehr.) Stein.
G. berolinense (Lemm.) Lind var. *berolinense*
G. berolinense var. *apiculatum* Lemm.
G. penardii Lemm.
G. penardiforme (Lind.) Schiller
G. elpatiewskyi (Ostenf.) Schiller
G. quadridens (Stein.) Schiller
G. gymnodinium Penard
Peridinium cinctum (O.F.M.) Ehr.
P. latum Pauls.
Peridinium sp.
Ceratium hirundinella (O.F.M.) Bergh.

Euglenophyta

Порядок Euglenales

Trachelomonas volvocina Ehr. var. volvocina
T. volvocina var. subglobosa Lemm. emend. Swir.
T. ornata (Swir.) Skv.
T. volvocinopsis Swir.
T. intermedia Dang.
T. hispida (Perty) Stein emend. Defl.
T. planctonica Swir.
Strombomonas acuminata var. verrucosa Teod.
Euglena fenestrata Elenk.
E. acus Ehr.
Euglena sp.
Lepocinclis ovum (Ehr.) Mink.
Phacus orbicularis Hübner
P. longicauda var. tortus Lemm.
Colacium sp.

Chlorophyta

Порядок Chlamydomonadales

Chlamydomonas monadina Stein
Chlamydomonas sp.
Chlorogonium sp.

Порядок Volvocales

Gonium pectorale Müll.
Pandorina morum (Müll.) Bory
Eudorina elegans Ehr.

Порядок Tetrasporales

Chlorangiopsis vermicola Korschik.

Порядок Chlorococcales

Golenkinia radiata Chod.
Trochiscia aciculifera (Lagerh.) Hansg.
T. granulata (Reinsch) Hansg.
Treubaria setigera (Archer) Smith
T. triappendiculata Bernard
T. varia Tiffany et Ahlstrom
Schroederia setigera (Schroed.) Lemm.
S. spiralis (Printz) Korsch.
S. robusta Korsch.

Characium braunii Bruegger
Ankyra ancora (G.M.Sm.) Fott
A. ocellata (Kors.) Fott
A. lanceolata (Kors.) Fott
Heleochloris pallida Korsch.
Pediastrum simplex Meyen var. *simplex*
P. simplex var. *clathratum* (Schroeter) Chod.
P. tetras (Ehr.) Ralfs var. *tetras*
P. tetras var. *tetraodon* (Corda) Rabenh.
P. boryanum (Turp.) Menegh.
P. duplex Meyer var. *duplex* f. *duplex*
P. duplex var. *cornutum* Racib.
P. duplex f. *setigera* Korsch.
Tetraedron triangulare Korsch.
T. caudatum (Corda) Hansg.
T. pentaëdricum W. et W.
T. minimum (A.Br.) Hansg.
T. incus (Teil.) G.M. Smith
Franceia echidna (Bohl.) Korschik.
F. ormata (Lemm.) Korschik.
F. ovalis (France) Lemm.
Chodatella citriformis Snow
C. longiseta Lemm.
C. subsalsa Lemm.
C. ciliata (Lagh.) Lemm.
C. quadriseta Lemm.
Lagerheimia genevensis Chod.
Golenkiniopsis longispina Korschik.
Oocystis borgei Snow
O. submarina Lagerh.
O. novae-semliae Wille
O. solitaria Wittrock
O. crassa Wittrock
O. marssonii Lemm.
O. lacustris Chod.
Oocystidium ovale Korschik.
Nephrocytium agardhianum Naeg.
Ankistrodesmus longissimus (Lemm.) Wille var.
longissimus
A. longissimus var. *acicularis* (Chod.) Brunnth.
A. mucosus Korschik.
A. braunii var. *pusilla* Printz
A. acicularis (A. Br.) Korschik.
A. minutissimus Korschik.
A. arcuatus Korschik.
A. pseudomirabilis Korschik. var. *pseudomirabilis*
A. pseudomirabilis var. *spiralis* Korschik.
A. angustus Bern.
A. fusiformis Corda

A. bibraianus (Reinsch) Korschik.
A. pfitzeri (Schroed.) G.S. West
Ayaloraphidium rectum Korschik.
A. contortum Pasch. et Korschik.
Nephrochlamys willeana (Printz) Korschik.
Kirchneriella intermedia Korschik, var. *intermedia*
K. intermedia var. *major* Korschik.
K. irregularis (Smith) Korschik, var. *irregularis*
K. irregularis var. *spiralis* Korschik.
Coenochloris pyrenoidosa Korschik.
Ephaerocystis planctonica (Kors.) Bourr.
Coenocystis planctonica Korschik.
C. subcylindrica Korschik.
C. reniformis Korschik.
Dictyosphaerium pulchellum Wood
D. ehrenbergianum Naeg.
D. reniforme Bulnheim.
Coelastrum sphaericum Naeg.
C. microporum Naeg.
C. pseudomicroporum Korsch.
C. intermedium (Bohl.) Korsch.
C. reticulatum (Dang.) Senn
Crucigenia tetrapedia (Kirchn.) W. et W.
C. quadrata Morren
Westella botryoides (W. West) De Wild.
Tetrachlorella alternans Korsch.
Tetrastrum staurogeniaeforme (Schroed.) Lemm.
T. elegans Playfair
T. glabrum (Roll) Ahlstr. et Tiff.
Tetradismus lunatus Korsch.
T. wisconsinensis G.S. Smith
Actinastrum hantzschii Lagerh.
Scenedesmus acutus Meyen f. *acutus*
S. acutus f. *alternans* Hortob.
S. acuminatus (Lagerh.) Chod var. *acuminatus*
S. acuminatus var. *elongatus* G.M. Smith
S. ecornis (Ralfs) Chod.
S. bicellularis Chod.
S. arcuatus Lemm.
S. denticulatus Lagerh. var. *denticulatus* f. *denticulatus*
S. denticulatus var. *linearis* f. *granulatus* Hortob.
S. denticulatus var. *linearis* f. *costato-granulatus*
(Hortob.) Uher.
S. acutiformis Schroeder
S. serratus (Corda) Bohlin
S. armatus Chod. var. *armatus*
S. armatus var. *boglariensis* Hortob.
S. gaudricauda (Turp.) Breb.
S. bicaudatus (Hansg.) Chod.
S. intermedius var. *balatonicus* Hortob.

S. opoliensis P. Richt.
S. spinosus Chod.
Didymocystis inermis Korschik.
D. incospicua Korsch.
D. lineata Korsch.
Tetrallanthos lagerheimii Teiling
Micractinium pusillum Fres.
M. quadrisetum (Lemm.) G.S. Smith.
Paradoxia multiseta Swir.
Elakatothrix acuta Pasch.
E. lacustris Korschik.

Порядок Ulotrichales

Binuclearia lauterbornii (Schmidle) Pr.-Lavr.
Koliella longiseta (Visch.) Hindak

Порядок Zygnemales

Spirogyra sp.
Mougeotia elegantula Wittrock

Порядок Desmidiales

Closterium acutum (Lyngb.) Breb. var. *acutum*
C. acutum var. *variabile* (Lemm.) W. Krieg.
C. pronum Breb.
C. exiguum W. et G. West
Closterium sp.
Cosmarium phaseolus f. *elevatum* Nordst.
Cosmarium sp.
Arthrodesmus sp.
Staurastrum sp.

Л и т е р а т у р а

1. Б а л о н о в И.М. Золотистые водоросли водоемов Вологодской области. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980, № 45, с. 31-36.
2. Б о г о с л о в с к и й Б.Б. Основы гидрологии суши. Минск, 1974. 214 с.
3. Б ы л и н к и н а А.А., Т р и ф о н о в а Н.А., К у д р я в ц е в а Н.А., К а л и н и н а Л.А., Г е н к а л Л.Ф. Гидрохимический режим Шекснинского водохранилища и водоемов Северо-Двинской системы. - В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 45-76.
4. Волга и ее жизнь. Л., 1978. 352 с.

5. Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 3-60.
6. Маркевич Г.И., Минеева Н.М., Быкова Л.П., Корнева Л.Г., Корнева Е.А., Жаворонкова О.Д. Вертикальная структура планктона оз. Сиверского и ее суточная динамика. - В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 127-149.
7. Минеева Н.М. Содержание хлорофилла „ α “ в водоемах Волго-Балтийской и Северо-Двинской систем. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979, № 41; с. 31-34.
8. Николаев И.И. Очерк структуры и формирование годового лимнологического цикла водоемов умеренной зоны. - В кн.: Озера Карельского перешейка. Л., 1971, с. 5-33.
9. Пырина И.Л., Башкатова Е.Л., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е. Некоторые показатели продуктивности фитопланктона Шекснинского водохранилища и примыкающих озер. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Вологодской области, их охрана и рациональное использование: Тез. докл. Вологда, 1978, с. 20-21.
10. Сенатская Н.Ю. Фитопланктон и первичная продукция оз. Кубенского. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. II. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества, с. 107-128.
11. Frempong E. Diel variation in the abundance vertical distribution and species composition of phytoplankton in eutrophic English lake. - J. Ecol., 1981, vol. 69, N 3, p. 919-939.
12. Harris G.P., Heaney S.L, Talling J.F. Physiological and environmental constraints in the ecology of the planktonic dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. - Fresh. Biol., 1979, vol. 9, N 5, p. 413-428.
13. Heaney S.L, Furnass T.I. Laboratory models of diel vertical migration in the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. - Fresh. Biol., 1980, vol. 10, N 2, p. 163-170.
14. Heaney S.L, Talling J.F. Dynamic aspects of dinoflagellate distribution patterns in a small productive lake. - J. Ecol., 1980, vol. 68, p. 75-94.
15. (Hutchinson G.) Хатчинсон Д. Лимнология. М., 1969. 589 с.
16. Lewis W. Dynamic and succession of the phytoplankton in a tropical lake Lanao, Philippines. - J. Ecol., 1978, vol. 66, N 3, p. 849-880.

17. (L u n d J.) Л у н д Д.В. Значение турбулентности воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов рода *Melosira* (Algae). - Ботан. журн., 1966, т. 51, № 2, с. 176-187.
18. M o s s B. Vertical heterogeneity in the water column of Abbot pond. The influence of physical and chemical conditions of the spatial and temporal distribution of the phytoplankton and of a community of epipelagic algal. - J. Ecol., 1969, vol. 57, N 2, p. 397-414.
19. R e y n o l d s C.S. Succession and vertical distribution of phytoplankton in response to thermal stratification in a Lowland Mere, with special reference to nutrient availability. - J. Ecol., 1976, vol. 64, N 2, p. 529-551.
20. R o u n d F.E. The Diatom Genus *Stephanodiscus*: An Elektron microscope view of the classical Species. - Arch. Protistenk., 1981, vol. 124, p. 455-470.
21. R o u n d F.E. *Cyclostephanos* - a new genus within the *Skeletonemaceae*. - Arch. Protistenk., 1982, vol. 125, p. 323-329.
22. T i l z e r M., G o e d m a n C. Importance of mixing thermal stratification and light adaptation for phytoplankton productivity in lake Fahoe (California-Nevada). - J. Ecol., 1978, vol. 59, N 4, p. 810-821.

СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ФИТОПЛАНКТОНА
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В РАЗЛИЧНЫЕ
ПО ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ ГОДЫ
(1972-1976 гг.)

В Рыбинском водохранилище с целью контроля его трофического состояния с 1969 г. ведутся регулярные наблюдения за содержанием пигментов фитопланктона - хлорофиллов „а“, „b“, „с“, феофитов, каротиноидов. Данные за 1969-1971 гг. опубликованы [9-11]. В настоящей работе обобщены результаты исследований 1972-1976 гг. Этот период завершает маловодную фазу прошедшего цикла внутривековых колебаний общей увлажненности [28] и включает экстремально сухой солнечный 1972 г. и близкий к многоводному 1976 г. Собранные в столь различные годы материалы по пигментам фитопланктона интересны не только для характеристики трофического уровня водохранилища на данном этапе, но и для понимания закономерностей его естественных межгодовых колебаний в зависимости от гидрометеорологических условий разных лет.

Пробы для анализов отбирали пластмассовым метровым батометром тотально из слоя 0-2 м (основная часть эвфотической зоны водоема), иногда также из всего столба воды от поверхности до дна, дважды в месяц в течение всего безледного периода на станциях Главного (ст. 5, 6, 7, 9) и Волжского (ст. 1, 2) плёсов.¹ Большинство станций расположено на участках с глубинами 10-14 м, за исключением станций 5 и 7 (7-8 м). Фитопланктон сгущали фильтрацией 1-2 л воды через мембранный фильтр № 6 (поры 2-5 мкм) с подложкой из толченого стекла и углекислого кальция. Собранный материал не более 2 мес хранили над силикагелем при температуре около 0 °С. Пигменты определяли спектрофотометрически в 90%-ном ацетоновом экстракте из растертого фильтра с осадком, полученном настаиванием (до 2 ч) в растворителе с последующим

¹ Станции многолетних наблюдений: ст. 1 на русле Волги у с. Коприно; ст. 2 при слиянии Волги с Мологой; ст. 5 на затопленной пойме Шексны против с. Измайлово; ст. 6 на русле Шексны у с. Средний Двор; ст. 7 в междуречье Мологи и Шексны у бывшего с. Наволок; ст. 9 на русле Мологи против пос. Брейтово.

инфракрасным излучением или 9000 об/мин или фильтрованием через
стеклянный фильтр № 4. Феофитин определяли в том же экстрак-
те, который после отчета экстинкции в максимумах хлорофиллов
и каротиноидов подвергся дообработке в спектрофотометрическую
клетку солевой кислотой до концентрации ее в анализируемом образ-
це 0,01 моль [34]. Концентрацию хлорофиллов вычисляли по фор-
мулам стандартного метода [35], феофитин и чистого хлоро-
филла, Z - без феофитина по Лоренцу [31], каротиноидов
по формуле Гарсона и Стрикленда [37] для дестомового плаватона.
Поскольку на присутствие синезеленых и зеленых водорослей не
влиялось КЗ-за их непостоянной и вместе с тем сравнительно не-
большой доли в общем фитоцантоне.

Средняя влажность определялась пигментов в пробе из двух
портюнок, вычисленная по результатам выполненным разным
лицами анализов 1972 и 1978 гг. составляла для хлорофилла
 A 3,5-8,4%, для хлорофилла B 35-39, для хлорофилла C
20-22, для феофитина 25-45, для чистого хлорофилла A
5-10, для каротиноидов 6,5-7,4%. Для нескольких станций каж-
дого плеса водохранилища в стандартный срок наблюдений средняя
влажность концентрации хлорофилла A вычисляли как средневзвешен-
ную, для нескольких плесов как средневзвешенные с учетом
объема исследуемого 2-метрового слоя воды в плесе при уровне
в день наблюдений. По последним вычислениям вычисляли средневзвешен-
ную концентрацию хлорофилла за безледный период с учетом
числа дней между сроками наблюдений. Допускали, что в начале и
конец безледного периода содержание пигментов равно было, ес-
ли не удалось собрать материал в эти моменты. При оценке по-
грешности при определении средних для плеса вычисления учитывались
разброс данных по концентрациям хлорофилла, полученный как в
результате повторных измерений на каждой станции, так и на не-
скольких станциях [25].

Характер изменчивости концентрации основных растительных
пигментов - хлорофилла A и каротиноидов, как и в предыдущие
годы [10, 11] отличался закономерностью, свойственным сезон-
ной динамикой фитоцантона водохранилища. Прослеживался весен-
ний пик в мае, наименьший минимум во второй половине июня-
начале июля и июльском поздемном летом, обуславливающий новый
максимум, резко выраженный или размытый, который иногда пос-
ле небольшого понижения глубокой осенью сменялся еще одним
пиком. Однако уровень концентрации пигментов, а также претече-
ность максимальных их значений к определенным срокам вегетац-
онного периода в зависимости от гидрометеорологических условий
каждого года значительно различалась.

1972 г. - экстремально маловодный, с малоснежной зимой,
теплой дридной весной и очень жарким сухим летом табл. 1.
Объем весеннего половодья далеко не достигал нормы, максима-
льный уровень водохранилища был ниже 10% более чем на 1 метр.
Летние месяцы тоже характеризовались незначительным притоком
воды, так как осадков выпало мало, и КЗ-за интенсивного

Т а б л и ц а 1

Гидрометеорологические данные для оценки климатических условий в период строительства в Московской области (1974-1976 гг.)

Год (период строительства) (период строительства)	Месяц	Продолжительность суммарной солнечной радиации, МДж (М ² ·сут)	Температура воздуха в тени, °С	Скорость ветра, м/с	Уровень воды, мм	Повышение уровня воды, мм	Средняя температура воздуха, мм
1974 (27 IX - XI)	Апрель	18,40	7,8	4,7	88,1	0,48	1,24
	Май	23,43	18,2	2,8	100,2	3,00	0,04
	Июнь	22,54	24,2	3,0	100,0	1,22	1,70
	Июль	10,54	20,0	3,2	88,4	0,88	2,73
	Август	8,74	12,4	4,0	88,4	0,40	2,81
	Сентябрь	4,33	8,8	4,8	88,3	0,01	2,10
1975 (7 IX - XI)	Апрель	18,00	10,1	4,3	88,0	0,18	0,03
	Май	21,01	18,0	3,7	100,1	2,00	1,08
	Июнь	22,17	20,4	0,1	88,8	0,01	2,28
	Июль	11,24	18,2	1,1	88,8	0,07	2,81
	Август	0,00	0,1	4,0	88,0	0,81	2,27
	Сентябрь	3,14	3,8	0,2	88,3	0,81	1,80
1976 (8 V - XI)	Апрель	13,11	4,0	0,3	88,0	0,31	0,03
	Май	22,02	18,0	3,7	100,0	7,80	0,08
	Июнь	18,88	21,7	2,8	101,7	2,41	1,34
	Июль	14,73	18,1	3,4	101,4	1,81	1,87
	Август	11,27	14,4	3,0	101,1	1,32	0,0
	Сентябрь	3,0	8,3	3,4	100,8	0,71	2,88

Таблица 1 (продолжение)

Год (продолжительность безледного периода)	Месяц	Приходящая суммарная солнечная радиация, МДж/(м ² ·сут)	Температура поверхности слоя воды, °С	Скорость ветра, м/с	Уровень воды, м БС	Поверхностный приток, км ³	Сток через гидроузел, км ³
1975 (14 1У-1 X1)	Апрель	-	-	-	100.1	7.70	0.93
	Май	22.04	14.2	3.3	100.9	1.72	2.69
	Июнь	21.97	15.1	3.5	100.6	1.14	2.36
	Июль	21.41	20.0	2.8	100.1	0.89	2.71
	Август	14.67	17.3	4.0	99.6	0.77	2.56
	Сентябрь	9.88	13.8	4.1	99.1	0.58	1.88
	Октябрь	4.72	6.2	5.0	98.6	0.88	2.41
	Апрель	-	-	-	98.0	8.11	0.72
	Май	19.24	6.2	4.8	100.4	7.78	0.54
	Июнь	16.51	12.7	3.9	101.6	5.93	3.56
1976 (5 У-19 X)	Июль	19.59	16.5	3.8	101.7	3.10	4.57
	Август	14.30	17.1	4.7	101.4	2.46	3.58
	Сентябрь	12.35	12.1	4.5	100.8	1.00	4.02
	Октябрь	4.24	3.2	3.9	100.4	0.68	3.63

Примечание. Приведенные здесь и в тексте данные по солнечной радиации, скорости ветра и уровню получены в Рыбинской гидрометеорологической обсерватории, по температуре - из "Материалов наблюдений на озерах и водохранилищах" [16-21], по объему водного притока и стока, а также некоторым характеристикам водообмена, не указанным в цитированной работе [28], любезно представлены И.Ф. Фомичевым. Указаны среднемесячные значения.

поступления солнечной радиации и высокой температуры воздуха (выше нормы на 2–3 °С) они быстро испарялись. Температура воды на 1–2 °С превышала нормальную. Ветер преобладал слабый. Осенью погода стала более ветреной и дождливой. Однако поступавшая с осадками влага удерживалась иссушенной почвой, и приток воды по-прежнему оставался ниже нормы. Безледный период приходился на типичный для водохранилища отрезок времени [16, 17]. Проточность водохранилища была низкой: среднегодовой коэффициент условного водообмена, оцениваемый по отношению суммарного объема притока и стока к удвоенному объему водохранилища, равнялся 1.33, а за вегетационный период (май–октябрь) – 0.57 [28].

Вегетация фитопланктона началась рано и проходила бурно. Весенний пик биомассы даже в медленно прогреваемом центральном районе водохранилища зарегистрирован в самом начале мая при наибольшем для года содержании хлорофилла „а“ – 40 мкг/л (рис. 1). К концу мая развитие фитопланктона на всей акватории шло на убыль, а в начале июля после непродолжительного, но четко выраженного минимума (с концентрациями хлорофилла „а“ 1–4 мкг/л) наблюдался новый подъем его биомассы. Интенсивный прогрев воды способствовал тому, что летний пик фитопланктона сформировался раньше обычного – в последней декаде июля. Образовался он за счет синезеленых, которые по своему вкладу в общую биомассу не уступали диатомовым [1]. В Волжском плесе концентрация пигментов измерялась более высокими, чем весной, величинами – 30–40 мкг/л хлорофилла „а“. Достаточно большой она была и в Главном плесе – 10–20 мкг/л хлорофилла „а“, но здесь она не достигала уровня, наблюдавшегося во время весеннего пика. Обращало на себя внимание низкое содержание феофигментов или их полное отсутствие, т.е. измеренное количество хлорофилла соответствовало его содержанию в клетках фитопланктона. Отмеченная в июле концентрация пигментов поддерживалась в течение всего августа, а на большинстве станций Главного плеса также в сентябре и октябре. На тех же станциях, где в сентябре происходило снижение количества пигментов, в октябре наблюдался новый подъем. Высоким (10–30 мкг/л хлорофилла „а“) оно оставалось и в начале ноября, в момент замерзания водохранилища. Осенью в Главном плесе, наиболее подверженном усилившемуся к этому времени ветровому перемешиванию, обнаружено много феофигментов – до 49% от суммы с чистым хлорофиллом „а“.

1973 г. тоже был маловодным, с очень малоснежной зимой и теплой весной, но более прохладным, чем в предыдущем году, летом (табл. 1). Солнечная и жаркая погода стояла только в первой половине лета. Во второй половине лета и осенью наблюдались сильные ветры и дожди. Безледный период совпадал с обычными сроками. Приток воды не достигал нормы из-за создавшегося еще в предыдущем году дефицита влаги в почве, и уровень водохранилища был значительно ниже НПУ [17, 18]. Коэффициент условного водообмена в среднем за год оценивался минимальной величиной –

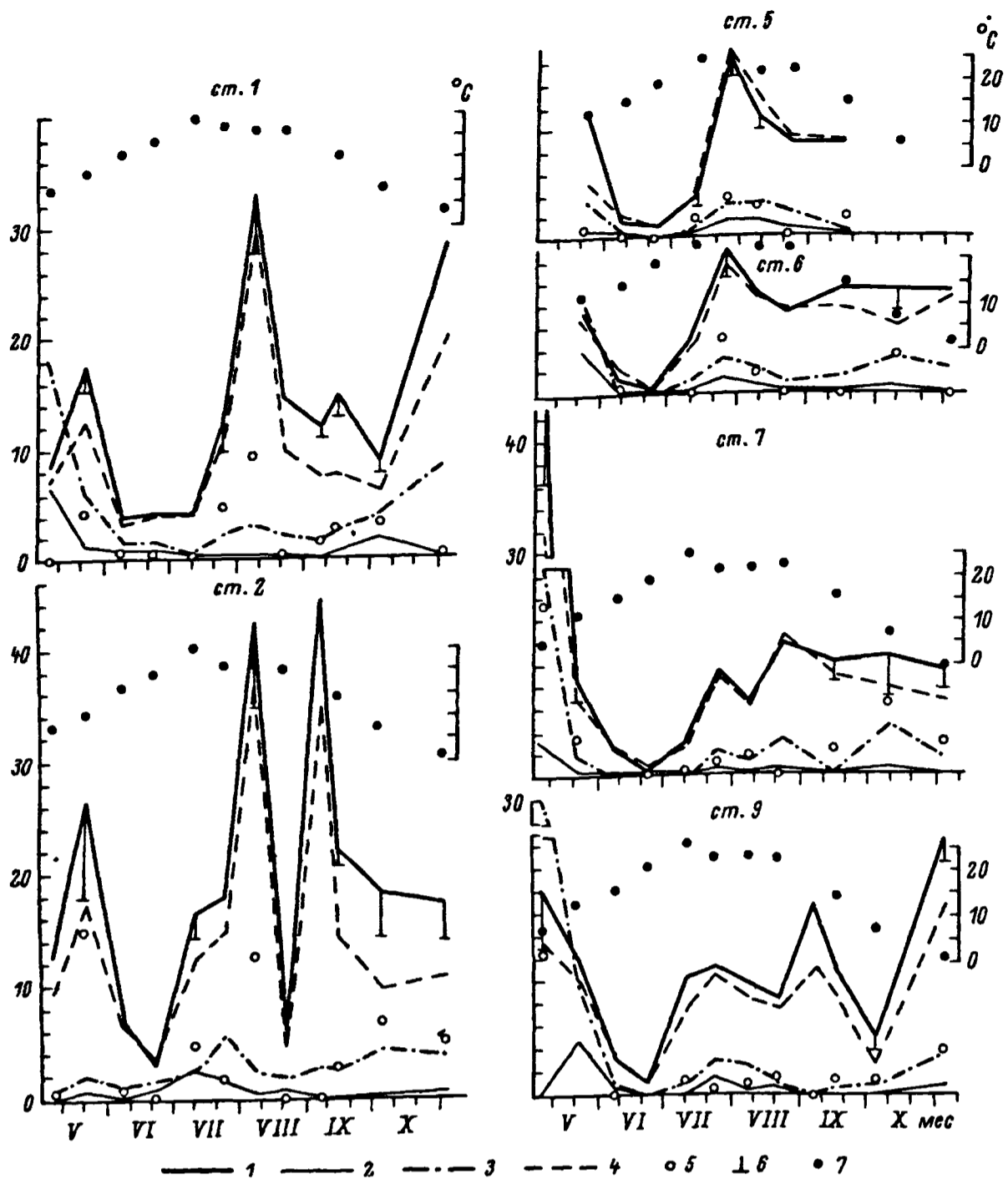


Рис. 1. Содержание пигментов фитопланктона в водохранилище в 1972 г.

1 - хлорофилл „а“; 2 - хлорофилл „b“; 3 - хлорофилл „с“; 4 - каротиноиды; 5 - феопигменты; 6 - чистый хлорофилл „а“ (снижение концентрации хлорофилла за счет исключения феопигментов); 7 - температура поверхностного слоя воды. По оси ординат слева направо: концентрации пигментов (хлорофиллы, мкг/л и каротиноиды, мкг SPU /л). SPU - условная единица массы пигментов, приравняваемая к 1 г.

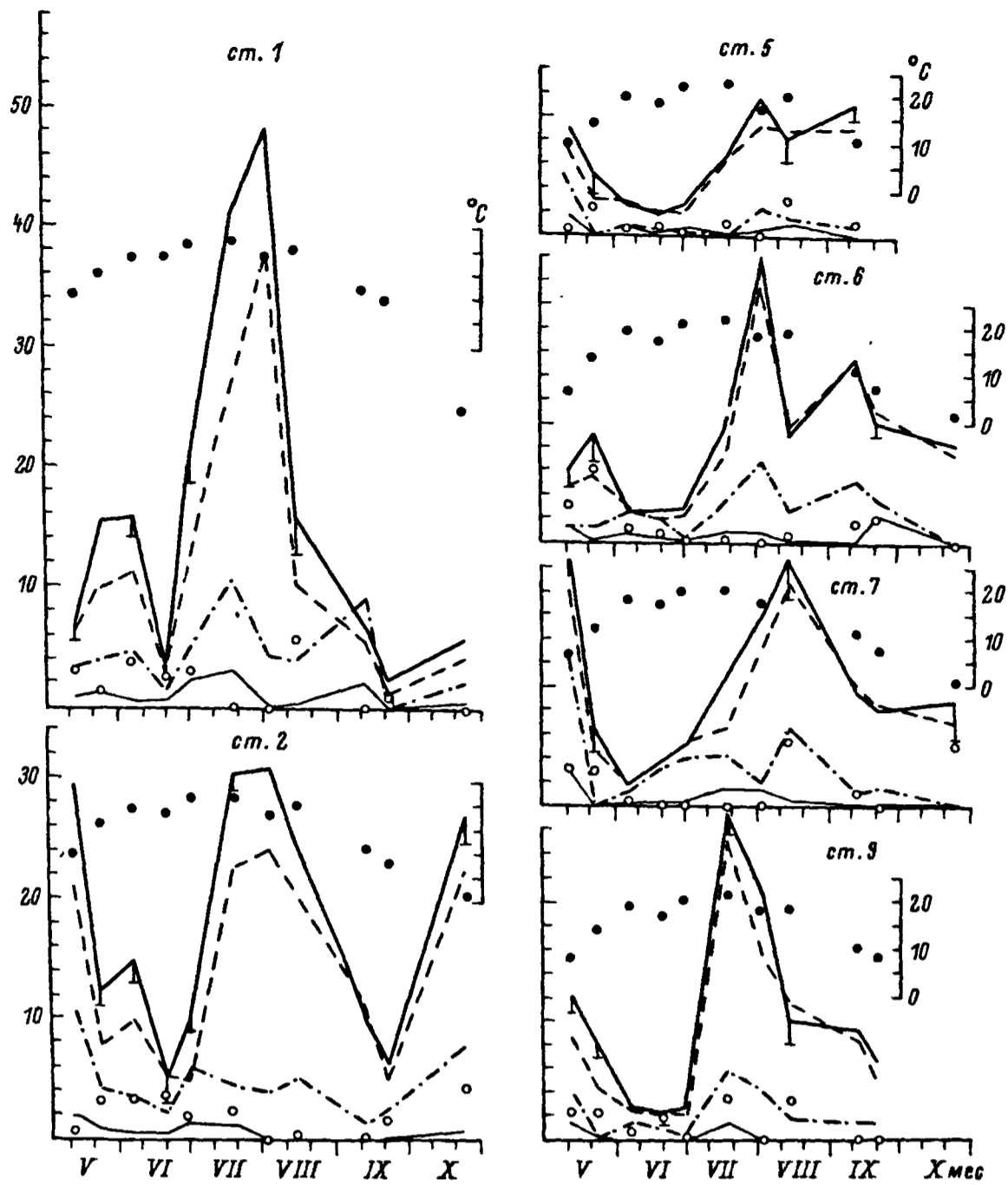


Рис. 2. Содержание пигментов фитопланктона в водохранилище в 1973 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

1,24, но за период открытой воды был несколько выше, чем в 1972 г., - 0,63 [28].

Начальный этап вегетации проходил так же бурно, как и в предыдущем году. Зимой наблюдалось подледное „цветение“ воды [15]. Весенний пик фитопланктона на большей части акватории был отмечен в начале мая при концентрации хлорофилла „а“ 10-50 мг/л и сравнительно небольшом количестве фео пигментов (рис. 2). Летний пик фитопланктона проявился рано тоже при высоком содержании

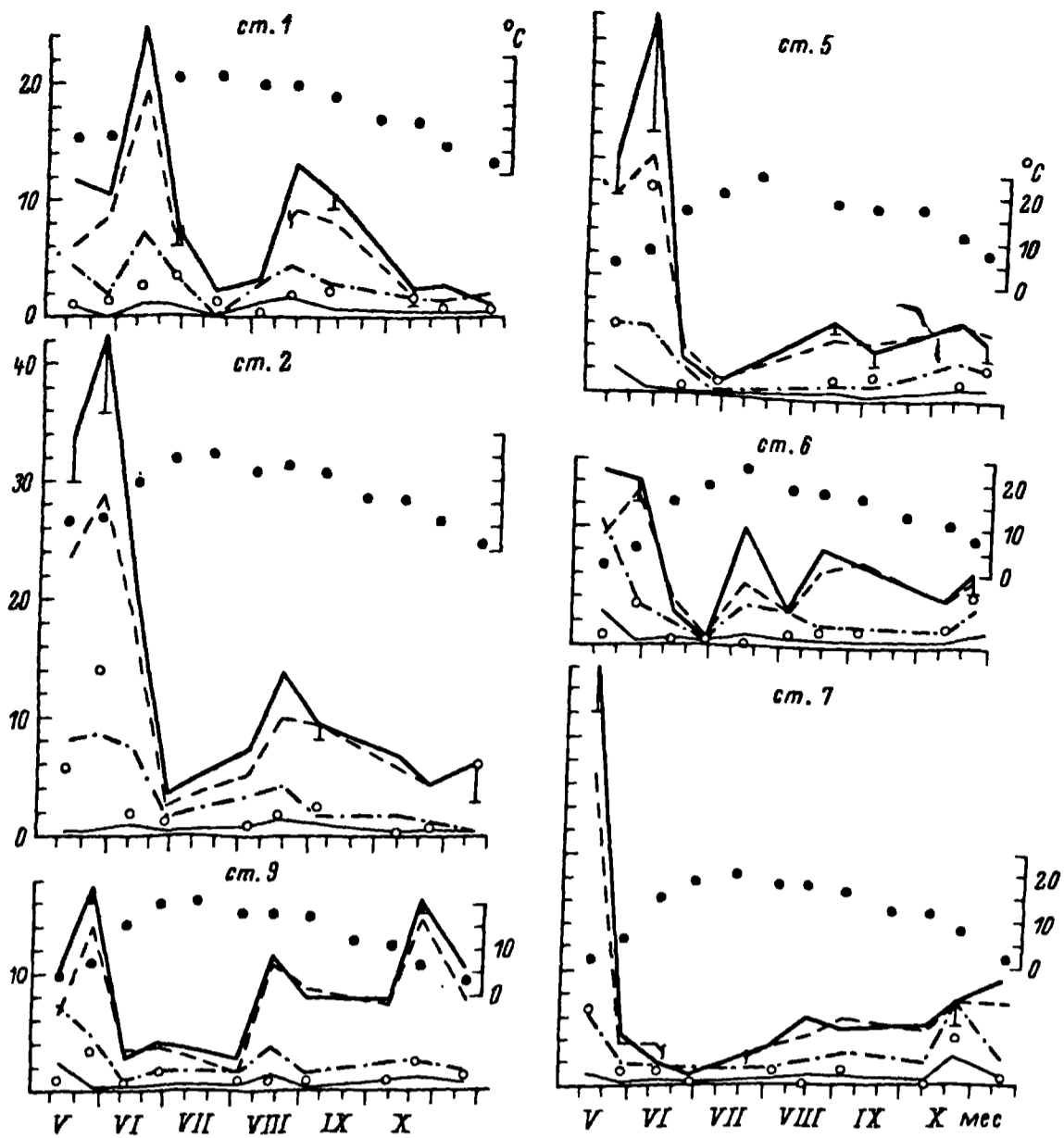


Рис. 3. Содержание пигментов фитопланктона в водохранилище в 1974 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

хлорофилла „а“ (20–50 мкг/л) и почти полном отсутствии фео-пигментов. Выражен он был отчетливее, чем в предыдущем году, особенно на станциях Главного плёса. Со второй половины августа, когда погода стала дождливой и ветреной, повсюду происходило снижение количества пигментов (до 8–15 мкг/л хлорофилла „а“), продолжавшееся в течение сентября и октября. Осенний пик на большинстве станций не прослеживался. Исключение составлял нижний участок Волжского плёса, где непосредственно перед ледоставом была отмечена вспышка фитопланктона при концентрации хлорофилла „а“ около 20 мкг/л.

1974 г. характеризовался умеренно холодной зимой, затяжной и ветреной весной, теплыми летом и осенью (табл. 1). Особенно

теплым и сухим был сентябрь, когда наблюдалось много солнечных дней и температура воды превышала обычную. Более высокой, чем в это же время в другие годы, оставалась температура воды и в течение следующих осенних месяцев с типично дождливой погодой. Поддержанию повышенной температуры в водохранилище во второй половине лета и осенью способствовало отсутствие в это время сильных ветров. Благодаря продолжительному и высокому весеннему половодью приток воды был близок к норме, и уровень водохранилища при максимальном наполнении лишь немногим не достигал НПУ. Затянувшаяся весна обусловила позднее вскрытие водохранилища, а теплой осенью задерживалось его замерзание, и безледный период длился дольше, чем обычно, до конца ноября [18, 19]. Коэффициент условного водообмена в среднем за год (1.42) и за 6 мес (май-октябрь) безледного периода (0.7) был выше, чем в предыдущие 2 года.

Вегетация фитопланктона в 1974 г. запаздывала. Весенний пик его биомассы на большинстве станций сформировался лишь во второй половине мая-начале июня. Концентрация хлорофилла „а“ в это время измерялась такими же высокими величинами, как в предыдущие годы, — от 20 до 40 мкг/л (рис. 3). Правда, в случае максимальных из них отмечено много феопигментов (15-18 мкг/л, или 30-40%) на станциях 2 и 5, которые находятся в районе торфянистых массивов, размывающихся под действием характерного для данного периода интенсивного ветрового перемешивания. В дальнейшем фитопланктон вегетировал значительно слабее, несмотря на то что погода стала теплой и менее ветреной. Летний пик его биомассы на большей части акватории так и не прослеживался — концентрация хлорофилла „а“ не превышала 10 мкг/л. Благодаря теплой затянувшейся осени вегетация продолжалась долго, хотя протекала она довольно вяло и при незначительном содержании пигментов — 1-10 мкг/л хлорофилла „а“.

1975 г. характеризовался относительно теплой зимой и ранней очень теплой и сухой весной (табл. 1). Такая погода способствовала очищению водоема ото льда на полмесяца раньше обычного и раннему его прогреву: уже в начале мая температура воды в поверхностном горизонте превышала 10 °С. Весеннее половодье было высоким, но непродолжительным, и приток воды в водохранилище в этот период не достигал нормы. Уровень водохранилища при максимальном наполнении на 1 м был ниже НПУ. Летние месяцы были умеренно теплые и солнечные с маловетреной погодой и достаточным количеством осадков. Очень теплым и сухим был сентябрь. Но в октябре произошло резкое похолодание, что привело к раннему выхолаживанию водных масс и установлению ледостава [19, 20]. Из-за сравнительно небольшого притока воды как с весенним половодьем, так и в остальное время коэффициент условного водообмена водохранилища за вегетационный период (май-октябрь) был сравнительно небольшим — 0.59, но в среднем за год (1.56) превышал значения, полученные для предыдущих 3 лет. В течение большей части безледного периода обращала на себя внимание понижен-

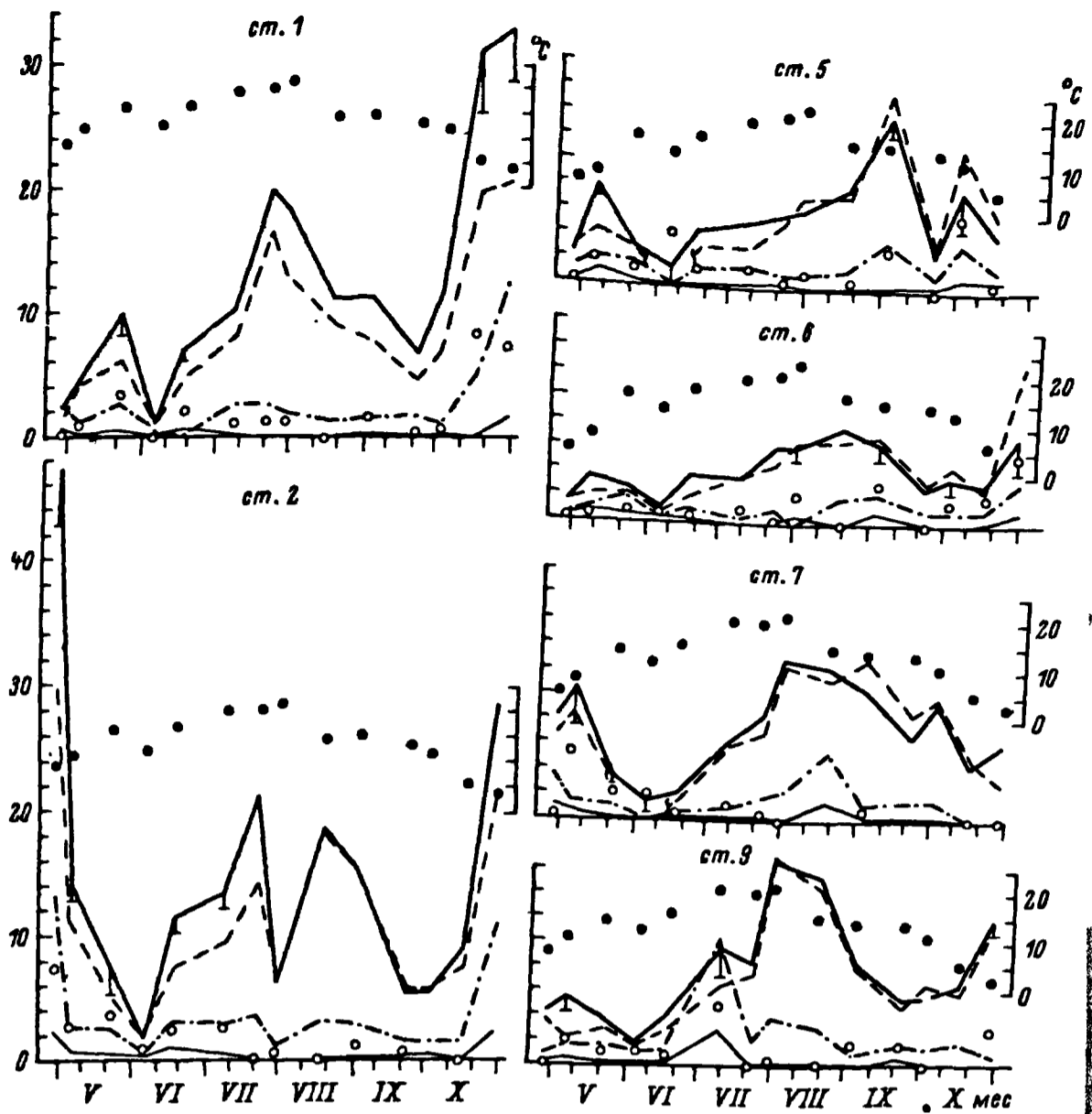


Рис. 4. Содержание пигментов фитопланктона в водохранилище в 1975 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ная прозрачность воды – не более 100–150 см по диску Секки против 120–280 см в предшествующие годы.

Интенсивное нарастание биомассы фитопланктона началось в апреле, а в конце месяца или в первых числах мая на большинстве станций ее величины были максимальными. Однако проявились максимумы нерезко. Только на ст. 2 было зарегистрировано соизмеримое с наблюдавшимся в тот же период предыдущих лет содержание хлорофилла „*a*“ (45 мкг/л) (рис. 4). На остальной акватории водохранилища количество хлорофилла „*a*“ составляло всего 4–10 мкг/л, причем наибольшее, отмеченное на ст. 7, совпадало с высоким содержанием феопигментов (5 мкг/л). Период раннелетнего минимума прослеживался уже в начале июня и отличался незна-

чительными концентрациями хлорофилла „ α “ (1–2 мкг/л), а в Главном плёсе еще и при повышенном содержании феопигментов (50–100% от суммы с чистым хлорофиллом „ α “). Новое нарастание количества пигментов началось со второй декады июня, однако происходило оно медленно, в течение всего июля. Концентрация хлорофилла „ α “ в сформировавшемся в конце июля–середине августа максимуме составляла лишь 10–20 мкг/л. В сентябре на всей акватории количество хлорофилла уменьшилось, но в первой половине октября при теплой погоде в Волжском плёсе и примыкающем к нему участке Главного плёса зарегистрирована еще одна интенсивная вспышка фитопланктона (до 30 мкг/л хлорофилла „ α “). На станциях Главного плёса в это время было отмечено превышение содержания каротиноидов над хлорофиллом „ α “ и много феопигментов.

1976 г. – многоводный прохладный год с умеренно холодной зимой, затяжной весной, нежарким дождливым летом и ранней осенью (табл. 1). Особенно пасмурными и холодными были июль и август. Температура воды в поверхностном слое не достигала обычных значений. Уровень воды поддерживался близким к нормальному. Несмотря на прохладную весну, вскрытие водохранилища наблюдалось в типичные сроки, но замерзание произошло раньше, и безледный период был короче, чем обычно [20, 21]. Коэффициент условного водообмена водохранилища как в среднем за год (1.97), так и за 6 мес безледного периода (0.92) измерялся максимальными для исследуемых лет величинами, которые приближаются к характерным для многоводной фазы цикла колебаний увлажненности [28]. Водные массы, как и в 1975 г., характеризовались пониженной прозрачностью (100–150 см по диску Секки).

Основные фазы вегетации фитопланктона в этом году оказались сдвинутыми на более поздние сроки. Весенний максимум биомассы сформировался лишь в конце мая, раннелетний минимум в начале июля, а летний максимум во второй половине августа. Оба максимума были отчетливыми, и концентрация хлорофилла „ α “ колебалась от 10 до 50 мкг/л (рис. 5).

В период ослабления весенней вегетации, а также последующего уменьшения биомассы на всех станциях было обнаружено много феопигментов, без которых раннелетний минимум и соответственно предшествующий ему первый максимум хлорофилла выявились бы еще более резко. Осенний пик фитопланктона не прослеживался. Во второй половине лета и осенью на большинстве станций Главного плёса, а также ближайшей из Волжского плёса, наблюдалось превышение содержания каротиноидов над хлорофиллом „ α “.

Из приведенных данных видно, что в годы с антициклональным характером погоды в течение большей части вегетационного периода, как в 1972 г., проявляются все три максимума хлорофилла „ α “, соответствующие интенсивной вегетации весенних, летних и осенних форм фитопланктона. В другие годы наблюдаются, как правило, два пика – весенний и летний (или летне-осенний). Первый пик почти всегда хорошо выражен, выделяется высокими

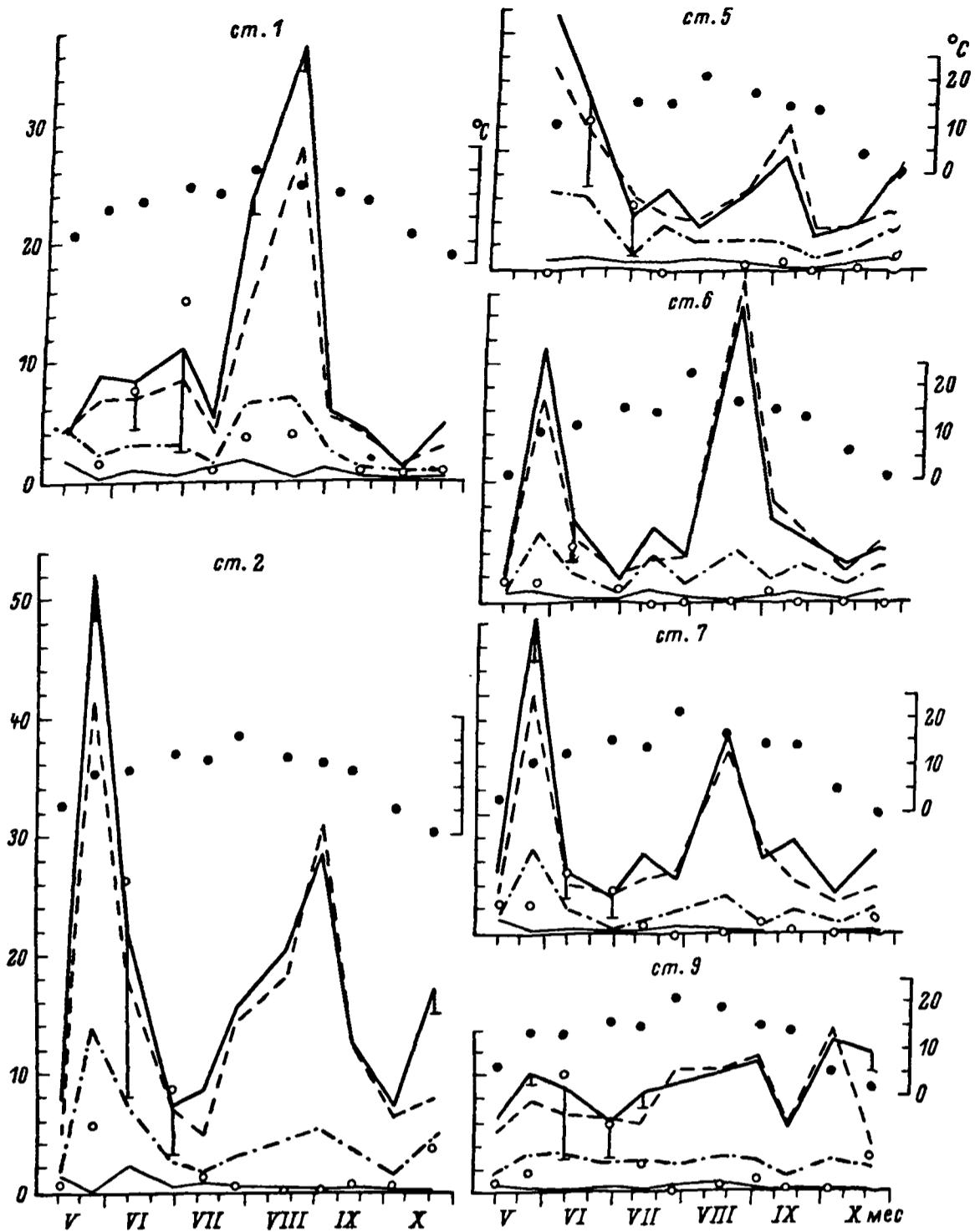


Рис. 5. Содержание пигментов фитопланктона в водохранилище в 1976 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

концентрациями хлорофилла „ α “ и в годы с разными характером весны и скоростью прогревания водных масс отличается приуроченностью к более раннему (1975 г.) или позднему (1974 г.) сроку и иногда продолжительностью. Время, к которому приурочен весенний пик, определяется температурными условиями в водоеме

Т а б л и ц а 2

Среднее содержание хлорофилла „ α ” в Рыбинском водохранилище в годы исследований, мкг/л

Плёт	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.
Главный	10.0 \pm 1.0	8.6 \pm 0.6	7.6 \pm 0.6	6.2 \pm 0.4	8.3 \pm 0.7
Волжский	15.6 \pm 1.5	16.0 \pm 1.7	9.4 \pm 1.4	12.4 \pm 1.6	14.5 \pm 2.5
Главный + Волжский	10.6 \pm 1.0	9.5 \pm 1.0	7.8 \pm 0.6	6.9 \pm 0.4	9.1 \pm 0.7

(рис. 1-5), причем в главном плёсе температура при этом бывает ниже (2-8 °С), чем в Волжском (8-12 °С). В т о р о й п и к менее выражен и не четко связан с гидрометеорологическими условиями конкретного периода. Так, в летние периоды 1973 и 1976 гг., резко различающиеся по условиям водности, термического и ветрового режима, содержание хлорофилла изменялось сходным образом, а умеренно теплым летом 1974 г. летний пик вообще не отмечался.

Осенняя вспышка фитопланктона (хлорофилла „ α ”) наблюдается лишь при устойчивой солнечной погоде (1975 г.), и от температуры воды зависит в меньшей степени, чем весенняя. Затяжная осень и позднее замерзание водохранилища способствуют более длительной вегетации фитопланктона, хотя уровень содержания хлорофилла при этом обычно сравнительно невысок.

В сезонном ходе хлорофиллов „ b ” и „ c ” и в общем уровне их содержания закономерных изменений за годы исследований не обнаруживается. Только в периоды весеннего и позднеосеннего пиков фитопланктона, основную долю которого составляют диатомовые, можно наблюдать увеличение свойственного этим водорослям хлорофилла „ c ”. Повышенные концентрации этого пигмента бывают и во время летнего пика фитопланктона, если он создается тоже за счет диатомовых. Сезонные колебания хлорофилла „ b ” вообще не сочетаются с изменениями биомассы фитопланктона (хлорофилла „ α ”). Наибольшие концентрации хлорофилла „ b ” наблюдаются летом, когда обычно увеличивается обилие зеленых водорослей, но это не всегда совпадает с пиком хлорофилла „ α ”.

Средние за безледный период величины содержания хлорофилла „ α ” в разные годы составляют 7-12 мкг/л (табл. 2) и различаются меньше, чем за определенные сроки. Межгодовые различия этих величин, за исключением относящихся к 1975 и 1976 гг., статистически недостоверны. При этом следует иметь в виду, что оцениваемые по данным 2-метрового слоя величины хлорофилла в годы с ослабленным ветровым режимом в летнее время, как в 1972-1973 гг., могут быть несколько завышены (табл.3). Тогда пределы колебания данных отдельных лет еще меньше.

В Волжском плёсе среднее за безледный период в большинстве случаев лет содержание хлорофилла выше, чем в Главном. Исключение составляет 1974 г., когда это различие недостоверно. В от-

Т а б л и ц а 3

Сравнение концентраций хлорофилла „а“ в верхнем 2-метровом слое и во всей толще воды, мкг/л

Дата (скорость ветра, м/с)	Слой воды, м	Станция					
		1	2	5	6	7	9
		Глубина, м					
		11-12	12-14	6-7	9-10	8-9	7-9
12-13 У	0-2	7.1	29.6	9.2	6.2	20.6	12.1
(4.6-6.8)	0-дно	7.1	30.8	10.5	6.6	19.3	12.9
23-24 У	0-2	15.4	12.6	5.0	9.4	6.4	8.1
(3.3-4.0)	0-дно	8.7	12.2	10.0	8.9	5.2	11.5
6-7 У1	0-2	16.0	14.8	2.6	2.6	1.8	2.7
(3.4-5.0)	0-дно	10.4	13.6	4.2	1.9	4.1	3.3
20-21 У1	0-2	3.2	5.0	1.8	2.6	3.8	2.2
(4.2-6.4)	0-дно	2.2	6.5	1.0	1.4	3.1	2.2
30 У1-1 У11	0-2	20.0	10.0	2.6	2.9	4.8	2.6
(4.2-5.0)	0-дно	6.1	4.2	2.0	1.8	2.7	2.1
18-20 У11	0-2	41.2	30.4	-	9.6	11.4	27.4
(3.2-4.4)	0-дно	19.4	17.0	-	7.4	7.5	14.0

дельные сроки Волжский плёс оказывался богаче Главного и по средним величинам содержания пигмента, но погрешности оценки этих средних иногда весьма значительные - до 60%. В Главном плёсе, где большее число станций наблюдения и водная масса более однородная, погрешности осреднения данных отдельных сроков наблюдений не превышают 40%. То же относится и к средним для всей акватории, основную часть которой составляет Главный плёс.

По сравнению с предшествующими годами (табл. 4) общий уровень содержания хлорофилла в водохранилище в 1972-1976 гг. повысился. В наибольшей степени это выражено в Волжском плёсе. В 1958 г. среднее за безледный период содержание хлорофилла в Волжском плёсе было такое же, как в Главном, в 1969-1971 гг. оно повысилось на 30%, а в 1972-1976 гг. стало почти вдвое выше по сравнению с Главным.

Самое резкое повышение содержания хлорофилла произошло в 1972 г. Высоким оно оставалось и в 1973 г. В 1974-1975 гг. уровень содержания пигментов несколько понижался, но в 1976 г. наметился новый подъем.

Межгодовые изменения в период исследований наиболее заметны в Главном плёсе. Здесь тенденция к снижению содержания хлорофил-

Т а б л и ц а 4

Среднее за безледный период содержание хлорофилла „а“ в водохранилище в прежние годы, мкг/л

Год	Главный плёс	Волжский плёс	Главный и Волжский плёсы	Литературный источник
1958	6.6	6.5	6.6	[22]
1969	4.1	7.4	4.5*	[10]
1970	3.4	5.6	3.7*	[11]
1971	6.7	7.9	6.6*	[11]

* Вычислены по данным цитированных работ,

ла обнаруживалась уже в 1973 г., минимальные значения, сходные с таковыми 1971 г., отмечались в 1975 г. В Волжском же плёсе даже самое низкое для исследованного периода количество пигментов, полученное в 1974 г., больше, чем в 1971 г.

Высокий уровень содержания хлорофилла „а“ в 1972 г. был достигнут за счет проявления всех сезонных пиков фитопланктона – весеннего, летнего и осеннего при рекордных величинах концентраций пигмента – в среднем для плёсов соответственно 22–31 мкг/л, 17–37 и 14–23 мкг/л. В 1973 г. такая же ситуация наблюдалась только в Волжском плёсе. В Главном же плёсе в период весеннего пика фитопланктона концентрация хлорофилла была ниже (в среднем 12 мкг/л), чем в 1972 г., хуже прослеживался и осенний пик.

Бурному развитию фитопланктона в 1972 г. способствовало благоприятное сочетание интенсивного поступления солнечной радиации в водную толщу со слабым ее ветровым перемешиванием (табл. 1). В таких условиях происходил усиленный прогрев исследуемого освещенного слоя воды водохранилища. Кроме того, фитопланктон большую часть дня мог находиться в пределах этого слоя, т.е. активно фотосинтезировать. Важно, что такая ситуация складывалась в летние месяцы, когда развиваются теплолюбивые формы фитопланктона, положительно реагирующие на повышение температуры. 1975 г. тоже отличался интенсивной солнечной радиацией (табл. 1). Однако основное ее поступление и соответственно прогревание водной толщи было приурочено к самому началу безледного периода, когда в водоеме преобладали холодолюбивые формы водорослей. В таком случае весенний максимум фитопланктона проявился слабо, и средний уровень содержания хлорофилла в водохранилище оказался невысоким.

Вегетационные сезоны исследованных лет сильно отличались по водности (табл. 1). Объем поверхностного притока за апрель–октябрь колебался от минимального (12 км³) в 1972 г. до характер-

ного для многоводных лет (29 км^3) в 1976 г. При этом сравнительно мало изменялось соотношение объема водоема и стока из него, т.е. время пребывания воды в водохранилище оставалось примерно одинаковым.

С одной стороны, можно предположить, что в многоводные 1974 и 1976 гг. была выше биогенная нагрузка на водохранилище, при расчете которой, как известно, учитывается объем поступившей воды. Показано, что в многоводные годы увеличивается вынос минеральных элементов с водосборной площади [29]. При повышенной водности обнаружено и увеличение концентраций некоторых биогенных элементов (общего фосфора) в речных притоках [27]. Дополнительным источником биогенных веществ в многоводные 1974 и 1976 гг. могли стать залитые участки осушной зоны с остатками обильных зарослей высшей растительности, образовавшихся в предшествующие вегетационные сезоны. При таких условиях в водохранилище следовало бы ожидать интенсивной вспышки фитопланктона. Однако этого не наблюдалось даже в довольно теплом и солнечном 1974 г.

Правда, известно, что многие из поступающих с поверхностным стоком биогенных элементов, в частности фосфор, мигрируют вместе со взвесью [6], которая, попадая в водохранилище, быстро оседает [13]. Кроме того, питательные вещества перехватываются высшими водными растениями, распространенными преимущественно в речных плёсах [2], или фитопланктоном, тоже создающим здесь более высокую биомассу, чем в Главном плёсе [11, 23]. В результате содержащиеся в воде притоков биогенные элементы могут не дойти до основной части водохранилища Главного плёса. С другой стороны, в Рыбинском водохранилище, как и в других мелководных перемешиваемых водоемах [7], существенную роль в снабжении фитопланктона питательными веществами играют, очевидно, внутренние источники — взмученные со дна частицы или не успевший осесть детрит. Об этом свидетельствуют данные расчета биогенноудерживающей способности донных отложений водохранилища, оказавшейся ниже, чем в соседних, менее подверженных ветровому перемешиванию, водоемах [14]. В таких условиях тоже может не ощущаться влияния биогенных элементов, поступающих с водным притоком.

Среднее за безледный период содержание дериватов хлорофилла — феопигментов в годы исследований различалось мало — 16–23% от суммы с чистым хлорофиллом „ α ”

Год	Содержание феопигментов
1972	16.2 ± 2.1
1973	16.0 ± 2.9
1974	21.2 ± 2.2
1975	23.1 ± 2.3
1976	19.2 ± 1.2

В отдельные сроки оно варьировало значительно – от нулевых значений до 50–80%. Повышенные величины характерны для 1975–1976 гг., особенно первой половины лета 1976 г., характеризующейся пасмурной погодой и усиленным ветровым режимом.

Перемешиванию водных масс в мелководных водоемах придается большое значение как фактору взмучивания детрита и других содержащих феопигменты частиц с растительными остатками [3, 9, 30, 36]. Определенная роль отводится и солнечной радиации, способствующей разрушению феопродуктов хлорофилла [35, 41].

Чтобы оценить зависимость отмеченных в разные годы различных феопигментов от обоих факторов, рассматривались данные по среднему содержанию феопигментов в наиболее подверженном действию волн Главном плесе, по скорости ветра и падающей на поверхность водоема суммарной солнечной радиации. Скорость ветра осреднялась по результатам измерений в открытом водохранилище через каждые 3 ч в течение 2 сут – накануне и в день наблюдений, солнечная радиация за предшествующие 5 дней, включая день наблюдений (рис. 6).

В результате выявилось снижение количества феопигментов в водохранилище в первую половину лета 1972 и 1973 гг., когда интенсивное поступление солнечной энергии сопровождалось сравнительно спокойным ветровым режимом. Это снижение лучше прослеживалось по данным проб из эвфотической зоны, чем тотальных, собиравшихся одновременно в 1973 г. Отчетливее оно выражено и в 1972 г., в котором сочетание интенсивной солнечной радиации со слабым ветром оказалось наиболее устойчивым. Причем процентное содержание феопигментов оставалось невысоким даже в период раннелетнего минимума фитопланктона, когда оно обычно возрастает за счет увеличения доли детритных источников феопродуктов хлорофилла. Этим подчеркивается разрушающее действие солнечного света, которому, как считается [41], подвергается только отмерший растительный материал. В вегетационный период умеренно солнечных и ветреных 1974 и 1975 гг. закономерных изменений в содержании феопигментов не происходило. Увеличение количества последних, отмеченное ненастным летом 1976 г., было приурочено к наиболее дождливому и ветреному периоду, отличавшемуся еще и пониженной прозрачностью воды в водохранилище.

Полученные результаты свидетельствуют об определяющем влиянии солнечного света на содержание феопигментов в водоеме. Ветровое перемешивание играет более подчиненную роль. От него лишь зависит устойчивость освещенного слоя воды, что служит необходимым условием эффективного действия света в процессе разрушения феопигментов. Характерное для периодов с антициклонным характером погоды совпадение повышенного фона солнечной радиации и ослабленного ветрового режима, очевидно, способствует снижению количества феопигментов, как это наблюдалось в 1972 г.

Влияние ветрового перемешивания на поступление в водную толщу феопигментов из донных отложений в Рыбинском водохранилище

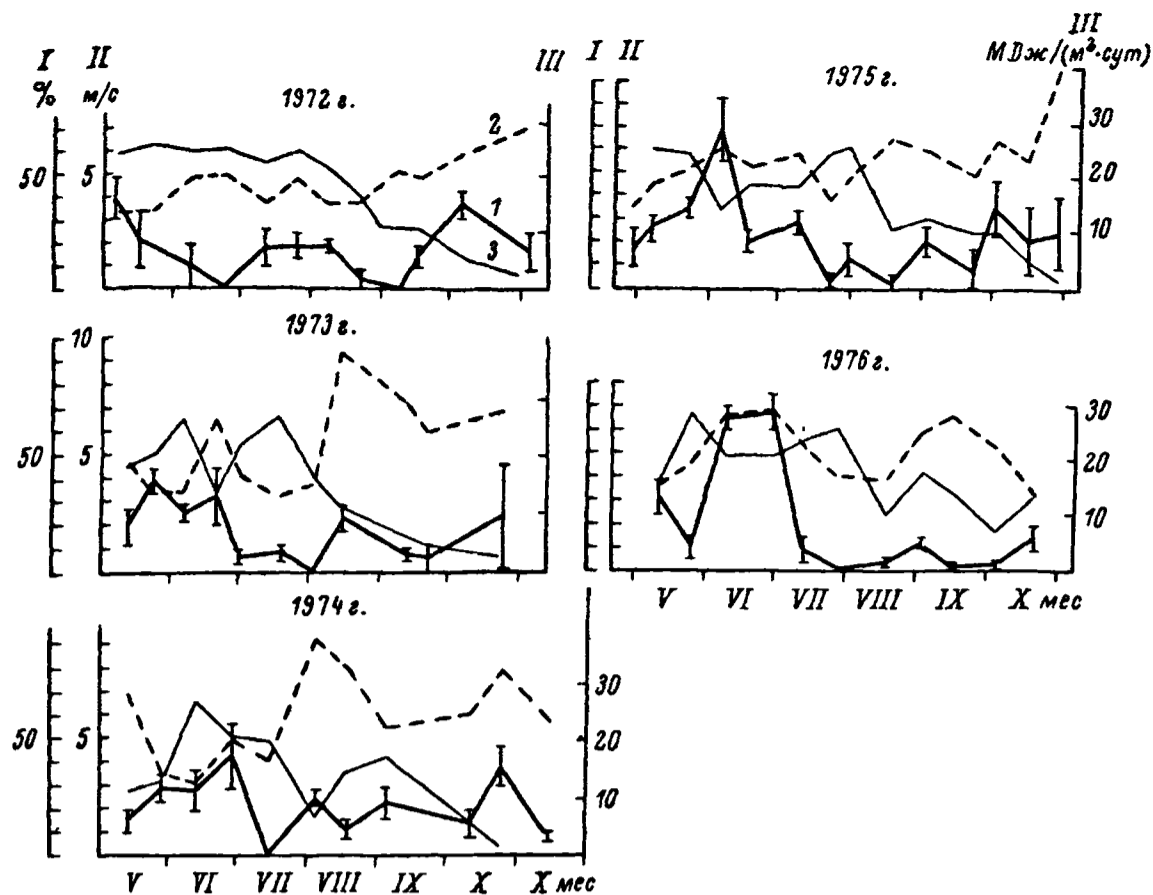


Рис. 6. Содержание феопигментов в Главном плёсе в зависимости от условий ветрового режима и поступления солнечной радиации.

По оси ординат: слева – феопигменты, % от суммы с чистым хлорофиллом „ α “, в слое 0–2 м (I), скорость ветра (II); справа – суммарная солнечная радиация (III).

представляется не столь существенным, как предполагалось в предыдущих работах [9, 11]. Закономерных изменений количества феопигментов в водной толще в зависимости от степени ее ветрового перемешивания по результатам настоящих исследований не прослеживается. Например, во второй половине лета 1973 г. скорость ветра в среднем за сутки увеличивалась до 10 м/с. При таком ветре большая часть водной массы водохранилища перемешивается до дна [5], и следовало бы ожидать значительного возрастания процентного содержания феопигментов за счет взмученных донных отложений, чего, однако, не происходило (рис. 6).

Роль гидродинамического фактора здесь, по-видимому, больше сводится к тому, чтобы препятствовать оседанию содержащих феопигменты частиц, а не способствовать обогащению ими водной толщи за счет взмучивания со дна. Тем более что донные отложения в полностью перемешиваемых районах водохранилища вообще бедны органическим веществом [12]. Поступление феопигментов под действием волн возможно лишь из размываемых торфяников, что и наблюдалось в районах таких участков.

Содержание каротиноидов измерялось близкими с хлорофиллом „ α ” величинами, но их количественное соотношение не оставалось постоянным. В начальный период исследований (1972–1973 гг.) хлорофилла в большинстве случаев было больше, чем каротиноидов, в 1975–1976 гг. часто более высоким становилось содержание каротиноидов (рис. 1–5).

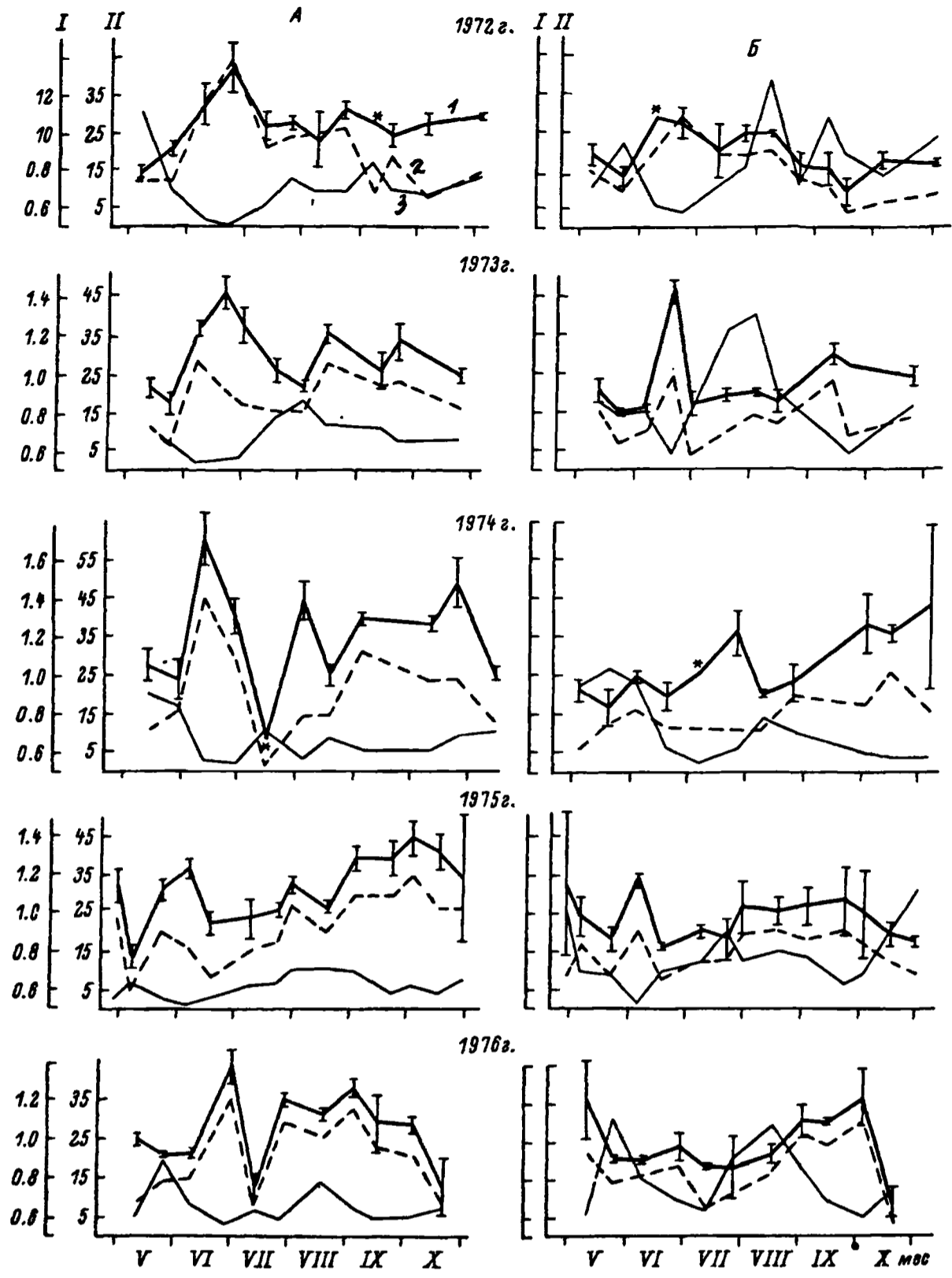
Соотношение между каротиноидами и хлорофиллом широко применяется для характеристики физиологического состояния фитопланктона и условий его обитания. Повышение доли каротиноидов считается признаком ухудшения состояния и условий, что связывается с замедлением синтеза хлорофилла или усилением его распада. Судят об этом по отношению концентраций каротиноидов и хлорофилла „ α ” — C_k/C_{chl} или оптических плотностей в максимумах поглощения пигментов — E_{430}/E_{665} , E_{480}/E_{664} .

Заметим, что отношение C_k/C_{chl} , заимствованное из работ по физиологии растений, не вполне правомерно применять к данным анализа смешанного экстракта пигментов из-за неопределенностей измерения в нем абсолютного содержания каротиноидов. Как известно, для вычисления их концентраций в экстракте из разных водорослей применяются две различные формулы. Они основаны на различающихся в 2.5 раза коэффициентах экстинкции фукоксантина и бета-каротина, каждый из которых свойствен лишь водорослям определенных систематических отделов. Результаты расчета по этим формулам удовлетворительны только в случае явного преобладания в фитопланктоне представителей тех или иных отделов, содержащих в качестве основного каротиноида фукоксантин (диатомовые, пиррифитовые, золотистые водоросли) или бета-каротин (зеленые, сине-зеленые). Поскольку в работах на природном материале такое условие соблюдается редко, полученные величины концентраций каротиноидов в той или иной степени (до 2.5 раз) отличаются от абсолютного их содержания.

Отношение экстинкций, лишенное указанных неопределенностей, кажется более корректной и главной сравнимой характеристикой доли зеленых и желтых пигментов в сообществах планктонных водорослей. Поэтому широкое распространение получил так называемый пигментный индекс E_{430}/E_{665} Маргалефа [33], несмотря на неоднократно отмечаемые слабые его стороны [40]. Чтобы обойти некоторые из них, предложено экстинкцию для каротиноидов отсчитывать при длине волны 480 нм, где хлорофилл практически ничего не поглощает. В таком случае лучше отражается количественное соотношение зеленых и желтых пигментов независимо от состава фитопланктона [39].

В настоящей работе рассматривались отношения E_{480}/E_{665} и C_k/C_{chl} . Последнее взято для сравнения с ранее полученными данными, представленными в виде отношения концентраций [10, 11].

В сезонном ходе величин отношений зеленых и желтых пигментов обнаруживаются два подъема — в июне, в период раннелетнего минимума фитопланктона, и в конце лета — осенью. Последний тоже обычно приурочен к моментам понижения биомассы и лучше выра-



Т а б л и ц а 5

Средние за безледный период величины отношения E_{480}/E_{665} в водохранилище

Плѣс	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.
Главный	1,05±0,02	1,10±0,02	1,21±0,02	1,14±0,02	1,08±0,02
Волжский	0,88±0,02	0,96±0,01	1,06±0,04	0,96±0,03	0,97±0,03

жен в годы с отчетливым спадом между летним и осенним пиками фитопланктона (рис. 7).

Обратная зависимость между оцениваемым по хлорофиллу количеством фитопланктона и соотношением желтых и зеленых пигментов отмечалась многими авторами, исследовавшими их в годовом цикле, а также в водоемах разной продуктивности [4, 8, 11, 24, 25, 39]. Некоторые авторы повышение доли каротиноидов связывают с неблагоприятным состоянием клеток фитопланктона из-за недостатка биогенных веществ. Однако лишь в немногих работах это подтверждается экспериментально [32, 39]. В одной из них [39] предлагается градация величин пигментного отношения E_{480}/E_{664} в зависимости от обеспеченности водорослей соединениями азота: при отсутствии азотного дефицита оно не более 1,4, при умеренном дефиците от 1,4 до 2,4, при крайнем выше 2,4.

Если придерживаться этой градации, следует считать, что во все годы наблюдений в Рыбинском водохранилище практически не ощущается недостатка соединений азота для фитопланктона — пигментное отношение редко превышает 1,4. Однако можно заметить, что в отдельные сроки наблюдений (рис. 7) и в среднем за безледный период (табл. 5) в более продуктивном по фитопланктону Волжском плесе оно достоверно ниже по сравнению с Главным; в 1972–1973 гг. — ниже, чем в 1974–1975 гг.

Таким образом, в зависимости от гидрометеорологических условий года различаются сезонный ход содержания хлорофилла „ a ” и его максимальный уровень, доля его феопроизводных, соотношение с желтыми пигментами. Наибольшее содержание хлорофилла наблюдается в периоды с антициклональным характером погоды, т.е. при сочетании ослабленного ветрового режима с повышенной солнечной радиацией и соответственно интенсивным прогревом воды. При этом основное количество хлорофилла содержится в фитопланктоне, поскольку в такие периоды уменьшается вклад детритного

Рис. 7. Сезонные колебания соотношения желтых и зеленых пигментов и содержания хлорофилла „ a ” в Главном (А) и Волжском (Б) плесах.

По оси ординат — I отношения E_{480}/E_{665} (1), $C_k/C_{хл}$ (2), относительные единицы; II — содержание хлорофилла „ a ”, мкг/л (3). По оси абсцисс — месяцы. Приводятся арифметические средние; E_{480}/E_{665} — с ошибкой; с такой же ошибкой получены средние $C_k/C_{хл}$; погрешность осреднения данных по хлорофиллу обсуждалась выше.

источника феопигментов, разрушающихся в условиях повышенной облученности и устойчивости водной толщи.

Зависимость содержания пигментов фитопланктона от ветрового, термического и радиационного режимов в отдельности прослеживается хуже. Отмечено лишь влияние температуры на формирование весеннего пика фитопланктона. Совершенно не выявляется роль условий водного режима, по которым столь резко различаются исследованные годы.

Среднее за безледный период содержание хлорофилла тоже выше в годы (1972–1973 гг.) с устойчивым сочетанием слабого ветра и интенсивного поступления солнечной радиации в течение значительной части вегетационного сезона, что относится как к наименее продуктивному в продолжение всех исследованных лет участку водохранилища – Главному плёсу, так и к высоко продуктивному Волжскому плёсу. Однако различия среднегодовых величин содержания хлорофилла, как и доли его феопроизводных и соотношения с желтыми пигментами, более сглажены по сравнению с отмеченными в конкретные сроки. Это позволяет сделать вывод о сравнительно небольшом влиянии естественных межгодовых колебаний гидрометеорологических условий на характерный для конкретного вегетационного сезона уровень продуктивности фитопланктона в водоеме.

Л и т е р а т у р а

1. Башкатова Е.Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям в 1971–1972 гг. – В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 84–105.
2. Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. – В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966, с. 162–189.
3. Бульон В.В. Содержание феопигментов в планктоне. – Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 3, с. 62–70.
4. Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983. 150 с.
5. Буторин Н.В., Литвинов А.С. Расчет коэффициентов турбулентного обмена в Рыбинском водохранилище. – В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968, с. 250–258.
6. Былинкина А.А., Петухова Л.А. Поступление соединений фосфора в Рыбинское водохранилище с местным стоком и сточными водами. – В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 35–42.
7. Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Об источниках поступления фосфора в Шекснинское водохранилище. – В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983, № 58, с. 62–65.

8. Д а в ы д о в а И.К. Каротиноиды и пигментный индекс. - В кн.: Первичная продукция в Братском водохранилище. М., 1983, с. 123-138.
9. Е л и з а р о в а В.А. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971, № 12, с. 9-14.
10. Е л и з а р о в а В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. - Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 2, с. 23-33.
11. Е л и з а р о в а В.А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Биология и систематика низших организмов. Л., 1978, с. 103-121.
12. З а к о н н о в В.В., З и м и н о в а Н.А. Осадконакопление и аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях Рыбинского водохранилища. - В кн.: Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982, с. 68-81.
13. З и м и н о в а Н.А. Факторы, определяющие количество и состав взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Круговорот веществ и энергия в озерных водоемах, М., 1967, с. 124-131.
14. З и м и н о в а Н.А. О возможности применения модели к оценке поступления биогенов в донные отложения верхневолжских водохранилищ. - В кн.: Взаимодействие между водой и седиментами в озерах и водохранилищах. Л., 1984, с. 206-213.
15. К у з ь м и н Г.В., Б а л о н о в И.М. О подледном цветении воды Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974, № 21, с. 21-25.
16. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах (дополнение к гидрологическому ежегоднику, т. 4, вып. 1-3). 1972 г. Горький, 1973. 250 с.
17. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах (дополнение к гидрологическому ежегоднику, т. 4, вып. 1-3). 1973 г. Горький, 1974. 244 с.
18. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах (дополнение к гидрологическому ежегоднику, т. 4, вып. 1-3). 1974 г. Горький, 1975. 244 с.
19. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах (дополнение к гидрологическому ежегоднику, т. 4, вып. 1-3). 1975 г. Горький, 1976. 226 с.
20. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах (дополнение к гидрологическому ежегоднику, т. 4, вып. 1-3). 1976 г. Горький, 1977. 216 с.
21. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах (дополнение к гидрологическому ежегоднику, т. 4, вып. 1-3). 1977 г. Горький, 1978. 226 с.
22. П ы р и н а И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Иваньковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в

- зависимости от некоторых факторов. – В кн.: Производство и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1966, с. 249–270.
23. Пырина И.Л., Башкатова Е.Л., Сигарева Л.Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища. – В кн.: Гидробиологический режим мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 106–132.
 24. Пырина И.Л., Елизарова В.А. Сравнительная характеристика водоемов различного трофического уровня по содержанию хлорофилла. – В кн.: Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев, 1980, с. 100–109.
 25. Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в Иваньковском водохранилище в 1973–1974 гг. – В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с. 3–17.
 26. Пырина И.Л., Сметанин М.М. Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона. – В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 144–155.
 27. Стравинская Е.А. Изменение режима озера за период исследований в связи с хозяйственной деятельностью на водосборе. – В кн.: Эвтрофирование мезотрофного озера. Л., 1980, с. 44–58.
 28. Фомичев И.Ф., Литвинов А.С. Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водообмен и уровень. – Вод. ресурсы, 1980, № 4, с. 108–119.
 29. Шилькрот Г.С. Типологические изменения режима озер в условиях культурных ландшафтов. М., 1979. 168 с.
 30. Glooschenko W.A., Moore J.E., Volleweider R.A. Spatial and temporal distribution of chlorophyll „a” and pheopigments in surface waters of Lake Erie. – J. Fish. Res. Board Canada, 1974, vol. 31, N 3, p. 265–274.
 31. Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. – Limnol., Oceanogr., 1967, vol. 12, N 2, p. 343–346.
 32. Mannу B.A. The relationship between organic nitrogen and the carotenoid to chlorophyll „a” ratio in five freshwater phytoplankton species. – Limnol., Oceanogr., 1969, vol. 14, N 1, p. 69–79.
 33. Margaleff R. Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations. – Verh. Intern. Vereinig. Limnol., 1964, vol. 15, pt 1, p. 169–175.

34. M a r k e r A.F.H., N u s h E.A., R a i H.,
R i e m a n n B. The measurement of photosyn-
thetic pigments in freshwaters and standartisa-
tion of methods : Conclusions and recommenda-
tions. - Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.,
Stuttgart, 1980, H. 14, S. 91-106.
35. M o r e t h C.M., Y e n t s c h C.S. The
role of chlorophyllase and light in the decompo-
sition of chlorophyll from marine phytoplankton. -
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1970, vol. 4, N 3,
p. 238-249.
36. M o s s B. A note on the estimation of chloro-
phyll „a" in freshwater algal communities. - Lim-
nol., Oceanogr., 1967, vol. 12, N 2, p. 340-342.
37. P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D.H.
Discussion of spectrophotometric determination of
marine plant pigments with revised equations for
ascertaining chlorophylls and carotenoids. -
J. Mar. Res., 1963, vol. 21, N 3, p. 155-163.
38. S c o r - U n e s c o. Determination of photosynthe-
tic pigments. - In: Determination of photosynthetic
pigments in sea-water. Paris, 1966, p. 9-18.
(Monographs on oceanographic methodology; N 1).
39. W a t s o n R.A., O s b o r n e P.L. An
algal pigment ratio as an indicator of the nitrogen
supply to phytoplankton in three Norpholk broads.-
Freshwater Biol., 1979, vol. 9, N 6, p. 585-594.
40. W i n e r R.W. Seasonal changes in biotic di-
versity and in Margalef's pigment ratio in a
small pond. - Verh. Intern. Vereinig. Limnol.,
1969, vol. 17, pt 1, p. 503-510.
41. Y e n t s c h C.S. Distribution of chlorophyll
and phaeophytin in the open ocean. - Deep-Sea
Res., 1965, vol. 12, N 5, p. 653-666.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПИГМЕНТОВ ФИТОПЛАНКТОНА
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (1977-1979 гг.)

Настоящая работа продолжает ряд начатых в 1969 г. регулярных наблюдений за содержанием растительных пигментов в Рыбинском водохранилище с целью контроля за развитием в нем фитопланктона [8-10] (см. наст. кн., с. 66-90). Как и в предыдущие годы, сбор материала проводился в период открытой воды с мая по октябрь дважды в месяц на 6 станциях, расположенных в Волжском и Главном плёсах. Пробы фитопланктона отбирали метровым пластмассовым батометром тотально из слоя 0-2 м. Анализ пигментов выполняли по стандартной спектрофотометрической методике [24] с последующим расчетом концентраций хлорофиллов по формулам Джефри и Хамфри [18], растительных каротиноидов по Парсонсу и Стрикланду [23], феопигментов по Лоренцу [20]. Средние концентрации хлорофилла „а“ для отдельных плёсов и всего водоема рассчитывали как средневзвешенные с учетом объема слоя 0-2 м при уровне водохранилища в момент наблюдения и интервалов времени между наблюдениями [12].

Годы исследований, идущие за закончившейся в 1976 г. маловодной фазой прошлого цикла внутривековых колебаний общей увлажненности [14], отличались высокой водностью. По другим же гидрометеорологическим характеристикам отдельные годы несколько различались.

1977 г. характеризовался ранней теплой весной и умеренно теплым летом. В октябре температура воздуха была ниже нормы, а в конце октября-ноябре, напротив, выше обычного. Это привело к раннему вскрытию и позднему замерзанию водоема и соответственно большей, чем обычно, продолжительности безледного периода - с 29 апреля по 28 ноября.¹ Весенний поверхностный приток вод в водохранилище приближался к норме. Половодье было растянутым. Уровень не достигал нормального подпорного горизонта (НПГ) даже при максимальном наполнении в июне (рис. 1, а). Наибольшее

¹ Сроки замерзания и вскрытия приводятся по данным Рыбинской гидрометобсерватории (РГМО) для пункта Брейтово.

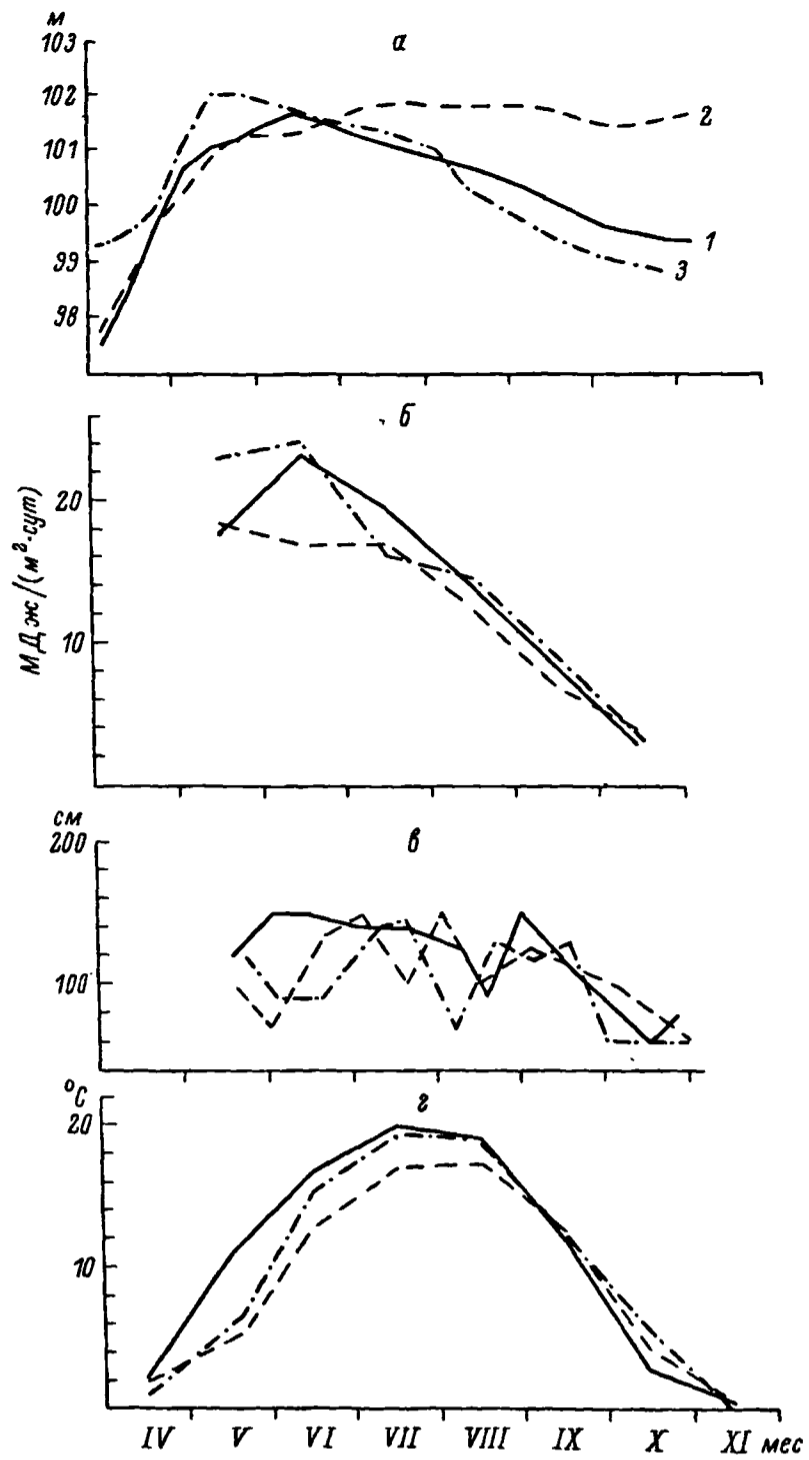


Рис. 1. Средние месячные: уровни водохранилища (а), энергия падающей суммарной солнечной радиации (б), температура воды (г), прозрачность в день наблюдения (в).

1 - 1977 г.; 2 - 1978 г.; 3 - 1979 г.

поступление солнечной радиации отмечалось в июне (рис. 1, б). Максимальный прогрев водных масс в середине июля был близок к средним значениям (рис. 1, г). Период открытой воды характеризовался умеренной ветровой деятельностью, лишь в августе–сентябре отмечались штормовые ветры [4, 11]. Наблюдения в основном велись при спокойной погоде. Прозрачность воды в редких случаях была ниже 100–110 см (рис. 1, в). Коэффициент условного водообмена, рассчитанный как отношение суммы объемов притока и стока² к удвоенному объему водохранилища, составил в среднем за год 2.01, что характерно для начавшейся многоводной фазы [14].

В 1977 г. сбор материала в Волжском плёсе был начат сразу же после вскрытия водоема. Это позволило проследить начальный этап вегетации весеннего фитопланктона, когда концентрация основного фотосинтетического пигмента хлорофилла „а“ составляла не более 2 мкг/л. Весенний максимум при концентрации хлорофилла 18–20 мкг/л здесь сформировался в первой половине июня (рис. 2). На большинстве станций Главного плёса этот максимум был отмечен раньше, в середине мая, при концентрации хлорофилла 8–13 мкг/л. Во второй половине июня–начале июля содержание пигмента на всех станциях уменьшалось до 3–4 мкг/л. В июле–августе оно опять возросло до 13–19 мкг/л в Главном плёсе и до 42–49 мкг/л в Волжском. В конце октября наблюдалось снижение концентрации пигмента до 2–5 мкг/л, которое в Волжском плёсе происходило быстро и резко, а в Главном более плавно.

Содержание дополнительных пигментов было гораздо ниже: хлорофилла „b“ от следовых концентраций до 2–3 мкг/л, хлорофилла „с“ – от 0.5 до 5 мкг/л при наибольших значениях в период весеннего, а в Волжском плёсе и летнего максимумов фитопланктона.

Содержание каротиноидов составило 2–12 мк SPU/л весной, 2–30 – летом и 2–18 мк SPU/л осенью. Как правило, оно повторяло сезонный ход хлорофилла „а“ при более низких по сравнению с ним значениях весной и в первой половине лета, близких или более высоких в конце лета и осенью (рис. 2).

Отношение концентраций каротиноидов и хлорофилла „а“ весной изменялось от 0.40 до 0.96 (табл. 1) при средних значениях 0.53 в период нарастания содержания основного пигмента и 0.77 в период спада. Летом это отношение несколько возросло – при лимитах 0.66–1.07 его средние значения составили 0.80 и 0.92 соответственно в периоды увеличения и уменьшения количества хлорофилла „а“. И, наконец, осенью средняя величина отношения была самая высокая – 1.38 при размахе на отдельных станциях от 0.81 до 1.82.

Содержание продуктов распада хлорофилла феопигментов невелико, как правило, 1–3 мкг/л, в отдельных случаях до 5 мкг/л. Последняя величина обычно отмечалась в период весеннего максимума фитопланктона. Количество феопигментов составляло от 20–30 до 50–60% от суммы с „чистым“ хлорофиллом (табл. 2).

² Данные по притоку и стоку получены в РГМО.

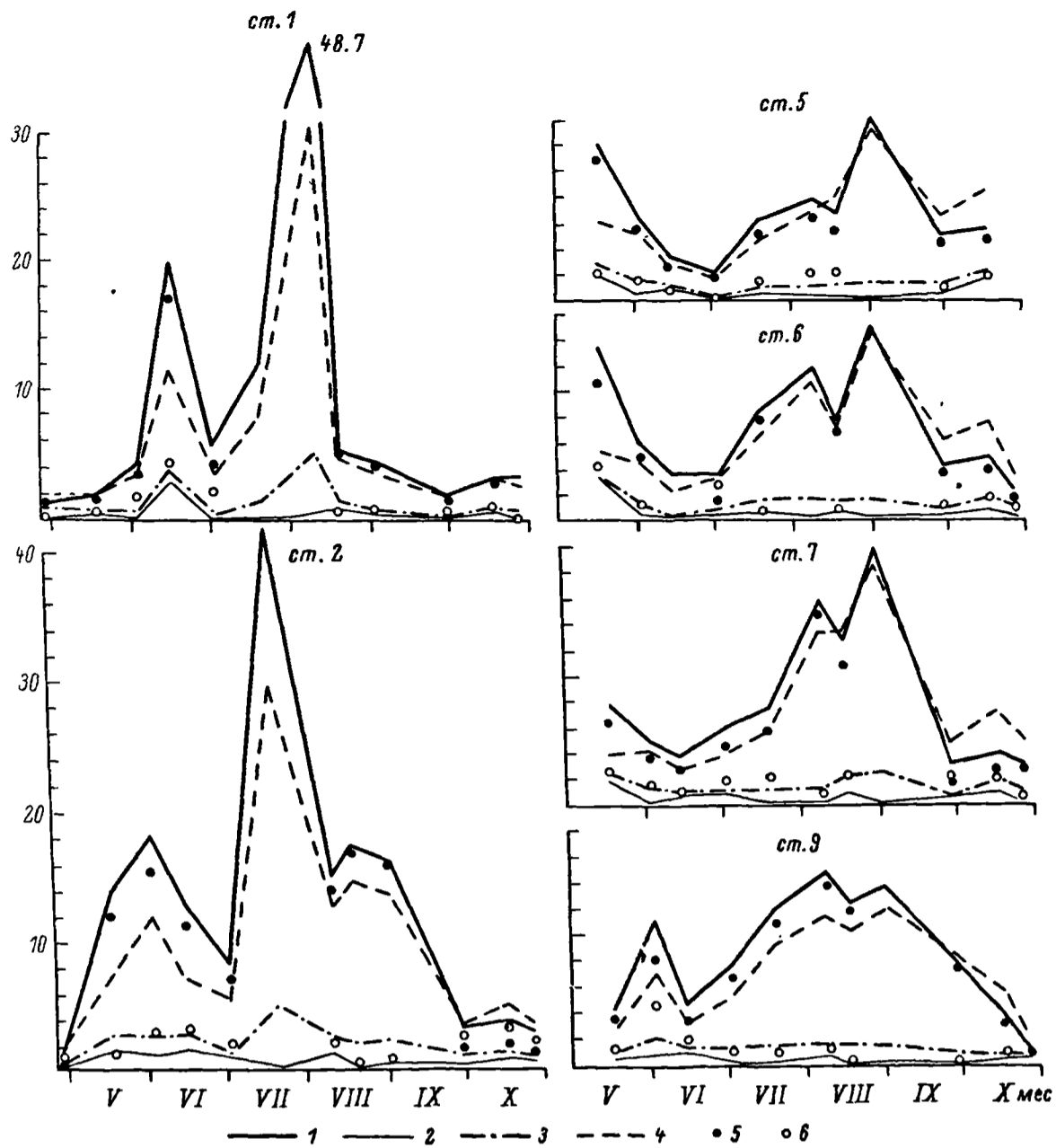


Рис. 2. Содержание пигментов на станциях Рыбинского водохранилища в 1977 г.

Ст. 1 - Коприно; ст. 2 - Молога; ст. 5 - Измайлово; ст. 6 - Средний Двор; ст. 7 - Наволок; ст. 9 - Брейтово. 1 - хлорофилл „а“; 2 - хлорофилл „b“; 3 - хлорофилл „С“; 4 - каротиноиды; 5 - „чистый“ хлорофилл „а“; 6 - феопигменты. По оси ординат - концентрации хлорофиллов и феопигментов, мкг/л, каротиноидов, мк SPU /л.

Т а б л и ц а 1
Средние величины отношения концентраций каротиноидов и хлорофилла в плёсах

Плёт	1977 г.				
	17 У	2 У1	14 У1	1 УII	19 УII
Волжский Главный	0.65±0.11	0.76±0.1	0.57±0.02	0.66±0.01	0.68±0.02
	0.51±0.05	0.76±0.05	0.66±0.04	0.81±0.07	0.77±0.02
	1978 г.				
	18 У	1 У1	22 У1	4 УII	20 УII
Волжский Главный	1.34±0.25	0.86±0.02	0.89±0.03	0.87±0.05	1.13±0.1
	0.83±0.05	0.98±0.02	0.98±0.02	0.80±0.07	1.24±0.07
	1979 г.				
	22 У	4 У1	19 У1	10 УII	20 УII
Волжский Главный	0.71±0.05	0.89±0.01	0.93±0.06	1.20±0.06	0.79±0.05
	0.79±0.02	0.92±0.02	1.22±0.05	1.28±0.08	1.12±0.07

Т а б л и ц а 2
Среднее содержание феопигментов в плёсах, % от суммы с хлорофиллом „а“

Плёт	1977 г.				
	17 У	2 У1	14 У1	1 УII	19 УII
Волжский Главный	30±13	28±8	20±0	27.5±5.5	-
	25.2±2.8	28.5±3.4	31.±4.4	26.2±12.2	15.5±4.6
	1978 г.				
	18 У	1 У1	22 У1	4 УII	20 УII
Волжский Главный	-	28.3±12.9	51.±7.5	32.8±3.7	17.3±3.3
	10.6±3.8	33±10.2	50.5±5.3	19.6±7.3	47.6±10.1
	1979 г.				
	22 У	4 У1	19 У1	10 УII	20 УII
Волжский Главный	23.2±2.6	32.8±4.2	35.5±7.5	35.2±9.3	33.8±2.6
	16.5±2.8	30.8±2.4	42.1±3.8	29.5±8.3	30.7±3.3

1978 г. характеризовался холодной затяжной весной, прохладным и дождливым летом, но теплой осенью. Начало и конец безледного периода (4 мая–19 ноября) были такими же, как и по средним многолетним наблюдениям [2]. Повышенное количество осадков весной и летом обеспечило высокую приточность в водохранилище, и его уровень сохранялся близким к НПУ в течение необычно длительного периода – с июля по октябрь (рис. 1, а). Поступление солнечной радиации на поверхность водоема было гораздо ниже, чем в 1977 и 1979 гг. (рис. 1, б), прогрев водной толщи шел медленно, среднемесячная температура воды летом не превышала 17.4 °С (рис. 1, г) [4, 5]. Волнение в открытой части водохранилища было сильнее обычного, в связи с чем прозрачность воды

$(\bar{X} \pm m_x)$

	9 VIII	18 VIII	1 IX	29 IX	17 X	27 X
	0.73±0.1 0.86±0.03	0.84±0.01 1.02±0.08	0.80±0.02 0.94±0.02	1.12±0.01 1.36±0.11	1.21±0.1 1.58±0.09	1.08±0.26 1.63±0.04

	2 VIII	16 VIII	4 IX	21 IX	4 X	1 XI
	0.94±0.01 0.96±0.02	0.98±0.04 1.19±0.04	0.90±0.02 1.04±0.02	0.92±0.03 1.27±0.03	1.25±0.06 1.48±0.09	1.05±0.1 1.47±0.03

	7 VIII	21 VIII	4 IX	18 IX	2 X	24 X
	0.87±0.02 1.28±0.06	0.88±0.05 1.12±0.04	1.03±0.03 1.07±0.04	1.14±0.08 1.16±0.04	1.29±0.08 1.31±0.1	0.92±0.02 1.19±0.13

 $(\bar{X} \pm m_x)$

	9 VIII	18 VIII	1 IX	29 IX	17 X	27 X
	13 12.7±5.8	5±4 15±5.2	16 -	48.5±13.5 24.2±10.9	45.5±18.5 31±4	17±16 22.7±10

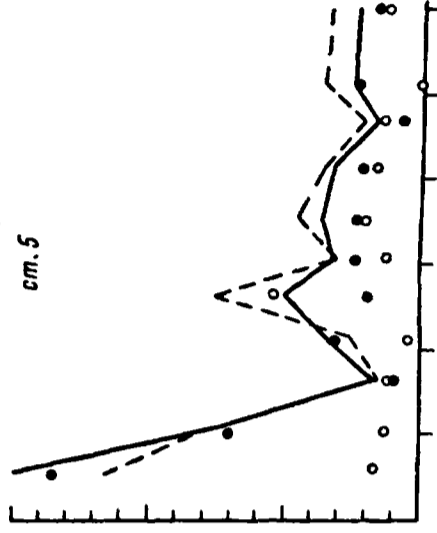
	2 VIII	16 VIII	4 IX	21 IX	4 X	1 XI
	19.2±8.2 16.4±3.9	28.2±6 34.2±6	30.8±3.8 18.1±7.1	50.±6 44.6±6	45.8±4 8.8±6.4	25.8±4.7 47.1±6.5

	7 VIII	21 VIII	4 IX	18 IX	2 X	24 X
	35.2±0.6 48.2±4.3	26.8±6 26.2±5.7	18.3±11.5 8.2±2.4	40.0±19.6 21.5±7.5	49.5±3.6 55.8±7.9	33.8±3.4 42.3±4.6

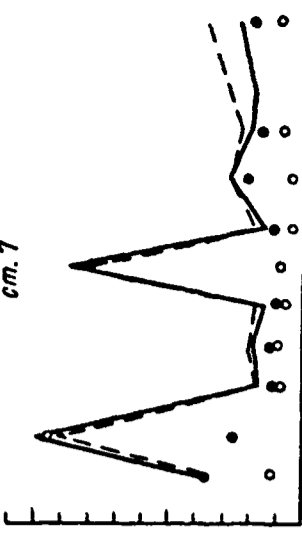
в Главном плёсе в большинстве случаев не превышала 100 см (рис. 1, в). Наблюдения в основном велись в штормовую погоду. Коэффициент условного водообмена в среднем за год составил 1,94.

Как и в предыдущем году наблюдения в Волжском плёсе были начаты сразу же после вскрытия водохранилища, а в Главном в середине мая. В развитии фитопланктона также отмечены весенний и летний максимумы (рис. 3). При этом концентрация хлорофилла достигала в Волжском плёсе 25 мкг/л, ее уменьшение отмечалось только в конце июня. В Главном плёсе наибольшие концентрации (18–30 мкг/л) отмечены в середине мая–начале июня. Развитие летних форм фитопланктона, как и в предыдущем году, приходилось на июнь–сентябрь, но максимальные концентрации хлорофилла при

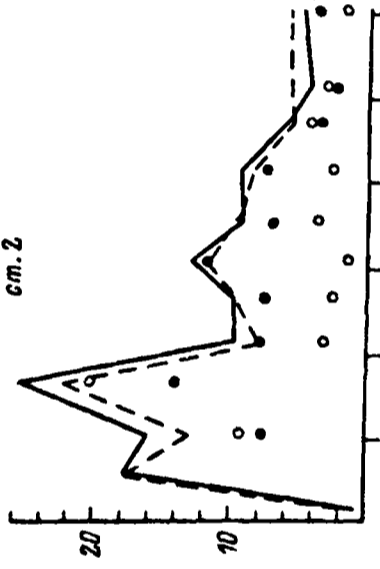
1978 a.
cm. 5



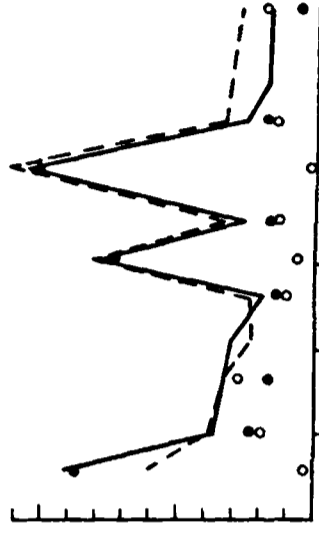
cm. 7



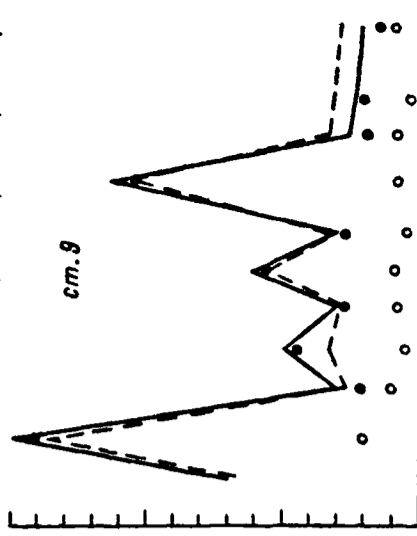
cm. 2



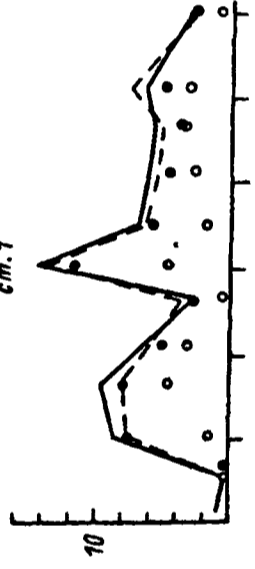
cm. 6



cm. 9



cm. 1



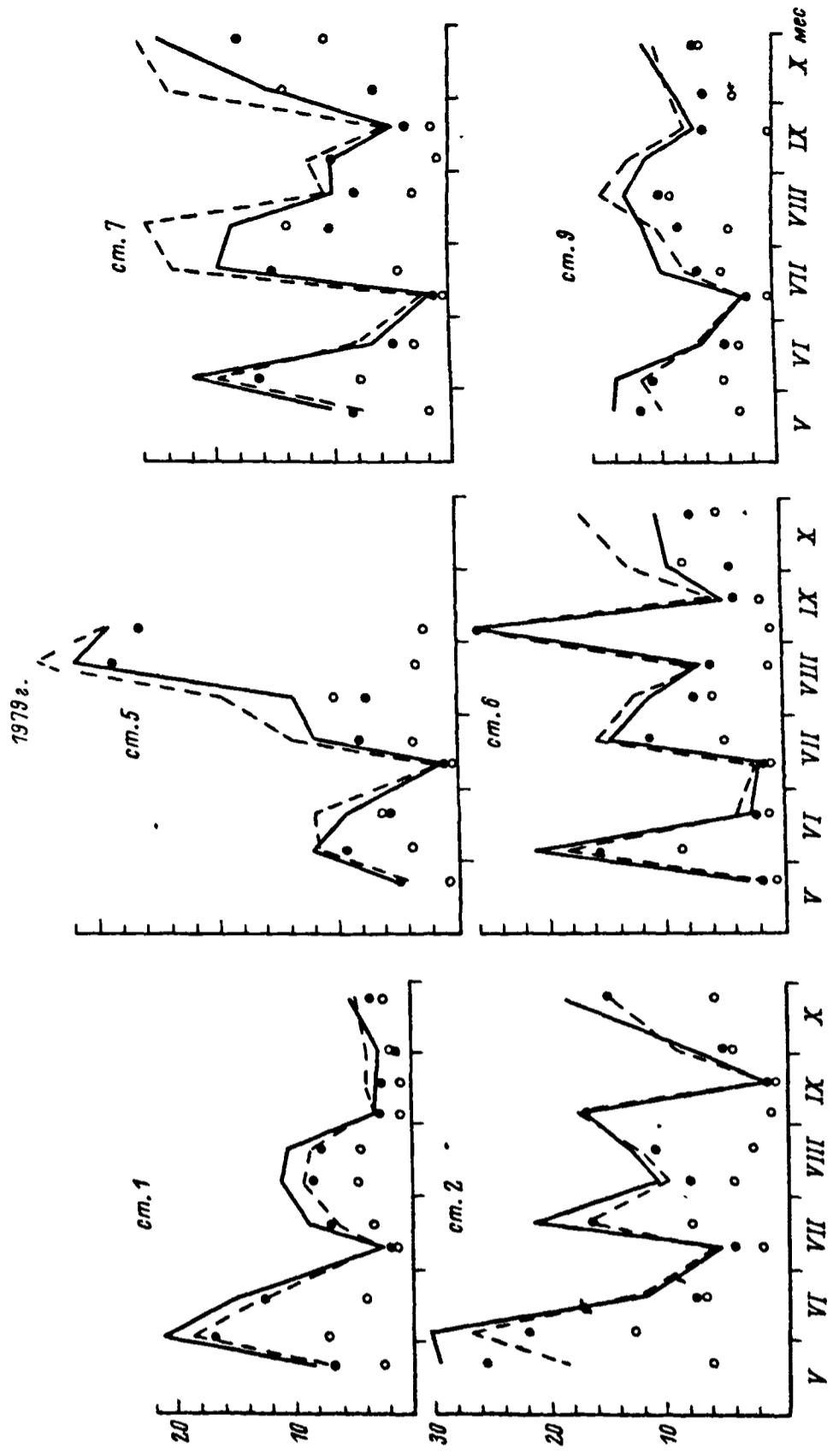


Рис. 3. Содержание пигментов на станциях Рыбинского водохранилища в 1978 и 1979 гг.
 Обозначения те же, что и на рис. 2.

этом не превышали 20-23 мкг/л. Такие относительно низкие величины, видимо, обусловлены неблагоприятными погодными условиями: низкими температурой воды и интенсивностью солнечной радиации. Осенью, очевидно в связи с потеплением в конце октября, концентрация хлорофилла не опускалась ниже 3-5 мкг/л. Содержание растительных каротиноидов и феопигментов было выше, чем в предыдущем году. Сезонные изменения величины $C_{\text{к}}/C_{\text{хл}}$ носили такой же характер, как в 1977 г.: минимальные (0,67-0,96) отмечались весной, более высокие (0,66-1,28) летом и максимальные (до 1,56) осенью (табл. 1).

1979 г. характеризовался поздней сухой и теплой весной, прохладным сухим летом и продолжительной осенью с неустойчивой температурой воздуха - резким ее понижением в конце октября [5, 6]. Это привело к позднему вскрытию и раннему замерзанию водохранилища - соответственно 8 мая и 29 октября. Несмотря на незначительное количество осадков боковая приточность в водоеме была высокой за счет таяния мощного снегового покрова. Водохранилище было заполнено до НПГ 12 мая, в июне уровень превысил эту отметку (рис. 1, а), затем начал резко падать и в октябре был на 3 м ниже НПГ. Поступление солнечной радиации на поверхность водоема в мае-июне и конце августа-сентябре было наибольшим для всех 3 лет наблюдений (рис. 1, б). Весенний прогрев воды шел медленно, а летняя температура была почти такой же, как в 1977 г. (рис. 1, г). Динамика водных масс определялась усиленной ветровой деятельностью, связанной с прохождением циклонов, волнение в открытой части особенно осенью было сильнее обычного [6]. Тем не менее примерно половина наших наблюдений проводилась при спокойной воде с прозрачностью более 100 см (рис. 1, в). 1979 г. также относится к многоводной фазе, хотя годовой коэффициент условного водообмена (1,88) ближе к среднему многолетнему, нежели к среднему для многоводной фазы [14].

В 1979 г. наблюдения были начаты в третьей декаде мая, т.е. спустя 2 нед после вскрытия водохранилища. Весенний максимум хлорофилла отмечался в начале июня (12-20 мкг/л в Главном плесе и 20-30 мкг/л в Волжском) (рис. 3). Летнее содержание пигмента не превышало 10-22 мкг/л в Волжском плесе, а в Главном составило от 13 до 24-30 мкг/л. Отличительной особенностью года было наличие осеннего пика в развитии фитопланктона, во время которого концентрация хлорофилла достигала 20 мкг/л.

Упомянутый год занимает промежуточное положение по относительному содержанию растительных каротиноидов и продуктов распада хлорофилла - феопигментов.

В гидробиологических работах последних лет хлорофилл „а“ широко используется как показатель степени развития фитопланктона, его продукционной способности, а также трофического статуса водоема. Наличие связи между хлорофиллом и биомассой фитопланктона, в частности для Рыбинского водохранилища, показано в работах В.А. Елизаровой [9]. Сезонные изменения концент-

рации хлорофилла отражают сезонный ход биомассы. В Рыбинском водохранилище, как правило, прослеживается хорошо выраженный весенний максимум, обусловленный развитием диатомовых водорослей в конце мая—середине июня [13]. В это время концентрация хлорофилла в годы наблюдений достигала близких величин (табл. 3). По-видимому, развитие весенних форм мало зависит от гидрологических условий, а связано с поступлением в водоем биогенных элементов и солнечной энергии. Vegetация летних форм, представленных в основном синезелеными и диатомовыми водорослями, длится с июля по сентябрь. Максимальное содержание хлорофилла в этот период различается в зависимости от погодных условий года. Так, самые высокие величины отмечены в 1977 г., характеризующемся штилевой погодой и наибольшим прогревом водной толщи, т.е. благоприятными условиями для развития синезеленых водорослей. Осенью наблюдается новая вспышка фитопланктона, вызванная вегетацией диатомовых. Однако осенний пик отмечался нами лишь в 1979 г., когда температура воды была выше, чем в 1977 и 1978 гг. (рис. 1, г).

Большой интерес представляют данные по содержанию растительных каротиноидов и их соотношению с хлорофиллом. Количество желтых пигментов может увеличиваться в ряде ситуаций: при старении популяции, при истощении питательных веществ, в основном азота, за счет мертвых клеток, а также на глубинных горизонтах [22]. Кроме того, при неблагоприятных условиях существования клеток зеленые пигменты разрушаются быстрее, чем желтые [15]. На основании этого было предложено использовать отношения количества зеленых и желтых пигментов для характеристики физиологического состояния популяции [21]. Этот показатель может быть выражен либо в виде отношения концентраций, либо экстинкций в максимумах поглощения хлорофилла „ α “ и каротиноидов: индекс Маргалефа E_{430}/E_{665} [21] и пигментное отношение (ПО) E_{480}/E_{664} [25]. Показана тесная связь между пигментным индексом Маргалефа и отношением концентраций каротиноидов и хлорофилла ($C_k/C_{хл}$), в частности для фитопланктона Братского водохранилища [7]. Индекс Маргалефа нами в данной работе не определялся. Взаимосвязь же между ПО и величинами $C_k/C_{хл}$ выражается уравнением $C_k/C_{хл} = -0,046 + 0,86 \text{ ПО}$ при коэффициенте корреляции, равном $0,989$. Тесная связь между этими показателями вполне естественна, так как они имеют одинаковый смысл. Остановимся подробнее на отношении $C_k/C_{хл}$. Во все годы наблюдений эта величина была наименьшей весной (рис. 4) при высокой интенсивности солнечной радиации и обеспеченности фитопланктона биогенными элементами. Летом это отношение возрастало и осенью достигало наибольших значений. Межгодовые различия между величинами $C_k/C_{хл}$ подтверждают предположение о влиянии внешних факторов на пигментный состав водорослей и, следовательно, на их физиологическое состояние. Так, в относительно теплом, солнечном и спокойном 1977 г. это отношение в целом было невысоким, а в 1978–1979 гг. при более низких температу-

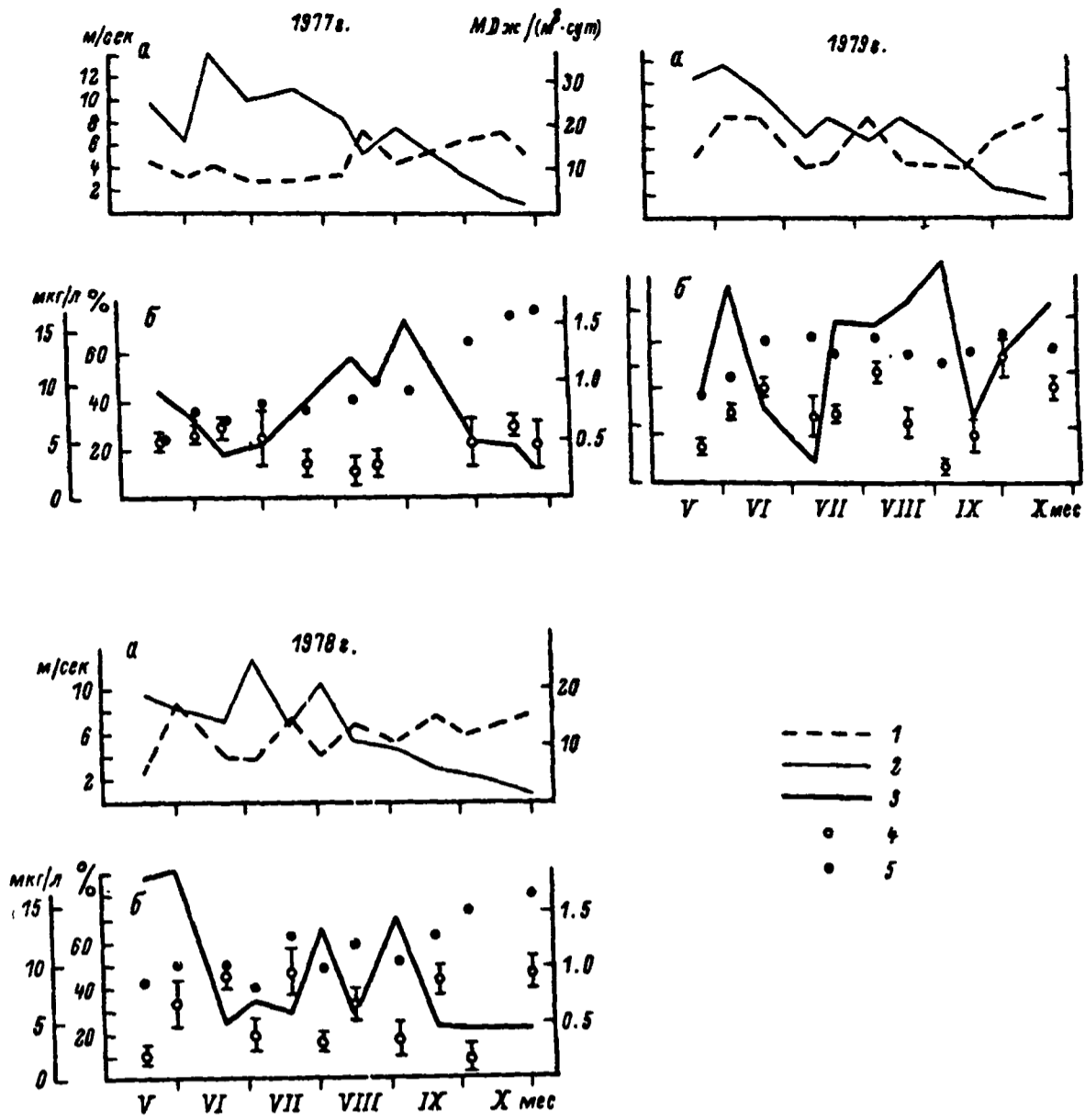


Рис. 4. Показатели степени развития и состояния фитопланктона Главного плёса в зависимости от интенсивности солнечной радиации и скорости ветра.

По оси ординат: а – слева скорость ветра (1), справа – энергия солнечной радиации (2); б – слева концентрация хлорофилла (3), содержание феофигментов (4); справа – величина отношения C_k/C_{chl} (5).

рах воды и участвующим ветровом перемешивании водных масс оно возрастало. Кроме того, пониженные значения $C_k/C_{хл}$ в течение каждого сезона отмечались при нарастании концентрации основного пигмента, когда популяция находилась в стадии активного роста (рис. 4).

В неразрывной связи с физиологическим состоянием фитопланктона находится содержание продуктов распада хлорофилла феопигментов. Обычно их количество в Рыбинском водохранилище возрастает в штормовую погоду [10]. Не ясно, являются ли их источником взмученные со дна частицы, или же феопигменты образуются в результате действия на клетку неблагоприятных факторов среды, к которым относятся механическое повреждение водорослей, недостаток света или выедание зоопланктоном [16, 17, 26]. В 1977 г. при наблюдениях, проводимых преимущественно в спокойную погоду, количество феопигментов было наименьшим, в 1978 г. наибольшим, а в 1979 г. занимало промежуточное положение (рис. 4). Вместе с тем их предельное содержание и средние величины во все годы наблюдений были одни и те же. Для каждого отдельного года отмечалось резкое увеличение количества феопигментов в штормовые дни, особенно заметное в 1978–1979 гг. (рис. 4). Можно предположить, что их сохранению в эвфотическом слое способствует ухудшение подводного светового режима, обусловленное взмучиванием донных отложений и ослаблением солнечной радиации в пасмурную погоду, которая обычно отмечается при штормовых ветрах. В целом полученные величины по содержанию феопроизводных хлорофилла в Рыбинском водохранилище характерны для водоемов умеренной зоны [1].

Среднегодовые концентрации хлорофилла в период наблюдений близки между собой и типичны для мезотрофных водоемов [3, 19]. Следует отметить, что в предыдущие годы более высокими концентрациями хлорофилла и, следовательно, более высоким трофическим статусом выделялся Волжский плёс (см. наст. кн.: с. 66–90). Но начиная с 1977 г., не отмечалось существенной разницы между среднегодовым содержанием пигмента в Волжском и Главном плёсах, а в 1978 г. и 1979 г. были получены практически одинаковые величины. Это может быть признаком намечающегося возрастания уровня трофии Главного плёса водохранилища.

Л и т е р а т у р а

1. Бульон В.В. Содержание феопигментов в планктоне. — Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 3, с. 62–70.
2. Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982. 224 с.
3. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 230 с.
4. Государственный водный кадастр. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши, 1978 г.

- Ч. 2. Озера и водохранилища. Том 4. Вып. 1-3 (Бассейн Каспийского моря). Горький, 1980. 114 с.
5. Г о с у д а р с т в е н н ы й водный кадастр. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1979 г. Часть 2. Озера и водохранилища. Том 4. Вып. 1-3 (Бассейн Каспийского моря). Горький, 1981. 106 с.
 6. Г о с у д а р с т в е н н ы й водный кадастр. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1980 г. Часть 2. Озера и водохранилища. Том 4. Вып. 1-3 (Бассейн Каспийского моря). Горький, 1982. 112 с.
 7. Д а в ы д о в а И.К. Каротиноиды и пигментный индекс. - В кн.: Первичная продукция в Братском водохранилище. М., 1983, с. 123-138.
 8. Е л и з а р о в а В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. - Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 2, с. 23-33.
 9. Е л и з а р о в а В.А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 46-66.
 10. Е л и з а р о в а В.А. Сезонная динамика и распределение пигментов в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Биология и систематика низших организмов. Л., 1978, с. 103-121.
 11. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах (Дополнение к гидрологическому ежегоднику, т. 4, вып. 1-3). 1977 г. Горький, 1978. 228 с.
 12. П ы р и н а И.Л., С м е т а н и н М.М. Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона. - В кн.: Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982, с. 144-155.
 13. Р ы б и н с к о е водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 363 с.
 14. Ф о м и ч е в И.Ф., Л и т в и н о в А.С. Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водообмен и уровень. - Вод. ресурсы, 1980, № 4, с. 108-119.
 15. (В a l l e s t e r А.) Баллестер А. Физиологический круговорот различных пигментов фитопланктона и экологическое значение состава пигментов. - В кн.: 2-й Международный океанографический конгресс: Тез. докл. М., 1966, с. 14.
 16. G l o o s h e n k o W.A., M o o r e J.E., V o l l e n w e i d e r R.A. The seasonal cycle of pheopigments in Lake Ontario with particular emphasis on the role of zooplankton grazing. - Limnol., Oceanogr., 1972, vol. 17, N 4, p. 597-605.
 17. G l o o s h e n k o W.A., M o o r e J.E., V o l l e n w e i d e r R.A. Spatial and temporal distribution of chlorophyll "a" and pheopigments

- in surface waters of Lake Erie. - J. Fish. Res. Board Canada, 1974, vol. 31, N 3, p. 265-274.
18. J e f f r e y S.W., H u m p h r e y G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants algae and natural phytoplankton. - Biochem. Physiol. Pflanzen, 1975, Bd 167, N 2, S. 191-194.
 19. L i k e n s G.E. Primary Production of Inland Aquatic Ecosystems. - In: Primary Productivity of the Biosphere: Ecological Studies 14. Berlin; Heidelberg; New York, 1975, p. 185-202.
 20. L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. - Limnol., Oceanogr., 1967, vol. 12, N 2, p. 343-346.
 21. M a r g a l e f R. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplankton sur la productivite composition taxonomique et proprietes dynamiques des populations. - Conceil. Internat. Mer. Medit. Rapp et proc.-verb., 1960, vol. 15, N 2, p. 274-281.
 22. M a r g a l e f R. Some concepts relative to the organization of plankton. - Oceanogr. Mar. Biol., Ann. Rev., 1967, vol. 5, p. 257-289.
 23. P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. - J. Mar. Res., 1963, vol. 21, N 3, p. 155-163.
 24. S c o r - U n e s c o Working Group 17: Determination of photosynthetic pigments in sea water. - In: Monographs on oceanographic methodology. Paris, 1966, p. 9-18.
 25. W a t s o n R.A., O s b o r n e P.L. An algal pigment ratio as an indicator of nitrogen supply to phytoplankton in three Norfolk broads. - Freshwater Biol., 1979, vol. 9, N 6, p. 585-594.
 26. Y e n t s c h C.S. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean. - Deep-Sea Res., 1965, vol. 12, N 5, p. 653-666.

К ФЛОРЕ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕР
И БОЛОТ СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ
ВОДНОЙ СИСТЕМЫ

Флора и растительность озер Северо-Двинской системы исследована недостаточно. Работа И.М. Распопова [8] касается растительности самого большого по площади озера – Кубенского. Он же приводит список 75 видов макрофитов, однако флористические исследования, как отмечает автор, не были целью. Данных по флоре и растительности других озер системы нет. Несколько специфична работа В.И. Хомутовой [9], представляющая интерес с точки зрения истории развития фитоландшафтов озер на основе спорово-пыльцевых исследований.

В нашей статье излагаются особенности флоры и растительности озер и прилегающих к ним болот по результатам исследований 1983–1984 гг.

В геоморфологическом отношении исследованный район представляет собой волнисто-холмистую равнину с обширными по площади депрессиями, занятыми болотами и озерными котловинами четвертичного или дочетвертичного возраста. Четвертичные отложения представлены главным образом песчаными, глинисто-песчаными и органогенными торфяными образованиями. Они прикрывают коренные породы татарского и казанского ярусов верхней перми, петрографически представленные песчано-алевролитовыми отложениями, доломитами и мергелями. Последнее обстоятельство обуславливает высокое развитие в озерах харовых водорослей, а на прилегающих к ним болотных массивах некоторых кальцефильных видов, например белозера болотного (*Parnassia palustris* L.). Из термических факторов укажем на сравнительно благоприятную для развития высшей водной растительности температуру в июле – в среднем 15,5–20 °С. Гидрологический режим озер характеризуется сильными колебаниями уровня, что приводит к преобладанию в составе флоры и растительности видов широкой экологии.

В ботанико-географическом отношении Северо-Двинская система, согласно районированию Т.И. Исаченко и Е.М. Лавренко [3], расположена в пределах южной тайги с преобладанием еловых лесов и болот верхового типа. Близость района исследований к зоне широколиственных лесов обуславливает наличие в составе флоры

видов более южного распространения, на что указывал еще И.А. Перфильев [6]. Это влияние заметно в гидрофильной флоре.

Степень зарастаемости обследованных озер различная. В оз. Зауломском высшая водная растительность покрывает до 30-40% площади. Сильно развита водная растительность в оз. Вазеринском - 40-50% в отдельных местах. Озера Пигасово и Татаровское из-за незначительной площади и постоянного движения судов заросли слабо - до 5%. Аналогично развита растительность в оз. Благовещенском. На озерах Сиверском, Долгом, Покровском, Кишемском высшая водная растительность занимает до 10-15%, в отдельных местах до 20-25%. Сложный характер представляет зарастание оз. Кубенского. Наибольшие площади высшей водной растительности приурочены к северо-восточному побережью, изобилующему заливами и мелководьями. Подробная характеристика растительности этого озера приведена в работе И.М. Распопова [8].

В распределении растительности озер отмечены закономерности, обусловленные прежде всего характером сгонно-нагонных явлений. На озерах Сиверском, Зауломском, Покровском, Долгом, Вазеринском наиболее заросли северо-западные участки, где береговая линия сильно изрезана и выражены процессы сплавинобразования. Степень зарастаемости на этих участках нередко достигает 40-50%. Здесь можно наблюдать все разнообразие высшей водной растительности. Водная растительность обильно развивается также на участках озер, связанных с реками и каналами, где много мелководий. В зависимости от конфигурации последних она образует острова или тянется длинными косами. В составе воздушно-водной растительности преобладают ценозы тростника, которые распространены на всех озерах и занимают наибольшие площади. Столь же распространены, но уступают по площади ценозы хвоща топяного, сусака зонтичного, камыша озерного, манника большого, двукисточника тростниковидного. В небольшом по площади оз. Кишемском значительно развиты ценозы рогоза узколистного. Растительность с плавающими листьями в основном представлена ценозами кубышки желтой, кувшинки чистобелой, горца земноводного, рдеста разнолистного. В составе полностью погруженной растительности преобладают ценозы рдеста блестящего, рдеста гребенчатого, урути колосистой, ряски тройчатой, элодеи канадской.

По характеру растительности озера Сиверское, Зауломское и Покровское могут быть отнесены к тростниковому типу, оз. Кишемское - к рогозовому, оз. Кубенское - к тростниково-осоковому.

Флористический комплекс настоящей водной растительности представлен 35 видами.

Riccia fluitans L. встречается изредка в заливах в небольшом количестве.

Fontinalis antyperetica (L.) Hedw. изредка встречается в литорали некоторых озер.

Из цветковых наиболее полно представлен род *Potamogeton* L. - *P. pectinatus* L., *P. perfoliatus* L., *P. lucens* L., *P. heterophyllus* Schreb., *P. compressus* L.,

P. crispus L. Первые 4 вида на озерах системы выступают в качестве доминантов.

Nuphar lutea (L.) Smith встречается почти во всех озерах и нередко доминирует. *N. pumila* (Timm) DC. отмечена в озерах Зауломском, Пигасовском, Кубенском. Растет в тех же условиях, что и предыдущий вид, образуя иногда смешанные заросли, в редких случаях доминирует.

Среди *Nymphaea candida* Presl, *N. alba* L. наиболее распространен первый вид; *N. alba* отмечена в западной части оз. Сиверского.

На озерах Северо-Двинской системы виды родов *Nuphar* и *Nymphaea* характеризуются полиморфизмом, что, очевидно, объясняется наложением ареалов. У видов рода *Nuphar*, кроме указанных, встречается промежуточная форма, выделяемая иногда в самостоятельный вид *N. intermedium* Ledeb. С *N. lutea* и *N. pumila* она связана рядом взаимных переходов. В роде *Nymphaea* L. вид *N. candida* варьирует по размерам цветка. Наряду с типичной формой встречаются растения, приближающиеся к *N. tetragona* Georgi, но не тождественные ей. Мы эту форму встречали в устье р. Порозовицы, впадающей в Кубенское озеро. По-видимому, ее под видовым названием *N. tetragona* и приводит И.М. Распопов [8]. *N. alba* на Сиверском озере, вероятно, представлена гибридной формой, отличной от типичной.

Utricularia intermedia Hayne и *U. vulgaris* L. встречаются в сильно обводненных мочажинах на прилегающих к озерам болотах.

Sagittaria sagittifolia L. и *Polygonum amphibium* L. встречаются на всех озерах и выступают ценозообразователями.

Lemna trisulca L. - широко распространенный вид, доминирующий на озерах. *L. minor* L. и *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid. встречаются несколько реже предыдущего и не так обильно.

Batrachium circinatum (Sibth.) Spach часто обнаруживается на всех озерах. *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch встречается реже.

Elodea canadensis Michx., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Stratiotes aloides* L. Из перечисленных водокрасовых на озерах системы наибольшего развития и распространения достигает североамериканский адвентивный вид *Elodea canadensis*. К настоящему времени он полностью здесь натурализовался и часто доминирует в ценозах погруженной растительности. Неоднократно отмечались цветущие экземпляры. *Hydrocharis morsus-ranae* встречается на всех озерах, преимущественно в протоках и тихих заводях, однако массового развития не получает, очевидно, из-за отсутствия подходящих эко-топов. *Stratiotes aloides* был отмечен в вегетативном состоянии на Покровском озере. По указанию И.М. Распопова [8],

встречается также на Кубенском озере. В обоих случаях выступает содоминантом с кубышкой желтой и кувшинкой чистобелой.

Zannichellia palustris L. - довольно специфический вид, характерный для слегка солоноватых евтрофированных водоемов. Встречен однажды в устьевом участке р. Порозовицы на илистой отмели.

Ceratophyllum demersum L. отмечен в Сиверском и Кубенском озерах, по-видимому, растет и на других озерах.

Myriophyllum spicatum L. - обычный на озерах вид, часто обильно развивается.

Callitriche hermaphroditica L. и *Elatine hydro-piper* L. спорадически распространены в прибрежной полосе озер.

Комплекс водно-болотной флоры включает 40 видов, которые характерны для литорали озер, а также для мелководий. Эти же виды типичны и для сплавины.

Equisetum fluviatile L. - довольно обычное растение, особенно в местах впадения в озера разных водотоков.

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. - очень распространенный в водоемах вид, часто образующий монодоминантные ценозы. Однако активность его по сравнению с южными водоемами несколько понижена.

Phalaroides arundinacea (L.) Rausch., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link довольно обычны на озерах и нередко выступают в качестве ценозообразователей, однако площади, занимаемые ими, незначительны.

Alopecurus aequalis Sobol. нечасто встречается по заболоченным берегам.

Scirpus lacustris L. распространен на всех озерах и нередко образует заросли, но они менее мощные, чем в более южных водоемах европейской части СССР.

Scirpus sylvaticus L. - вид редкий, что, очевидно, связано с незначительным распространением подходящих для него экотопов.

Eleocharis palustris (L.) R. Br. - довольно полиморфный и широко распространенный на озерах вид в полосе литорали озер на песчаных грунтах.

Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult. - вид очень активный и широко распространенный по литорали озер на песчаных грунтах.

Typha angustifolia L. встречается на большинстве озер, кроме Татаровского, Благовещенского и Кубенского. Ценозообразователь, однако занимаемые им площади незначительны. *T. latifolia* L. растет на всех озерах. На Кубенском озере был встречен однажды недалеко от Токшинского залива.

Sparganium angustifolium Michaux, *S. emersum* Rehm. и *S. erectum* L. Встречаются в прибрежной полосе большинства озер.

Iris pseudacorus L. растет почти исключительно в северо-западных участках озер, преимущественно на сплаvine. Вы-

ступает как скромный ингредиент. В южных районах европейской части СССР часто доминирует. По-видимому, на этих озерах ценозообразующие свойства этого вида ослаблены.

Butomus umbellatus L. произрастает на всех озерах на мелководных участках с заиленными грунтами.

Alisma plantago-aquatica L. и *A. lanceolatum* With. часто растут вместе, хотя более распространен первый, обычно в остаточных лужах и на влажных заиленных грунтах в полосе литорали. *Bidens tripartita* L., *B. radiata* Thuill. и *B. cernua* L. встречаются в аналогичных условиях, что и виды рода *Alisma* (см. выше). Наиболее распространенным является первый.

Ranunculus reptans L. - экологически пластичный вид, широко распространенный в полосе литорали всех озер.

Caltha palustris L., *Scutellaria galericulata* L., *Solanum dulcamara* L. и *Stachys palustris* L. являются характерными компонентами сплавины. Последний из указанных видов представлен еще и формой с интенсивным опушением. На сплаvine также растут *Menyanthes trifoliata* L., *Calla palustris* L., более характерный для болотной растительности.

Subularia aquatica L. - редкий на озерах вид. И.М. Распопов [8] указывает его для Кубенского озера. Нами не обнаружен.

Lythrum salicaria L. - удивительно редко встречающееся растение, отмеченное на озерах Покровском и Кубенском.

Sium latifolium L. и *Cicuta virosa* L. - самые обычные компоненты в группировках водно-болотной растительности. Иногда аспектируют.

Oenanthe aquatica (L.) Poir., *Conioselinum vaginatum* (Spreng.) Thell., *Peucedanum palustre* (L.) Moench, встречаются реже. *Lysimachia vulgaris* L., *Rumex maritimus* L., *R. pseudonatronatus* Borbas, *R. obtusifolius* L., *Veronica scutellata* L., *Valeriana exaltata* Mikan - характерные виды контактной полосы между водно-болотной и болотной растительностью, а также для полосы уреза воды.

Комплекс сильно обводненных лугов включает виды, фитоценотически связанные с крайними гипергигрофильными вариантами луговой растительности. В наиболее полном виде эти группировки развиты на Кубенском озере. И.М. Распопов [8] рассмотрел их с гидробиотанической точки зрения. Флористически этот комплекс, взятый отдельно, включает довольно большое количество видов.

Мы рассматриваем 17 видов, которые характеризуются приуроченностью к сильно обводненным экотопам.

Agrostis stolonifera L., *Alopecurus arundinaceus* Poir. - виды довольно обычные на озерах, однако участие их в травостое незначительно.

Carex acuta L. - исключительно широко распространенная осока. На длительнопоемных экотопах в дельтовых участках Кубенского озера образует обширные по площади ценозы. *C. aquatilis*

Wahl. отмечена на Кубенском озере. *S. vulpina* L. растет на низких заболоченных берегах всех озер обычно в примеси или единично в группировках осоки острой.

Rorippa palustris (L.) Bess. часто встречается на Кубенском озере, где образует небольшие по площади ценозы.

Thalictrum simplex L. и *Th. flavum* L. представляют характерные элементы гипергигрофильного высокотравья, особенно на Кубенском озере.

Senecio tataricus Less. распространен в прибрежьях Кубенского озера, где иногда выступает содоминантом осоки острой.

Veronica longifolia L. и *Lysimachia nummularia* L. - обычные виды, иногда выступающие как содоминанты.

С сильно обводненными лугами связаны также следующие виды: *Ranunculus flammula* L., *R. repens* L., *Rumex aquaticus* L., *Polygonum hydropiper* L., *P. persicaria* L.

Triglochin palustre L. - довольно редкое растение, встречаемое на небольшом болотце в глубине Токшинского залива на Кубенском озере.

Болотный комплекс видов. Значительное участие их в составе гидрофильной флоры обусловлено большим распространением в районе исследований болот, с которыми топографически и экологически связаны озера системы. По Н.Я. Кацу [4], здесь преобладают олиготрофные грядово-мочажинные болота. Однако этот тип растительности на прилегающих к озерам болотных массивах не выражен. В приозерных ландшафтах преобладают переходные мезотрофные березово-сосновые болота с покровом из сфагновых мхов. Также распространены евтрофные болота, но они занимают небольшие площади. Подобный евтрофно-мезотрофный характер болот обуславливает и наличие в составе гидрофильной флоры соответствующей группы видов, количество которых на озерах системы составляет - 23. Анализ этих видов по отношению к трофности, по Е.М. Брадис [2], показывает, что 10 видов могут быть отнесены к группе евтрофных растений, 13 - мезотрофно-евтрофных.

Thelypteris palustris L. - довольно обычный вид в сильно обводненных группировках болот. Часто встречается на сплаvine.

Calamagrostis canescens (Web.) Roth, *Agrostis tenuis* Sibth., *A. stolonifera* L. при разливах озер нередко попадают в полосу затопления.

Carex diandra Schrank, *C. cespitosa* L., *C. juncella* (Fries) Th. Fries часто встречаются на размываемых торфяных берегах, реже на минеральном грунте.

Calla palustris L., *Comarum palustre* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb. - гипергигрофильные, повсеместно распространенные на болотах и заболачивающихся участках виды.

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. встречается на всех озерах по заболачивающимся берегам. Иногда образует небольшие по площади пятна.

Ranunculus lingua L. распространен повсеместно на заболоченных берегах озер. Часто встречается на сплавине.

Parnassia palustris L. иногда обильно разрастается на подтопленных нарушенных травяно-гипновых болотах.

На затопленных участках прилегающих болот, нередко и на сплавине (последняя может рассматриваться и как частный случай болота) отмечены также *Galium palustre* L., *G. uliginosum* L., *Lathyrus palustris* L., *Myosotis palustris* Lam., *Stellaria palustris* Retz., *Veronica beccabunga* L.

Таким образом, в сложении водной флоры озер Северо-Двинской системы и прилегающих к ним болот принимают участие 120 видов, относящихся к 44 семействам. Флора водоемов в общем типичная, характерная для водоемов южной тайги. По своему составу она в общих чертах близка к флоре водоемов Верхнего Поволжья, описанной Л.И. Лисицыной [5] и А.П. Белавской [1]. В зонально-географическом отношении преобладает группа бореальных видов - 62. Они находятся в ареале и в этом отношении условия озер Северо-Двинской системы оптимальны для их роста и развития.

Плюризональных видов насчитывается 46. Однако не все они заходят вглубь бореальной зоны, и в южной тайге активность их падает. Это наблюдается и в отношении ряда видов озер системы, о которых говорилось выше. 11 видов принадлежат к неморально-бореальным. Адвентивное включение представляет *Elodea canadensis*. По данным Г.Г. Постоваловой [7], этот вид продвинулся далеко на север, в частности по Сев. Двине дошел до ее дельты. В данном случае распространение этого вида можно связать с Северо-Двинской системой, из которой он проник сначала в р. Сухонну, а затем и в Сев. Двину.

В ареалогическом отношении преобладает группа широкоареальных видов - евразийских, голарктических плурирегиональных, общее количество которых достигает 96. Видов с европейским ареалом 24.

В настоящее время флора озер Северо-Двинской системы, особенно небольших по площади, находится под интенсивным влиянием хозяйственной деятельности.

Можно предполагать, что за 150 лет существования Северо-Двинской системы специфические особенности отдельных озер, касающиеся состава флоры, в значительной степени под влиянием активного водообмена были сnivelированы и преимущественное развитие в фитоценоотическом отношении получили виды более широкой экологии.

Л и т е р а т у р а

1. Белавская А.П. Высшая водная растительность верхневолжских озер. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 135-146.

2. Б р а д и с Е.М. Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания. - В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., 1972, с. 29-38.
3. И с а ч е н к о Т.И., Л а в р е н к о Е.М. Ботанико-географическое районирование. - В кн.: Растительность Европейской части СССР. Л., 1980, с. 10-20.
4. К а ц Н.Я. Болота Земного шара. М., 1971. 295 с.
5. Л и с и ц ы н а Л.И. Флора водоемов Верхнего Поволжья. - В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 109-136.
6. П е р ф и л ь е в И.А. Флора Северного края. Архангельск, 1934, ч. 1. 159 с.
7. П о с т о в а л о в а Г.Г. О распространении высших водных растений в пределах Северо-Востока Европейской части СССР. - В кн.: Ареалы растений флоры СССР. Л., 1969, вып. 2, с. 84-119.
8. Р а с п о п о в И.М. Высшая водная растительность оз. Кубенского. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества, с. 68-88.
9. Х о м у т о в а В.И. Пыльца и споры в донных отложениях оз. Кубенского. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества, с. 192-210.

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ РДЕСТА ГРЕБЕНЧАТОГО
(POTAMOGETON PECTINATUS L.)
НА УГЛИЧСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В настоящее время широко изучается жизненный цикл травянистых многолетников в природных условиях. В этом отношении исследовано уже более 200 видов цветковых растений [2], но водных среди них крайне мало.

Цель нашей работы – изучить онтогенез и морфогенез рдеста гребенчатого, одного из распространенных видов водных растений. Сообщества *Potamogeton pectinatus* исследовались в вегетационный сезон 1981–1983 гг. на мелководьях Угличского водохранилища, где этот вид занимает участки с глубинами 30–80 см преимущественно с песчаным грунтом. При описании онтогенеза мы пользовались известной схемой возрастной периодизации, предложенной Т.А. Работновым [7], но с некоторыми дополнениями [9, 11]. Различались особи виргинильные (всходы, ювенильные, имматурные, молодые и взрослые вегетативные) и генеративные (молодые, средневозрастные и старые). Фазы морфогенеза выделялись подобно тому, как это сделали Т.И. Серебрякова и Т.М. Каргалицкая [8], О.В. Смирнова и Н.А. Торопова [10], Л.В. Петухова [5] и др. Некоторые биоморфологические особенности рдеста гребенчатого уже описаны [6]. Нами было показано, что по жизненной форме этот вид является длиннопобеговым симподиально-столонообразующим клубневым вегетативным малолетником. Это растение можно отнести также к вегетативным однолетникам [3], поскольку их вегетативная сфера (включая и подземные органы) существует не более 1 года.

Наблюдения показали, что в естественных условиях проростки рдестов встречаются редко, что отметил еще Мюншер [12]. Нами проростки рдеста гребенчатого на Угличском водохранилище также найдены не были. Семена этого вида характеризуются невысокой всхожестью. В данном случае термин „семя“ относится к односемянным плодикам рдеста типа орешка, которые и в дальнейшем будем называть семенами. В лабораторных условиях прорастить их удавалось только применяя различную предпосевную обработку. По наблюдениям, у семян период покоя длится 8–12 мес. Прорастание у них надземное, семена вскрываются крышечкой. Семядоля длиной



Рис. 1. Начальные этапы развития рдеста гребенчатого.

а - прорастание семян; б - внешний вид зародыша; в - растение, выросшее из семени; к - клубни. 1 - утолщенный базальный конец гипокотыля, несущий волоски; 2 - симподий.

60-70 мм выносятся наружу гипокотилем, достигающим 30 мм (рис. 1, а). Округло-клиновидное основание гипокотыля утолщено и несет венец длинных тонких белых волосков (рис. 1, б), которые способствуют укреплению проростка в грунте (Klebs, 1885, цит. по: [1]) и адсорбции питательных веществ (Goebel, 1889, цит. по: [4]). Выросшие из семян растения имеют 5-8 зеленых развернувшихся листьев и достигают длины 3-4.2 см. В базальной части их образуется симподий столонов длиной 2.5-3 см, который заканчивается 1-2 клубнями. Он состоит из 3-6 звеньев, образует в узлах от 1 до 3(4) ортотропных побегов (рис. 1, в). Развитие растения завершается постепенным отмиранием ассимилирующих побегов и их связующих участков, остаются лишь клубни. За счет их на будущий год образуются новые растения. Поэтому у рдеста гребенчатого нами был прослежен лишь частный онтогенез [2]. Он складывается из последовательных возрастных состояний, появляющихся в ряду вегетативно возникающих поколений особей, развивающихся из клубней.

Первые этапы развития клубня мы называем **в с х о д а м и**. Всход представляет собой тонкий нитевидный побег I порядка, возникающий в процессе развития верхушечной почки прошлогоднего



Рис. 2. Этапы частного онтогенеза рдеста гребенчатого.

а – всход; б – молодое вегетативное растение; в, г – отделившиеся участки симподиев, несущие клубни.

клубня. Ассимилирующие листья слегка пробивают верхушку третьего чешуевидного листа и на 1–2 см выступают из почвы в воду. В узлах побега видны корневые бугорки (рис. 2, а).

Ю в е н и л ь н ы е растения имеют 1–3 зеленых развернувшихся листа и достигают длины 9–16 см. Емкость верхушечной почки главного побега 6–8 зачатков. Боковое ветвление отсутствует. В узлах под чешуевидными листьями заметны корни длиной 0,5–1,5 см (рис. 3).

У и м м а т у р н ы х растений (рис. 4) начинает ветвиться главный побег, который образует 1–2 ассимилирующих побега и первые участки симподия–I [6], причем связь с клубнем еще сохраняется. Увеличивается число и длина придаточных корней.

М о л о д ы е вегетативные растения рдеста гребенчатого (рис. 2, б) отличаются от предыдущей группы более обильным боковым ветвлением (4(5)–7 побегов II порядка). Кроме симподия–I длиной 8 см формируются еще начальные участки симподия–II. Главный побег несет 15(19) развернувшихся листьев, емкость его верхушечной почки 8(10) зачатков. Чаше связь с клубнем у них сохраняется. Дальнейшее нарастание главного и боковых побегов, а также ветвление последних (до III–IV порядка) значительно увеличивает ассимилирующую поверхность и общие размеры растений, которые переходят во взрослое вегетативное состояние.



Рис. 3. Ювенильные растения.

В з р о с л ы е в е г е т а т и в н ы е растения представляют совокупность ортотропных парциальных побегов, связанных между собой плагиотропными участками симподиев. Кроме двух основных (I и II) растения этой группы имеют ряд боковых симподиев различной длины, которые в дальнейшем заканчиваются клубнями. По нашим подсчетам, на одном растении их образуется от 15(30) до 100. У взрослых вегетативных особей прошлогодний клубень перегнивает. На этой фазе частный онтогенез растения может закончиться. Происходит разделение особи на обособленные части, ассимилирующие побеги которых не доходят до цветения, а зимовать остаются лишь клубни. Подобные растения встречаются на бедных песчаных почвах. В других экологических условиях растения цветут.

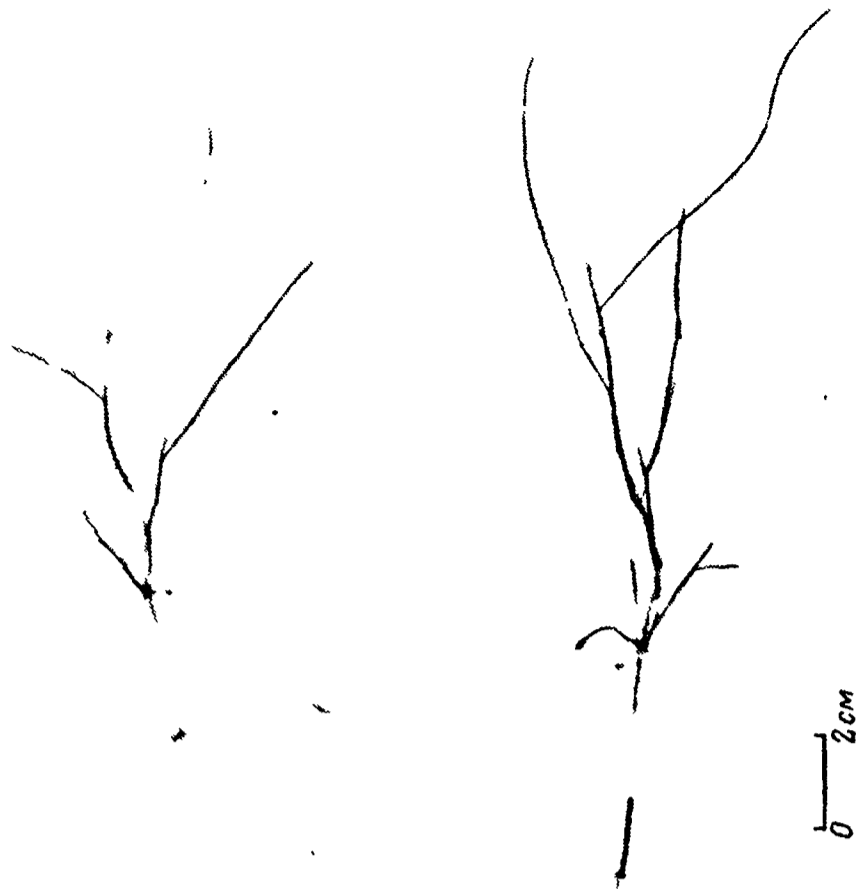


Рис. 4. Имматурные растения (клубни оторваны).

У молодых генеративных растений цветочнос образует только главный побег. По морфологическим показателям вегетативной части (интенсивность ветвления, число листьев) растения этой группы сходны с молодыми вегетативными.

У средневозрастных генеративных растений на главном побеге созревают плоды, а некоторые боковые побеги переходят к цветению. Остальные показатели (порядок ветвления, количество ортотропных побегов и симподиев) сходны с показателями взрослых вегетативных.

У старых генеративных растений начинает проявляться дезинтеграция [9]. Обычно этот процесс у рдеста гребенчатого идет в две фазы.

Первая фаза начинается с перегнивания главного побега, однако связь между его остатком и симподиями еще сохраняется. Часть клубней отделяется от столонов (рис. 5).



Рис. 5. Первая фаза дезинтеграции. Объяснение в тексте.

Вторая фаза — дальнейшая дезинтеграция: перегнивают ортотропные побеги II, III и последующих порядков, следующие за главным и связывающие их старые плагиотропные участки. Различная длина отделившихся участков симподиев зависит от степени дезинтеграции (рис. 2, в, г). В конечном итоге вся побеговая часть растения отмирает, остаются только клубни, которые и перезимовывают. Таким образом, на основе одного материнского растения, выросшего из клубня прошлого года, образуется достаточно большое количество дочерних клубней.

Исходя из особенностей возрастных состояний рдеста гребенчатого, можно различать следующие фазы морфогенеза (рис. 6):

1. Фаза первичного вегетативного побега. Соответствует возрастным состояниям всхода и ювенильного растения. Характерно отсутствие ветвления, поэтому растения одноосные.

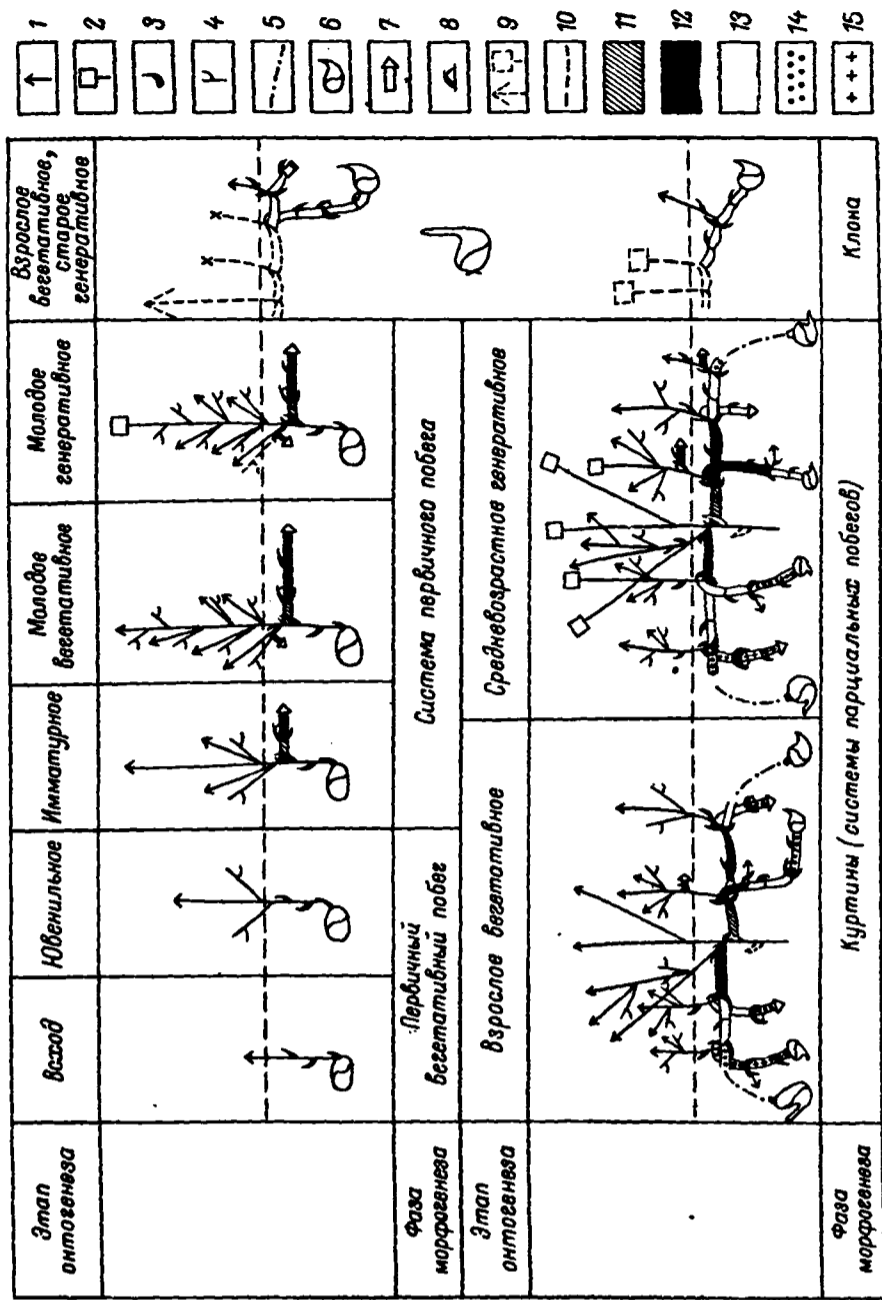


Рис. 6. Соотношение этапов онтогенеза и фаз морфогенеза в развитии рдеста гребенчатого (придаточная корневая система не показана).
 1 - вегетативный побег; 2 - генеративный побег; 3 - чешуевидные листья; 4 - ассимилирующие листья; 5 - некоторое число участков симподия (на рис. отсутствуют); 6 - клубень; 7 - растущий участок столона; 8 - почка в пазухе чешуевидного листа; 9 - отмершие участки побегов; 10 - уровень грунта. Порядок ветвления побегов: 1.1 - II, 1.2 - III, 1.3 - IV, 1.4 - V, 1.5 - VI.

2. Фаза системы первичного побега. Соответствует возрастным состояниям имматурного, молодого вегетативного и генеративного растения. Характерно начало формирования симподиев. В надземной части ветвление продолжается до II порядка.

3. Фаза куртины (система парциальных побегов). Соответствует взрослому вегетативному и средневозрастному генеративному состоянию. Характеризуется образованием ортотропных участков симподиев, которые укореняются в узлах. Основные симподии достигают значительной длины (включают 10–15 порядков ветвления) и заканчиваются клубнями, причем ряд боковых симподиев также несет клубни. Ветвление надземной части растения достигает III–IV порядка (на рис. 6 у особи изображено ветвление только одного бокового побега).

4. Фаза клона. Начинается в конце вегетативного и генеративного периодов (у взрослых вегетативных и старых генеративных растений). Характерна дезинтеграция и обособление частей. Последние могут быть представлены системой вегетативных и генеративных побегов различной длины и одиночными клубнями.

Приведенная схема отражает процесс развития особи от вегетативного зачатка (клубня) до формирования популяции зарослевого типа. Наши наблюдения на водохранилищах, где рдест гребенчатый, как правило, образует чистые группировки, это подтверждают.

В заключение следует отметить, что рдест гребенчатый имеет наиболее совершенный тип вегетативного размножения, названный О.В. Смирновой [9] условно юношеской партикуляцией. Это размножение глубокоомоложенными особями или вегетативными диаспорами (в нашем случае клубнями). Для вегетативного размножения рдеста характерна высокая интенсивность, что приводит к образованию крупных и устойчивых популяций. Осуществление перехода четырех выделенных фаз от одной к другой связано с возникновением важных структурно-биологических изменений в жизни растений. В онтогенезе рдеста гребенчатого сенильный период, по-видимому, отсутствует. Общая продолжительность жизни клона значительная, а проследить ее постепенное затухание пока не представляется возможным.

Л и т е р а т у р а

1. В а с и л ь ч е н к о И.Т. О значении морфологии прорастания для систематики растений и истории их происхождения. – Тр. Ботан. ин-та. Сер. 1, 1936, вып. 3, с. 66–77.
2. Ж у к о в а Л.А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений. – Журн. общ. биологии, 1983, т. 64, № 3, с. 361–374.
3. Л ю б а р с к и й Е.Л. Об эволюции вегетативного размножения поликарпиков. – Ботан. журн., 1961, т.46, № 7, с. 959–968.
4. М а н о х и н а Р.П. Интродукция декоративных прибрежно-водных растений в центральном Таджикистане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1983. 24 с.

5. П е т у х о в а Л.В. Онтогенез и структура системы побегов манжетки постушьей. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биол., 1977, т. 82, вып. 3, с. 120-130.
6. П е т у х о в а Л.В., Л а п и р о в А.Г. Некоторые биоморфологические особенности рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.). - В кн.: Взаимоотношение компонентов биоценозов в южнотаежных ландшафтах. Калинин, 1983, с. 77-83.
7. Р а б о т н о в Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. - Тр. Ботан. ин-та. Сер. 3, 1950, вып. 6, с. 7-197.
8. С е р е б р я к о в а Т.И., К а р г а л и ц к а я Т.Н. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysimachium* Koch. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биол., 1972, т. 77, вып. 6, с. 81-99.
9. С м и р н о в а О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф. - В кн.: Ценопопуляции растений. М., 1976, с. 72-81.
10. С м и р н о в а О.В., Т о р о п о в а Н.А. Большой жизненный цикл *Galeobdolon luteum* Huds. - Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние биол., 1972, т. 77, вып. 1, с. 76-87.
11. У р а н о в А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов. - Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1975, № 2(134), с. 7-35.
12. M u e n s c h e r W.C. The germination of seeds of *Potamogeton*. - Ann. Bot., 1936, vol. 50, p. 805-822.

ГОДОВАЯ ДИНАМИКА БИОМАССЫ
ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
И ПРОГНОЗ ЕЕ КОЛЕБАНИЙ

Задачей наших исследований было определение многолетней динамики биомассы летнего зоопланктона и ее факторов для рыбохозяйственной оценки кормовой базы рыб-планктофагов и возможностей прогнозирования количественного развития зоопланктона в современных условиях.

При анализе влияния показателей среды на биомассу зоопланктона водохранилища был использован метод „пассивного эксперимента“, заключающийся в сопоставлении колеблющихся факторов (объем стока воды в водохранилище, ее температура, плотность бактерио- и фитопланктона) и соответствующих изменений реакций организмов, в нашем случае – изменении биомассы зоопланктона. Были использованы наблюдения за 11 лет, включающие наши данные (лето 1970–1976 гг.) и данные предыдущих исследований [24] (лето 1953–1956 гг.).

Методы сбора и обработки проб зоопланктона, а также сетка станций, охватывающая различные участки водохранилища, подробно описаны в предыдущих публикациях авторов, посвященных другим вопросам характеристики зоопланктона Иваньковского водохранилища [6, 7, 24]. Выделение зоопланктоценозов производилось по методике ценологического анализа [20, 27, 28]. Коэффициенты корреляции и уравнения множественной регрессии рассчитывались на ЭВМ „Минск-22“. При анализе данных был выбран обычный для биологических исследований первый порог надежности ($\beta = 0,95$) [29]. Рацион и необходимые для его вычисления продукция, траты на обмен мирного зоопланктона определены по традиционным методикам [23, 26] на основе ежедекадных сборов проб зоопланктона в течение вегетационного сезона 1974 г.

Продукция массовых видов ракообразных оценивалась по скорости прироста. Продукция малочисленных видов, составляющих в биомассе зоопланктона Иваньковского водохранилища в среднем за сезон не более 10%, определялась физиологическим методом. Используемые при этом величины коэффициентов, соотношения и зависимости – общепринятые [23, 26]. Условную биомассу простейших находили по ее процентному отношению к биомассе метазойного

зоопланктона, высчитанному нами по данным Н.В. Мамаевой [19] для Иваньковского водохранилища и составившему в июле-августе 0.5%. Деление на плёсы водохранилища принято по Ю.И. Никанорову [25].

Основной запас зоопланктона водохранилища сосредоточен в пелагиали. В июле-августе, различающихся по экологическим условиям 1972-1976 гг., пелагический зоопланктон по всей акватории водохранилища был представлен комплексом *Daphnia cucullata*. Различались лишь величины индекса плотности комплекса и набор субдоминантных видов.

В Шошинском плёсе с озерно-прудовыми условиями и наибольшей концентрацией в воде бактерий [16, 32, 33, 35] почти всегда субдоминантным видом был рачок *Chydorus sphaericus*. В Средне- и Нижневолжском плёсах с озерно-речными и озерными условиями этот рачок был субдоминантным в годы, когда биомасса фитопланктона была максимальной, при средних плотностях последнего *Chydorus sphaericus* заменяла *Bosmina coregoni*. В 1976 г., характеризующемся низкой биомассой водорослей [8], во всех плёсах, кроме Верхневолжского, субдоминантом была молодь копепоид, а в Верхневолжском - комплекс *Leptodora kindtii-Asplanchna priodonta*.

Доминирующие обычно в летнем пелагическом зоопланктоне виды по строению фильтрующего аппарата относятся к тонким фильтраторам (*Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*) или к средним фильтраторам (*Bosmina coregoni*), также способным использовать в пищу бактерии [38]. И только в редких случаях их замещали грубые фильтраторы (молодь копепоид) или хищники (*Leptodora kindtii*).

Для интенсивного развития зоопланктона и достижения им высоких плотностей большое значение имеет обеспеченность его в качестве корма бактериями, мелкими клетками водорослей.

Средневзвешенная по объему водохранилища численность бактерий летом 1970-1976 гг. колебалась от 0.9 до 2.9 млн.кл./мл [16, 32, 33, 35].

По уровню развития бактериопланктона водохранилище относится к водоемам мезотрофного типа, за исключением евтрофного Шошинского плёса [33, 35]. В то же время по многим параметрам фитопланктонного сообщества Иваньковское водохранилище в последние годы находится на уровне евтрофных водоемов [13, 17]. Его средневзвешенная биомасса летом в разные годы составляла от 3 до 40 г/м³. В отдельных участках наблюдалось „цветение“ [3, 8, 9, 13, 17, 36, 37]. В фитопланктоне Иваньковского водохранилища летом обычно доминируют диатомовые водоросли [3, 9, 13, 17, 36] с крупными размерами клеток. Концентрация кормовых водорослей с мелкими размерами невысока. Так, даже в августе 1973 г. при высокой биомассе фитопланктона (16.5-36 г/м³) и большой для Иваньковского водохранилища доли в ней протококковых (40-50%) биомасса кормовых водорослей составляла 0.5-4 г/м³ [17]. В другие годы при меньшей общей биомассе фитопланк-

тона и меньшей доли в ней протококковых, основных для питания зоопланктона водорослей [1], биомасса кормовых водорослей, видимо, намного меньше. Первичную продукцию мы рассчитали, используя данные Л.В. Тарасенко и Л.М. Саппо [37] по суточным Р/В-коэффициентам и биомассе фитопланктона в мае-августе 1974 г. Сопоставив первичную продукцию и рацион фильтраторов за этот период, получили коэффициент использования фильтраторами первичной продукции - 16%, одинаковый для Средне- и Нижневолжского плёсов. Несмотря на высокий уровень первичной продукции, этот коэффициент мал, что, видимо, характерно для евтрофных водоемов, в фитопланктоне которых преобладают крупные некормовые водоросли. Так, например, аналогичные соотношения получены в евтрофном Кременчугском водохранилище, где доминировали сине-зеленые и диатомовые с крупными размерами клеток. В то же время в евтрофном Киевском водохранилище, где мелких зеленых водорослей намного больше, процент использования фильтраторами первичной продукции значительно выше - 70% [31].

На гидробиологический режим Иваньковского водохранилища в большой степени влияют температура воды и объем стока в водохранилище. Первая в основном определяется радиационными условиями [2]. Подогретые воды Конаковской ГРЭС действуют локально и оказывают заметное влияние на температуру воды лишь в Мошковичском заливе [13].

Иваньковское водохранилище характеризуется высоким годовым коэффициентом водообмена - 9-13,6. Величина стока в водохранилище в разные годы сильно колеблется как в целом за год, так и в летние месяцы - 4,6-15,3 км³/год и 0,3-1,7 км³/мес соответственно [13, 18, 21]. Объем стока определяет скорость течения, количество растворенных и взвешенных веществ, размер взвешенных частиц. Водный режим может влиять на видовой состав доминирующих в фитопланктоне водорослей [30], их обилие [10]. Численность бактериопланктона обычно тесно связана с количеством взвешенных частиц [5, 14], которое в свою очередь зависит от величины поверхностного стока [13].

Средневзвешенные по всему водохранилищу биомассу и численность зоопланктона мы определяли с учетом их средних значений на разных биотопах плёсов водохранилища (табл. 1-3) и объемов воды, занимаемых этими участками. Расчеты показали (табл. 4), что наибольшее количество зоопланктона сосредоточено в Шошинском и Нижневолжском плёсах.

Запас зоопланктона в Мошковичском заливе (зона сильного подогрева) вследствие небольшого объема воды в нем как при благоприятных, так и при неблагоприятных для зоопланктона температурных условиях очень мал по сравнению со всей акваторией Нижневолжского плёса. Влияние подогрева на зоопланктон Нижневолжского плёса отмечено только на небольшом участке в районе станций Городище-Корчева. В целом различия в значениях средневзвешенной величины биомассы зоопланктона в Средне- и Нижневолжском плёсах малы и зависят не только от подогрева, но и от ряда других причин.

Т а б л и ц а 1

Численность (над чертой, тыс. экз./м³) и биомасса (под чертой, г/м³) пелагического зоопланктона в июле-августе 1972-1976 гг.

Плѣс	Станция	1972 г., июль	1973 г., июль	1974 г., июль	1975 г., июль	1976 г., август
Верхневолж- ский	Мигалово	-	$\frac{1.3}{0.004}$	$\frac{1.6}{0.004}$	$\frac{0.8}{0.004}$	-
	Горохово	-	$\frac{1.3}{0.007}$	-	-	-
	Лисицы	$\frac{22.3}{0.14}$	-	$\frac{2.4}{0.015}$	$\frac{20.4}{0.082}$	-
	Городня	-	$\frac{18.7}{0.09}$	-	-	-
	Мелково	$\frac{95.9}{1.82}$	$\frac{57.9}{0.24}$	$\frac{8.5}{0.044}$	$\frac{70.9}{0.82}$	$\frac{4.3}{0.03}$
Средневолж- ский	Дипкорпус	-	-	$\frac{214.4}{3.2}$	$\frac{544}{3.72}$	$\frac{374.1}{3.03}$
	Городище	-	-	-	-	$\frac{225.1}{0.92}$
	Терехово	-	-	-	-	$\frac{247.5}{1.28}$
	Свердлово	-	-	-	-	$\frac{156.2}{0.71}$
	Плоски	-	-	-	$\frac{820.2}{9.89}$	$\frac{122.9}{0.56}$
	Карачарово	$\frac{132.3}{1.39}$	-	$\frac{80.9}{0.68}$	$\frac{700.2}{8.53}$	-
	Водозабор ГРЭС	$\frac{197.8}{3.41}$	$\frac{177.1}{1.84}$	$\frac{105.8}{0.91}$	$\frac{456.1}{6.44}$	$\frac{260.6}{2.37}$
Нижневолж- ский	Мошкович- ский залив	$\frac{99}{2.55}$	$\frac{222.7}{3.53}$	$\frac{121.7}{2.89}$	$\frac{335.4}{3.87}$	$\frac{716.4}{6.31}$
	Городище	$\frac{144.8}{5.39}$	$\frac{132.5}{1.92}$	$\frac{102.7}{1.09}$	$\frac{146.7}{3.07}$	-
	Корчева	$\frac{125.7}{2.35}$	$\frac{129.7}{1.15}$	$\frac{70}{1.94}$	$\frac{53.3}{2.3}$	$\frac{252.5}{1.94}$
	Уходово	-	-	$\frac{109.2}{2.04}$	$\frac{139.2}{5.58}$	-
	Приплотин- ная	$\frac{136.5}{1.56}$	$\frac{130.6}{0.97}$	$\frac{76.8}{2.1}$	$\frac{256.1}{4.4}$	$\frac{62.5}{1.19}$
Шошинский	Безбородово	$\frac{357.5}{2.96}$	$\frac{823.6}{5.37}$	$\frac{326.8}{4.98}$	$\frac{758}{8.29}$	$\frac{496.7}{4.9}$
	Шоша	-	$\frac{1194.7}{4}$	$\frac{902.5}{10.08}$	$\frac{1080.7}{6.95}$	$\frac{703}{9.61}$

Таблица 2

Численность (над чертой, тыс. экз./м³) и биомасса (под чертой, г/м³) зоопланктона водохранилища в прибрежных участках открытого типа летом 1972-1976 гг.

Плёт	Станция	1972 г., июль	1973 г., июль	1975 г., июль	1976 г., август
Верхневолжский	Мигалово	-	$\frac{2.1}{0.02}$	$\frac{2.3}{0.006}$	-
	Горохово	-	$\frac{19.3}{0.21}$	-	-
	Лисицы	$\frac{70.8}{0.42}$	-	$\frac{185.7}{0.95}$	-
	Городня	-	$\frac{24.5}{0.12}$	-	-
	Мелково	$\frac{432.6}{5.13}$	$\frac{581}{1.84}$	$\frac{292.5}{2.9}$	$\frac{5.9}{0.06}$
Средне- волжский	Дипкорпус	-	-	$\frac{370.8}{3.73}$	-
	Плоски	-	-	$\frac{97}{0.34}$	$\frac{172.6}{1.1}$
	Карачарово	$\frac{112.2}{4.52}$	-	$\frac{368.7}{2.28}$	-
	Водозабор ГРЭС	$\frac{81.2}{1.15}$	-	$\frac{788.1}{3.82}$	-
Нижневолжский	Мошковичский залив	$\frac{90}{0.58}$	$\frac{78}{0.7}$	$\frac{461.3}{2.42}$	$\frac{115}{0.72}$
	Городище	$\frac{71.8}{2.26}$	$\frac{246}{1.14}$	$\frac{324.2}{3.04}$	-
	Корчева	$\frac{253}{1.43}$	$\frac{108.2}{0.42}$	$\frac{289.1}{1.79}$	$\frac{108.4}{0.57}$
	Уходово	-	-	$\frac{93.2}{0.43}$	-
	Приплотинная	$\frac{160.2}{0.91}$	$\frac{161.6}{3.21}$	$\frac{224}{3.05}$	$\frac{75}{0.93}$
Шошинский	Безбородово	-	-	$\frac{556.1}{2.78}$	$\frac{201.2}{0.59}$
	Шоша	-	$\frac{1151.3}{4}$	$\frac{1506.9}{9.52}$	$\frac{201.3}{0.44}$

Т а б л и ц а 3

Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) зарослевого зоопланктона в июле 1975 г.

Плёс, зона	Станция	Численность	Биомасса
Верхневолжский	Мелково	374	2.2
Средневолжский	Зуевский залив	180.1	1
	Сухаринский залив	117.5	0.98
	Бабнинский залив	202.5	1.42
Нижневолжский: подогреваемая зона зона вне подогрева	Заборские острова	350	2.27
	Мошковичский залив	122.4	1.56
	Новоселовский залив	167.7	0.83
	Перетрусовский залив	79.4	0.46
	Уходово	16.4	0.21
	Корчева	26.4	0.55
	Коровинский залив	33	0.11
Шошинский	Шоша	159.2	0.78
	Мутнянский залив	1125.6	4.03
	Кабановский залив	62	0.49

В Шошинском плёсе биомасса зоопланктона обычно превышала средневзвешенную для всего водохранилища более чем в 2 раза, а в Верхневолжском плёсе была ниже ее почти на порядок и только в Нижневолжском эти величины были близкими (табл. 4). Исходя из последнего можно довольно точно подсчитать средневзвешенную биомассу для всего водохранилища в 1970-1971 гг., когда наши исследования были ограничены Средне- и Нижневолжским плёсами: в 1970 г. - 3.1 г/м³, в 1971 г. - 3.3 г/м³.

При сравнении летних биомасс зоопланктона Иваньковского водохранилища за 11-летний период отмечены большие колебания (от 0.2 до 3.9 г/м³). Годы наблюдения различались между собой объемом стока в водохранилище, температурной воды (рис.1, 3), плотностью бактерио- и фитопланктона.

Н.А. Дзюбан [11, 12] указывает, что развитие зоопланктона водохранилища весной связано с величиной паводка в маловодные годы зоопланктона в единице объема воды больше, чем в многоводные. Автор объясняет это в основном эффектом разбавления, а также увеличением глубин, при которых донные отложения в меньшей мере влияют на трофику всей толщи воды, так как круговорот веществ затрудняется. Е.В. Мейснер [22] на примере Яхромского водохранилища показывает, что при небольшом весеннем паводке и незначительном летнем водообмене продуктивность планктона (фито- и зоо-) и рост молоди рыб оказываются в прямой зависимости

Т а б л и ц а 4

Запас и средневзвешенные по объему значения численности и биомассы

Плѣс	1972 г., июль		1973 г., июль		1974* г.,
	I	II	I	II	I
Верхневолжский	$\frac{805.4}{50.3}$	$\frac{41.1}{0.257}$	$\frac{964}{36.1}$	$\frac{49.2}{0.184}$	$\frac{64}{0.34}$
Средневолжский	$\frac{3287}{325}$	$\frac{246}{2.463}$	$\frac{2122.7}{221}$	$\frac{177.1}{1.844}$	$\frac{1602.5}{189}$
Нижневолжский					
Мошковичский залив	$\frac{18.8}{4.6}$	$\frac{97.9}{2.369}$	$\frac{40.2}{6.3}$	$\frac{203}{3.266}$	$\frac{21.3}{3.3}$
Всего по плѣсу	$\frac{6904}{1362.5}$	$\frac{137.9}{2.721}$	$\frac{6872.1}{694.4}$	$\frac{137.4}{1.383}$	$\frac{4211.6}{842.4}$
Шошинский	$\frac{3253.2}{269.9}$	$\frac{357.5}{2.966}$	$\frac{17708.1}{752}$	$\frac{1047}{4.45}$	$\frac{5593.3}{685}$
Все водохранилище	$\frac{14268.2}{2007.7}$	$\frac{153.6}{2.18}$	$\frac{27712.1}{1703.5}$	$\frac{280.8}{1.72}$	$\frac{11492.6}{1716}$

П р и м е ч а н и е: I – запас зоопланктона (над чертой – тыс. экз. лентности и биомассы (над чертой – тыс. экз./м³, под чертой – г/м³), случаях – пелагиаль и открытое побережье.

от площади поймы, осушенной предыдущим летом, или в обратной зависимости от величины уровня воды в предшествующий год. В многоводные годы с большим объемом весеннего паводка весной несколько раз происходит полная смена воды. Образовавшиеся в предыдущее лето при большом осушении поймы органические и биогенные вещества уже весной в значительной степени вымываются из водохранилища, на смену им с речной водой поступают новые, но в меньшем количестве. В этом случае площадь осушаемой в предыдущее лето поймы не имеет большого значения для продуктивности планктона. Основное влияние оказывают объем и качество вод, поступающих в водохранилище.

Поскольку Ивановское водохранилище характеризуется постоянным уровнем воды и интенсивным водообменом, то на гидробиологический режим большое влияние оказывает объем стока, хотя в водохранилищах с замедленным водообменом и ежегодным колебанием уровня биомасса зоопланктона может быть связана с уровнем воды, как например в Рыбинском водохранилище [34]. Все это хорошо согласуется с данными Е.В. Мейснер [22], полученными на Яхромском водохранилище.

Рассмотрим зависимость средневзвешенной биомассы зоопланктона водохранилища в июле–августе от объема общего прихода воды и от ее среднемесячной температуры за указанный период (рис. 1). Минимальная биомасса зоопланктона отмечалась в наиболее многоводный и довольно холодный год. С уменьшением объема стока в водохранилище биомасса зоопланктона увеличивается. Максимальные ее значения отмечены при величине стока 0,4–0,6 км³/мес. Этот диапазон совпадает со средними многолетними для во-

зоопланктона водохранилища в июле-августе 1972-1976 гг.

июль	1975 г., июль		1975 г., июль		1976 г., август	
	II	I**	II**	I	II	I
<u>4.2</u> 0.021	<u>1592.8</u> 12.42	<u>76</u> 0.602	<u>1146.5</u> 10	<u>60.3</u> 0.51	<u>884.7</u> 35.8	<u>45.1</u> 0.183
<u>133.7</u> 1.577	<u>8141.3</u> 892.6	<u>599.9</u> 6.58	<u>8104.1</u> 890	<u>599.9</u> 6.756	<u>3003.6</u> 192.2	<u>225.2</u> 1.44
<u>121.7</u> 3.051	<u>75.1</u> 7.8	<u>357.6</u> 3.7	<u>66.6</u> 7.2	<u>135.4</u> 1.459	<u>126.6</u> 11.1	<u>659.7</u> 5.781
<u>90.1</u> 1.802	<u>7142.2</u> 1719.5	<u>135.3</u> 3.255	<u>7068.1</u> 1707.2	<u>141.2</u> 3.41	<u>4442.2</u> 639.6	<u>88.8</u> 1.274
<u>614.6</u> 7.528	<u>23755.9</u> 1342.6	<u>1270.4</u> 7.178	<u>22050.8</u> 1275.6	<u>1304.5</u> 7.548	<u>8084.6</u> 808.3	<u>478.4</u> 4.78
<u>214</u> 2.067	<u>40707.3</u> 3957.1	<u>377.1</u> 3.622	<u>38436.1</u> 3882.8	<u>384.5</u> 3.882	<u>16541.1</u> 1675.9	<u>164</u> 1.674

$\cdot 10^7$, под чертой - m); II - средневзвешенные по объему значения чис-
* Учтена только пелагиаль. ** Учтены и биотопы зарослей, в остальных

дохранилища значениями стока в июле-августе за 1941-1970 гг. (около $0.5 \text{ км}^3/\text{мес}$) [18]. Дальнейшее уменьшение объема стока до $0.3 \text{ км}^3/\text{мес}$ уже не столь благоприятно сказывается на развитии зоопланктона, в результате чего биомасса становится ниже.

Зависимость биомассы зоопланктона от объема стока в водохранилище приводится на рис.2. Ниже прямых, отражающих эту зависимость, лежат точки, относящиеся к годам с неблагоприятными условиями существования: небольшая плотность бактериопланктона, пониженная (до 16°C) или повышенная (до 24°C) температура воды. Выше прямой для маловодных лет лежат точки с наиболее благоприятными для зоопланктона условиями: температура воды $19-20^\circ\text{C}$, величина стока в водохранилище $0.4-0.6 \text{ км}^3/\text{мес}$, численность бактериопланктона $2.7-2.85 \text{ млн.кл./мл}$, т.е. средние для водохранилища величины. В многоводные годы температура воды обычно была ниже средней, поэтому точка, соответствующая году со средней температурой воды, была выше прямой.

Колебания температуры воды, не превышающие 5% от средних многолетних для этого периода значений, мало влияют на летнюю биомассу зоопланктона, и только при резких отклонениях (до 10%) температура может оказать отрицательное воздействие, например в 1956 г. при 16.6°C , в 1972 г. при 24.4°C (рис. 1)

Для количественного анализа влияния на биомассу зоопланктона двух факторов - объема стока и температуры воды - все данные были разбиты на две группы: мало- и средневодные годы с объемом стока $0.285-0.533 \text{ км}^3/\text{мес}$, средне- и многоводные годы с объемом стока $0.48-1.714 \text{ км}^3/\text{мес}$.

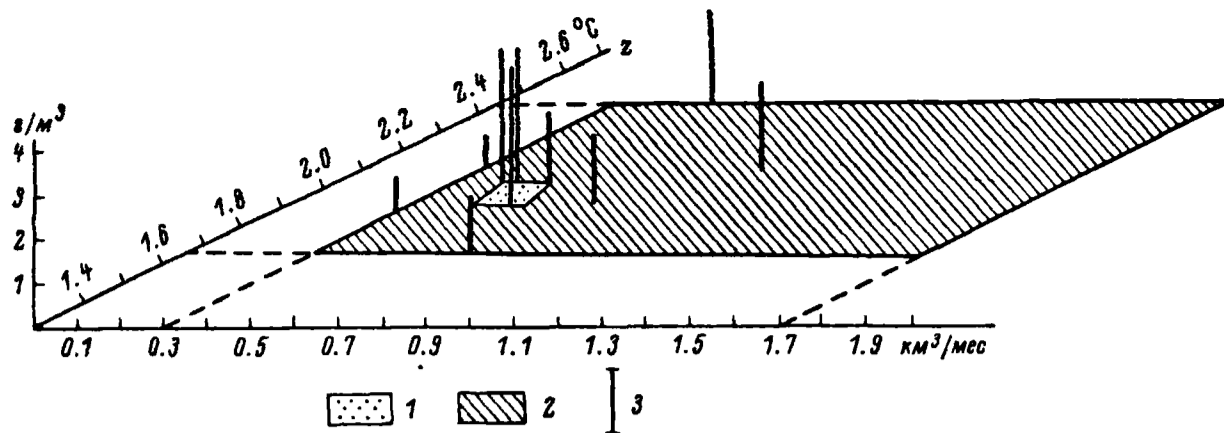


Рис. 1. Связь между летней биомассой зоопланктона, объемом поверхностного стока в водохранилище и температурой воды.

1 – область наиболее оптимальных для развития зоопланктона значений объема стока и температуры воды; 2 – область наблюдаемых в водохранилище колебаний объема поверхностного стока воды в июле–августе 1941–1970 гг. и среднемесячной температуры воды в июле–августе 1950–1975 гг.; 3 – биомасса зоопланктона. По оси ординат – биомасса зоопланктона; по оси абсцисс – объем поверхностного стока воды в водохранилище. По оси Z – среднемесячная температура воды.

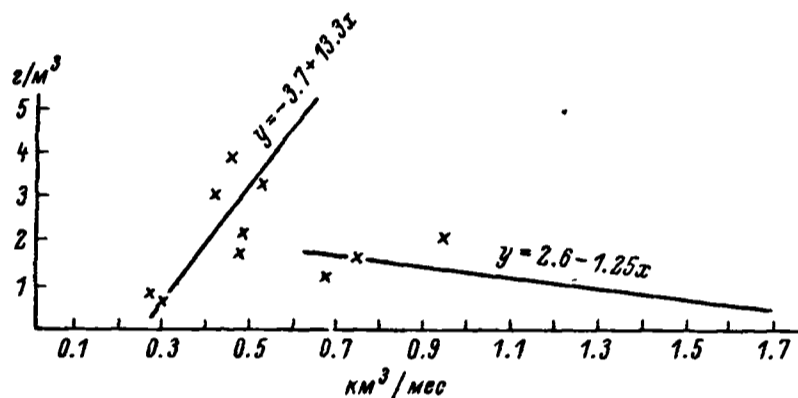


Рис. 2. Связь между летней биомассой зоопланктона и объемом поверхностного стока воды в водохранилище в июле–августе.

Уравнения линейной зависимости получены методом наименьших квадратов [31]. Обозначения те же, что и на рис. 1.

В маловодные годы отмечалась прямая корреляционная связь между биомассой зоопланктона и объемом стока, достоверная при первом пороге вероятности, коэффициент корреляции между этими величинами 0.73. Корреляционная связь между температурой воды и биомассой зоопланктона недостоверна. Уравнение множественной регрессии биомассы зоопланктона по объему стока и температуре

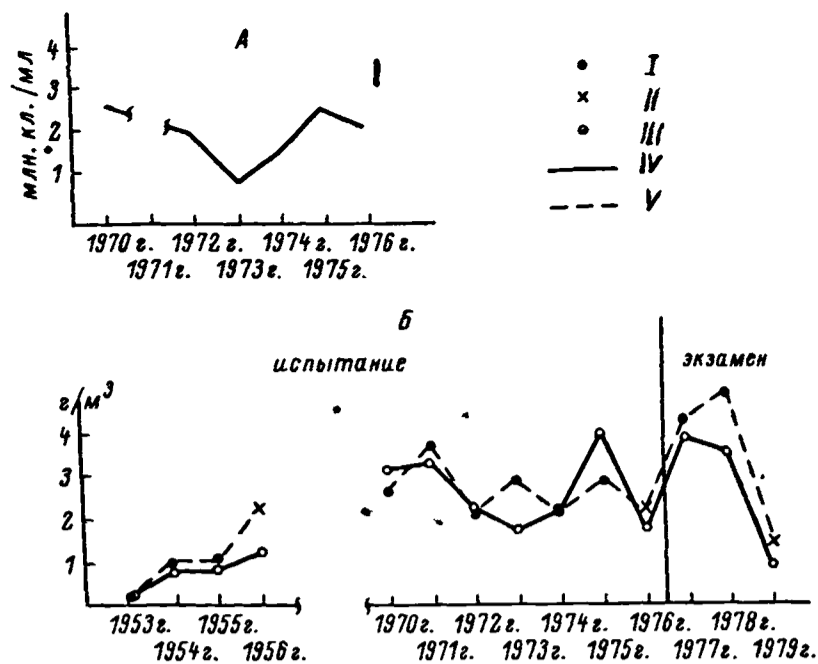


Рис. 3. Фактические и вычисленные по уравнениям (1) и (2) значения биомасс зоопланктона (Б), численность бактериопланктона (А).

I — точки, вычисленные по уравнению (1); II — точки, вычисленные по уравнению (2); III — точки, соответствующие фактическим значениям биомассы; IV — прямые, соответствующие фактическим значениям; V — прямая, соединяющая вычисленные точки.

воды в эти годы имеет следующий вид:

$$B = 2 + 10.6Y - 0.2t, \quad (1)$$

где B — биомасса зоопланктона, г/м³; Y — месячный объем стока воды в водохранилище, км³; t — температура воды, °С. Коэффициент множественной корреляции этого уравнения 0.8.

В многоводные годы корреляционная связь между биомассой зоопланктона и объемом стока обратная, коэффициент корреляции 0.73, достоверный при первом пороге вероятности. Для этих лет уравнение множественной регрессии следующее:

$$B = 3.4 - 1.9Y + 0.005t. \quad (2)$$

Коэффициент множественной корреляции 0.72.

Область допустимых значений для уравнений (1) и (2) включает в себя годы с объемом стока от 0.28 до 1.83 км³/мес при температуре воды от 16.6 до 24.4 °С, охватывая почти полностью диапазон колебаний этих факторов в водохранилище за 25-30-летний период [13, 18, 21], за исключением только самых маловодных лет с объемом стока 0.17-0.28 км³/мес, поскольку фактические данные при таком стоке отсутствуют.

При регрессионном анализе данных по всем годам корреляционная связь между биомассой зоопланктона и объемом стока отсутствует, так как прямая корреляция при маловодных и обратная при многоводных годах друг друга нивелируют.

На основании уравнений (1) и (2) можно рассчитать уровень возможных колебаний биомассы зоопланктона в течение последних 30 лет и дать прогноз на ближайшее будущее при условии сохранения современного режима эксплуатации водоема. При среднем объеме стока биомасса зоопланктона Иваньковского водохранилища может составлять от 2.4 до 5 г/м³, при минимальном от 0.1 до 1.7 г/м³, при максимальном от 0.25 до 0.9 г/м³.

Сравнивая фактические значения биомассы зоопланктона с вычисленными (рис. 3), видим, что эти величины довольно близки, а по уравнениям можно проследить за годовыми колебаниями биомассы и в последующие годы (1977-1979 гг.) [8] даже при таких резких изменениях биомассы, какие были отмечены в 1978 и 1979 гг. Фактическая биомасса в эти годы составила 3.5 и 0.85 г/м³ соответственно, расчетные значения - 4.9 и 1.4 г/м³. Отсюда можно заключить, что в водохранилище, так же как в озерах [15], можно определить примерную летнюю биомассу зоопланктона по элементам гидрологического режима.

Ошибка расчета по уравнению (1) в среднем составила 21% и обычно не превышала эту величину. Только в 1973 г. прогноз превысил фактическую биомассу на 53% из-за минимальной для водохранилища в этом году численности бактерий. Ошибка прогноза по уравнению (2) в среднем равнялась 33%. Наибольшая ошибка была в годы с максимальными для водохранилища отклонениями температуры воды и численности бактерий от их средних значений. При исключении этих лет средняя ошибка составила 19% и была не выше 33%.

При использовании уравнений (1) и (2) для составления ориентировочных прогнозов биомассы летнего зоопланктона Иваньковского водохранилища нужно учитывать следующее: для средневодных лет лучше использовать уравнение (1); при низких концентрациях фитопланктона (около 3 г/м³), бактериопланктона (около 0.9 млн.кл./мл), больших отклонениях значений температуры воды от средних многолетних (до 10%) прогноз может быть завышен на 50-80%; при максимальных для водохранилища концентрациях бактерий, но близких к средним многолетним значениям температуры и объема стока воды прогноз дает заниженные результаты.

Привлечение данных по фито- и бактериопланктону дало возможность получить уравнение (3), по которому вычисленные значения практически полностью совпадают с фактическими:

$$B = -4 + 1.9Y + 0.05t + 1.4B + 0.1\Phi, \quad (3)$$

где B - численность бактерий, млн.кл./мл; Φ - биомасса фитопланктона, г/м³. Коэффициент множественной корреляции этого уравнения очень высок - 0.999. Для расчета уравнения (3) из-за

отсутствия материалов по бактерио- и фитопланктону в годы с большей величиной стока были использованы данные, полученные при небольшом его колебании (0.46-0.94 км³/мес). Поэтому область применения этого уравнения уже, чем уравнения (2).

Очевидно, точность расчета биомассы зоопланктона больше при использовании данных не только по элементам гидрологического режима, но и по плотности бактерио- и фитопланктона. Однако в этом случае необходимо иметь последние, а получить их сложнее. Данные же по величине стока в водохранилище и температуре воды всегда имеются, поэтому произвести расчет ориентировочной величины биомассы зоопланктона по ним, хотя и с большей ошибкой, проще.

Итак, при существующем режиме эксплуатации Иваньковского водохранилища средневзвешенная биомасса его летнего зоопланктона может колебаться от 0.1 до 5 г/м³. Зоопланктонное сообщество водохранилища наиболее приспособлено к существованию в типичных для водоема гидрологических условиях, которые, видимо, можно считать нормой для зоопланктона современной структуры. В этих ситуациях зоопланктонное сообщество характеризуется наиболее высокими значениями средневзвешенной биомассы.

Характеризуя новые факторы, влияющие на зоопланктон всего водохранилища, необходимо оценивать масштаб их действия. Так, например, поступление сбросных теплых вод Конаковской ГРЭС сказывается на биологии отдельных видов и функциональных характеристиках всего сообщества зоопланктона в основном только в Мошковичском заливе [4], их действие на зоопланктон всего водохранилища в целом несущественно.

При сопоставлении данных по биомассе зоопланктона с целью выяснения направленности происходящих в водоеме процессов необходимо учитывать различие в гидрологических и гидробиологических условиях в сравниваемые периоды. В 1953-1956 гг. биомасса зоопланктона была более чем в 2 раза меньше, чем в 1970-1976 гг. Это наводило на мысль о повышении трофии водоема за прошедший 20-летний период вследствие антропогенного евтрофирования водоема за счет интенсификации промышленности и сельского хозяйства в его бассейне. Однако анализ условий существования зоопланктона, который стал возможен по мере накопления литературных данных по годовой динамике гидрологического и гидробиологического режимов водохранилища, дает нам основание считать, что разница в биомассе зоопланктона в большой степени обусловлена различием в условиях существования зоопланктона в эти периоды. В 1953-1956 гг. величины объема поступающей воды в водохранилище, ее температура сильно отклонялись от средних, приближаясь к предельным значениям. В 1970-1976 гг. они были ближе к средним значениям и были оптимальны для развития зоопланктона.

1. А к с е н о в а Е.И., Б о г у ч а р о в с к и й Г.И., З а з у л и н а М.И. Роль фитопланктона и микропланктона в питании преобладающих видов донских ветвистоусых. - Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 5, с. 41-48.
2. Б у т о р и н Н.В., К у р д и н а Т.Н. О температурном воздействии Конаковской ГРЭС на воды Иваньковского водохранилища. - В кн.: Гидрохимия и гидробиология водоемов-охладителей тепловых электростанций СССР. Киев, 1971, с. 38-57.
3. Б у т о р и н а Л.Г. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954-1956 гг. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ. Л., 1961, вып. 4(7), с. 20-33.
4. В е л и ч к о А.Н. Влияние подогрева на продукцию массовых видов ветвистоусых рачков Иваньковского водохранилища. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982, с. 123-144.
5. В о л г а и е е ж и з н ь. Л., 1978. 350 с.
6. Г о р о б и й А.Н. О зоопланктоне Иваньковского водохранилища и влиянии на него сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС. - В кн.: Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М., 1977, с. 43-62.
7. Г у р о в а Л.А., В е л и ч к о А.Н., К у д и н о в М.Ю. Кормовая база рыб Иваньковского и Угличского водохранилищ в 1976-1977 гг. - В кн.: Рыбные запасы Иваньковского и Угличского водохранилищ и их использование. Л., 1980, с. 17-31.
8. Г у р о в а Л.А., Т а р а с е н к о Л.В., К у д и н о в М.Ю. Многолетние изменения планктонных и донных сообществ Иваньковского водохранилища. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Верхней Волги и их рациональное использование. Л., 1983, с. 25-42.
9. Д е в я т к и н В.Г. Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопланктон Иваньковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 24 с.
10. Д е в я т к и н В.Г., К у з ь м и н Т.В., О х а п к и н А.Г. Характеристика сапробности Иваньковского водохранилища. - Вод. ресурсы, 1977, № 5, с. 150-159.
11. Д з ю б а н Н.А. Зоопланктон Цимлянского водохранилища. - Изв. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1958, т. 11, с. 51-74.
12. Д з ю б а н Н.А. О формировании зоопланктона водохранилищ. - В кн.: Тр. VII совещ. по проблемам биологии внутр. вод. М.; Л., 1959, с. 597-602.
13. И в а н ь к о в с к о е водохранилище и его жизнь. Л., 1978. 304 с.
14. И в а т и н А.В. Корреляция между общей численностью бактерий и количеством взвешенных веществ в воде Куйбышевского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973, № 28, с. 4-6.

15. К и т а е в С.П. Характеристика экологического фона жизни рыб озер Балтийского кристаллического щита: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1970. 28 с.
16. К у д р я в ц е в В.М. Численность, время генерации и продукции бактерий в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. - Микробиология, 1973, т. 42, вып. 1, с. 141-147.
17. Л а в р е н т ь е в а Г.М. Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада. - Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1977, т. 114, с. 1-167.
18. Л е о н о в А.К. Подогретые воды тепловых электростанций и их роль в гидрологическом режиме водохранилищ Волжско-Камского каскада. - Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1974, т. 95, с. 13-33.
19. М а м а е в а Н.В. Инфузории бассейна Волги. М., 1979. 150 с.
20. М а р к о в с к и й Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Киев, 1953, ч. 1. 196 с.
21. М а т е р и а л ы наблюдений на озерах и водохранилищах (дополнение к гидрологическому ежегоднику). Горький, 1967, т. 4, вып. (1-3); 1971-1979, вып. 1, ч. II.
22. М е й с н е р Е.В. Водный режим водохранилищ и его значение для жизни рыб. - Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР, 1961, вып. 10, с. 119-122.
23. М е т о д и ч е с к и е рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: Зоопланктон и его продукция. Л., 1982. 33 с.
24. М о р д у х а й-Б о л т о в с к а я Э.Д. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955-1956 гг. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959, вып. 1(4), с. 161-174.
25. Н и к а н о р о в Ю.И. Ивановское водохранилище. - Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1975, т. 102, с. 5-25.
26. О б щ и е основы изучения водных экосистем. Л., 1979. 273 с.
27. П и д г а й к о М.Л. Зоопланктон придунайских водоемов. Киев, 1957. 99 с.
28. П и д г а й к о М.Л. Зоопланктоценозы водоемов различных почвенно-климатических зон. - Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1978, т. 135, с. 3-109.
29. П л о х и н с к и й Н.А. Биометрия. М., 1970. 367 с.
30. П р и й м а ч е н к о А.Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин. - В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966, с. 3-25.
31. П р и й м а ч е н к о А.Д., Д е н и с о в а А.И., Г у с ы н с к а я С.Л., М и х а й л е н к о Л.Е., Ж д а н о в а Г.А., Н е б р а т А.А. Сравнительная характеристика пелагических сообществ двух разнотипных водохранилищ Днепровского каскада по их структуре и трофологическим отношениям. -

- В кн.: У Всесоюз. лимнол. совещ.: Тез. докл. Иркутск, 1981, вып. 1, с. 30-32.
32. Романенко В.И. Численность и продукция бактерий в водохранилищах Волги. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 60-66.
33. Романова А.П., Беккер Т.Г. Характеристика бактериопланктона Ивановского водохранилища. - Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1978, т. 132, с. 139-151.
34. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 364 с.
35. Столбун А.К. Продукция и деструкция органического вещества и бактериопланктон в условиях евтрофирования. - Вод. ресурсы, 1981, № 1, с. 140-155.
36. Тарасенко Л.В. Фитопланктон Ивановского водохранилища в зоне воздействия теплых вод Конаковской ГРЭС в 1973 г. - В кн.: Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. М., 1977, с. 33-42.
37. Тарасенко Л.В., Саппо Л.М. Фитопланктон, первичная продукция и деструкция органического вещества в Ивановском водохранилище. - Тез. докл. III съезда ВГБО. Рига, 1976, т. 3, с. 180-183.
38. G e l l e r W., M ü l l e r H. The filtration apparatus of Cladocera: Filter Mech-Sizes and their Implications on Food Selectivity. - Oecologia, 1981, vol. 49, N 3, p. 316-321.

ФАУНА ДНА И ЗАРОСЛЕЙ ОЗ. НЕРО

Оз. Неро возникло во время последнего Валдайского оледенения и в настоящее время представляет собой интенсивно евтрофирующийся мелководный водоем, вытянутый с юго-запада на северо-восток. Протяженность озера в длину 13,7 км, максимальная ширина 7,6 км. Глубина воды изменяется мало, близка к среднему значению 1,5 м и только в центральной части северной половины озера достигает 2,8–3,5 м. В озеро впадает р. Сара (с юга) и ряд мелких речек и ручьев (с севера), а вытекает р. Которосль. Движение воды в озере очень слабое, с юга на север. Берега плоские, южная береговая линия сильно изрезана и заторфована. Вся береговая линия покрыта водной растительностью, в отдельных местах образующей сплошной ковер. Рельеф дна озера более или менее ровный блюдцеобразный. Дно покрыто толстым слоем сапропеля.

С начала XX в. озеро всесторонне изучалось, и сведения о жизни этого водоема имеются в многочисленных источниках. Однако о донной фауне озера и фауне прибрежноводной растительности известно немного. Первое и достаточно подробное обследование бентоса открытой части озера было проведено Б.С. Грезе в 1927–1929 гг. [1]. Повторное обследование было выполнено А.В. Монаковым и В.А. Экзерцевым [5]. Авторы дали описание донной фауны только одного разреза – Ростов–Угодичи. Фауна зарослей была описана С.А. Дамской [2] в 20-х гг., причем до вида определялись только часто встречающиеся виды моллюсков, пиявок и частично олигохет. Детальные данные о видовом составе и распределении бентоса в оз. Неро отсутствовали, а необходимость в их получении стала весьма актуальной в связи с предстоящей реконструкцией водоема в интересах рыбного и сельского хозяйства. Проведенное в 1977–1978 гг. изучение бентоса способствовало определению полувекových изменений в составе сообщества донных животных, численности и биомассы популяций основных видов на типичных биотопах открытой части озера, а также в наиболее распространенных ассоциациях воздушно-водных, плавающих и погруженных растений.

Для получения сравнимого материала была проведена бентосная съемка по разрезам, установленным Грезе в 1927 г. [1]. На разрезе Ростов–Угодичи на 3 постоянных станциях сборы проводили

1 раз в месяц в течение 9 мес. Пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджа 1/40 м² и промывали через мельничный газ № 23. Всего было собрано и обработано 55 проб из открытой части озера.

Обследование фауны зарослей было проведено в 20 видах водных растений, среди которых господствовали формации тростника, рогоза, камыша озерного, сусака, кубышки желтой – всего с 23 станций. Пробы отбирали сачком, зарослечерпателем, дночерпателем, иногда растения выдергивали с корнями и животных собирали с корней и растений. Были определены олигохеты, пиявки, моллюски, нематоды и личинки хирономид без количественных показателей из-за неравноценной уловистости фауны орудиями сбора.

Определения хирономид и нематод были проведены сотрудниками Института биологии внутренних вод АН СССР А.И. Шиловой, Н.И. Зеленцовым, В.Г. Гагариным, за что автор приносит им свою благодарность.

Д о н н а я ф а у н а о т к р ы т о й ч а с т и о з е р а

Озерный сапропель – среда обитания донной фауны – образуется за счет отмирающего планктона. На основании цвета ила, остатков водорослей и других микроскопических организмов Б.С. Грезе выделял диатомовый ил серо-желтого цвета, занимающий небольшую территорию наибольших глубин; протококковый ил оливкового цвета, залегающий на умеренных глубинах от 1 до 2.5 м и береговой ил от оливково-серого до черного цвета с большим включением остатков высших водных растений [1], распространенный в мелко-водных частях озера, граничащих с прибрежной полосой.

Наиболее детальное изучение сапропеля оз. Неро проводили сотрудники лаборатории сапропелевых отложений в 50-е гг. На основании химического анализа Н.В. Кордэ [3] характеризовала поверхностные сапропели оз. Неро как наиболее влажные, темно-коричневого цвета, с содержанием органического вещества от 41 до 19.9% и относила их к сапропелям повышенной зольности. Из биологического анализа следует, что в средней и северной частях водоема первый слой сформирован из темноцветных глинистых протококковых сапропелей; в южной части озера на поверхности отложений залегают диатомовые сапропели с некоторым включением протококковых. Таким образом, на основании анализа приведенных данных можно заключить, что верхний слой сапропеля состоит в основном из остатков протококковых и диатомовых водорослей, животных и высших растений. Видовой состав этих частиц в современный период постоянен [4], но количественное соотношение тех или иных компонентов в различных участках озера различно.

По данным химического анализа можно сделать вывод о том, что на протяжении последних 50 лет значительных изменений в содержании общего азота, фосфора и кальция в составе илов не произошло:

Год	Зольность, %	N _{общ} , %	P, %	Ca, %	Литературный источник
1930	57.6	1.5-1.7	0.92	7.33	[1]
1964	57	0.18-1.7	0.25-2.3	0.9-40	[6]

Макробентос озера за пределами прибрежной зоны, ограниченной изобатой 1 м, представлен в основном хирономидами, в меньшей степени олигохетами, пиявками, моллюсками. Видовой состав макробентоса озера по материалам майской съемки 1977 г. следующий:

Класс, вид	Встречаемость, %
N e m a t o d a	
Gastromermis (Brevimersis) pararosea Rubzov	10
Eurymermis cazanica (Bacescu)	15
O l i g o c h a e t a	
Nais barbata Müll	10.5
Aulodrilus limnobius Bretsher	5
Limnodrilus udekemianus Clap.	5
L. hoffmeisteri Clap.	26
Potamothrix hammoniensis (Mich.)	48
Peloscolex ferox (Eisen)	5
H i r u d i n e a	
Glossiphonia complanata (L.)	5
Helobdella stagnalis (L.)	5
Protoclepsis maculosa (Rathke)	5
Herpobdella octoculata (L.)	37
H. nigricollis (Brandes)	30
M o l l u s c a	
Euglesa henslovana (Sheppard)	5
Valvata piscinalis (O.F. Müller)	10
Physa fontinalis (L.)	5
Planorbarius corneus (L.)	5
D i p t e r a	
Culicoides sp.	32
Procladius choreus (Mg.)	21
Tanypus punctipennis (Mg.)	5
Cricotopus silvestris F.	10.5
Corynoneura celeripes Winn	5
Chironomus plumosus (L.)	70
Cryptotendipes nigronitens (Edw.)	27

Класс, вид	Встречаемость, %
<i>Cryptochironomus ex.gr.defectus</i> (Kieff.)	5
<i>Einfeldia carbonaria</i> Mg.	60
<i>Endochironomus tendens</i> F.	10
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Mg.)	5
<i>Cryptocladopelme viridula</i> (Fabr.)	15
<i>Polypedillum convictum</i> (Walk.)	5
<i>P. nubeculosum</i> Mg.	10
<i>Cladotanytarsus ex.gr. mancus</i> (Wulp.)	10
<i>Tanytarsus ex. gr. lobatifrons</i> (Kieff.)	5
<i>T. ex. gr. gregarius</i> (Kieff.)	5

Б.С. Грезе [1] в своей работе в открытой части озера отмечал 7 форм хирономид, не определенных до вида, 2 вида олигохет и 2 вида моллюсков. Увеличение списка видов зообентоса объясняется, видимо, тем, что теперь включены формы, ранее не определявшиеся до вида. Общее число найденных видов - 34. Однако основную биомассу бентоса образуют 4 вида хирономид (*Chironomus plumosus*, *Einfeldia carbonaria*, *Cryptotendipes nigronitens*, *Procladius choreus*), 2 вида олигохет (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*) и 1 вид пиявок (*Herpobdella octoculata*). Остальные виды не многочисленны и доля их в общей биомассе бентоса незначительна.

Состав фауны и соотношение видов донных животных в значительной степени определяются характером грунта, поэтому исследования проводились по двум зонам дна озера - мелководной (глубины 0,8-1,5 м), граничащей с прибрежной полосой, и глубоководной, центральной (глубины до 3,5 м).

В первой зоне верхний слой сапропеля темно-коричневого цвета состоит из аморфного детрита, остатков высших растений и животных. Причем в северной части озера в сапропеле преобладают протококковые водоросли, а в южной диатомовые. Н.В. Кордэ [4] объясняет развитие диатомей в южной части озера подтоком вод, содержащих биогенные элементы и кремнекислые соединения. Северная часть озера находится под евтрофирующим влиянием г. Ростова. При евтрофировании водоема создаются благоприятные условия для развития протококковых. При сопоставлении состава донной фауны „сублиторальной“ зоны северной части озера с южной было замечено, что в северной части из личинок хирономид преобладала *Einfeldia carbonaria*, численность которого (350 экз./м²) здесь значительно больше, чем в других районах озера (до 50 экз./м²). Этот вид обычен в евтрофных озерах. В первых числах июня в пробах было много куколок этого вида, а основной лёт наблюдался в июне, что свойственно данному виду и в других водоемах [8]. Из олигохет здесь встречался в основном *Potamothrix hammoniensis*.

Биомасса и численность макробентоса в целом в мелководной зоне озера как в южной, так и в северной частях примерно одина-



Рис. 1. Биомасса (А) и численность (Б) хирономид (1) и олигохет (2) в озере.

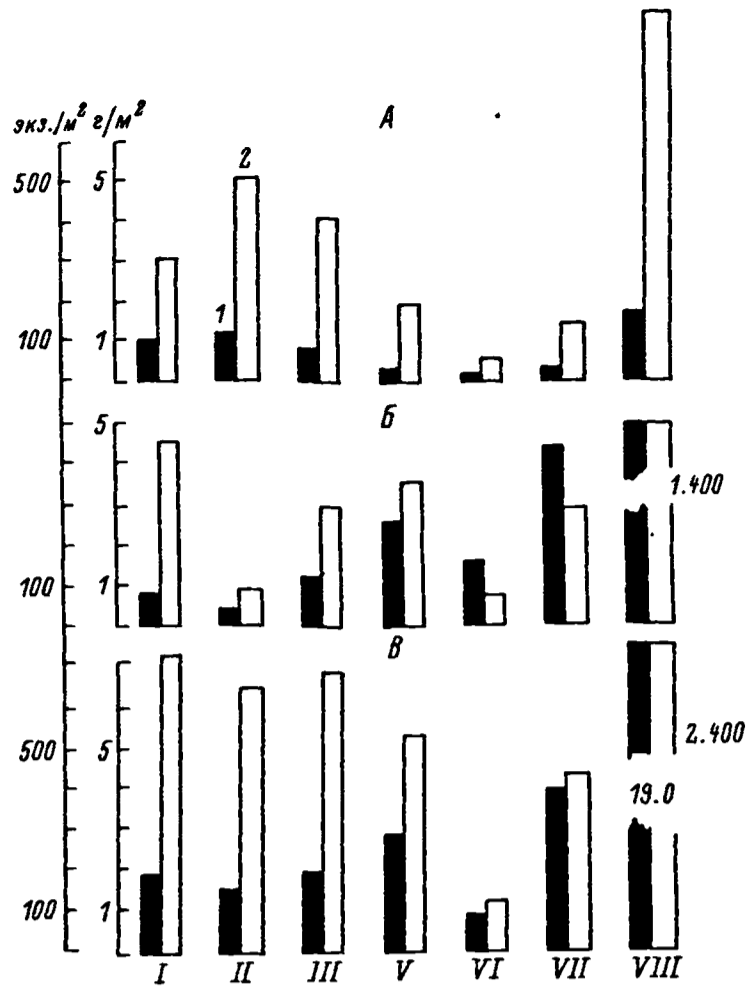


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы (1) и численности (2) бентоса. А - олигохеты, Б - хирономиды, В - весь бентос.

ковы ($3.3-3.4 \text{ г/м}^2$ и $1-1.5 \text{ тыс. экз./м}^2$). Личинки хирономид составляли 75% от общей биомассы, олигохеты 15%, остальные (пиявки, моллюски, нематоды) 10%.

В центральной части озера верхний слой сапропеля темно-коричневого цвета, глинистый с преобладанием протококковых водорослей населен преимущественно личинками хирономид с доминированием *Chironomus plumosus* (до 100 экз./м^2). *Einfeldia carbonaria* встречалась в меньшем количестве, чем в мелководной зоне. В некоторых пробах эти 2 вида оказывались равными по численности. Сопутствующими видами были *Clyptotendipes nigronitens* и *Procladius choreus*. Из олигохет *Potamothrix hammoniensis* расселен более или менее равномерно в центральной части озера и имеет численность $50-100 \text{ экз./м}^2$.

Биомасса и численность макробентоса в глубокой, центральной, части озера ниже, чем в мелководной - 1.9 г/м^2 и 300 экз./м^2 . Хирономиды составляют 66% от общей биомассы, олигохеты 20%, на долю прочих организмов (моллюски) приходится 12% (рис. 1, 2).

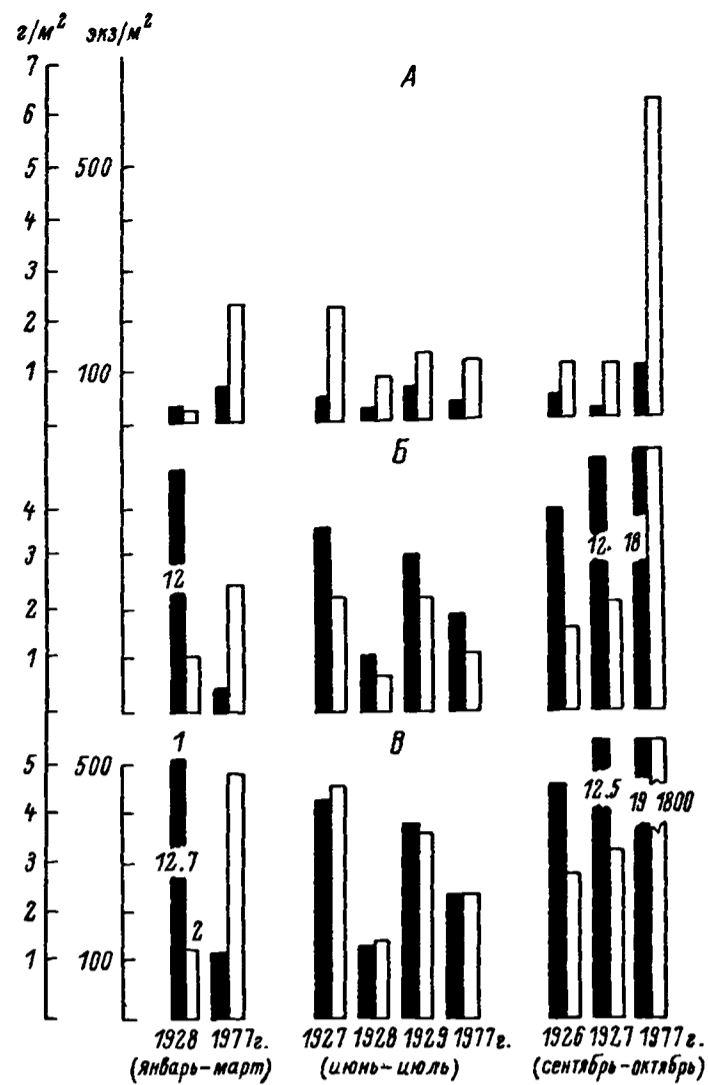


Рис. 3. Многолетние изменения биомассы (1) и численности (2) основных групп бентоса.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Наблюдения над сезонной динамикой численности и биомассы бентоса проводились на 2 контрольных станциях разреза Ростов-Угодичи: на глубине 1.5 м (ст. 37) и 3.5-4 м (ст. 35). Верхний слой грунта на обеих станциях представлен водорослево-железистым сапропелем, в состав которого входит аморфный детрит, остатки протококковых и диатомовых водорослей, остатки животных, глина и известь. Показатели численности и биомассы осреднены по 2 станциям (рис.3). Сезонные изменения бентоса при ограниченном его видовом составе в основном зависят от изменений, происходящих в популяциях массовых видов: *Einfeldia carbonaria*, *Chironomus plumosus* и *Potamothrix hammoniensis*.

Зимой существенных изменений в видовом составе не наблюдалось. Популяции обоих доминирующих видов были представлены личинками III-IV возраста. Последние, в частности *Chironomus*

plumosus длиной 23–27 мм, составляли 85% биомассы, но численность их была невелика. Личинки III возраста *Einfeldia carbonaria* длиной 8–12 мм встречались в большем количестве. Средняя биомасса их в этот период не превышала 1 г/м², а численность 340 экз./м².

Весной (май) после вскрытия озера биомасса хирономид составляла 2.5 г/м², а численность 350 экз./м². Во второй половине мая наблюдался лёт *Chironomus plumosus*, тогда как личинки *Einfeldia carbonaria* встречались еще только с набухшими грудными сегментами. Куколки *E. carbonaria* обнаруживались в пробах в начале июня.

Летом, особенно в конце июня, численность и биомасса хирономид снижаются в основном за счет вылета *E. carbonaria*: средняя биомасса хирономид составляет 2.5 г/м², а численность 350 экз./м². Основная масса личинок в пробах представлена молодыми особями. Наибольшая численность и биомасса личинок хирономид (17 г/м² и 1400 экз./м²) наблюдаются осенью. В это время 80% всей популяции представлены личинками 1У возраста *Chironomus plumosus* длиной 28–30 мм. Очевидно, наиболее интенсивный рост личинок происходит в конце лета–осенью. В таком возрасте они зимуют.

Сезонная динамика олигохет определяется в основном жизненным циклом *Potamothrix hammoniensis*. В зимнее время (январь–март) численность колеблется от 400 до 600 экз./м², а биомасса от 1 до 15 г/м². В популяции половозрелые с поясками особи *P. hammoniensis*, подготовленные к размножению, составляют 50%. Примерно 10% червей имеют развитую половую систему, но без пояска, остальную часть популяции образуют неполовозрелые черви.

В мае, после вскрытия озера, численность и биомасса несколько уменьшаются. В это время начинается размножение, продолжающееся весь июнь. Когда массовое размножение заканчивается (июнь–июль), численность и биомасса олигохет заметно уменьшаются, видимо, в результате естественного отмирания старых особей.

Осенью, в октябре, наблюдается резкое повышение численности и биомассы за счет появления новой генерации олигохет. В осенне–зимние месяцы происходит интенсивная подготовка к весеннему размножению (сперматогенез, овогенез).

Сопоставление полученных данных с результатами предшествующих исследований (рис. 4) свидетельствует о том, что несмотря на большие перерывы в изучении донной фауны (50 лет со времени наблюдений Б.С. Грезе и 18 лет со времени обследования озер Ярославской области сотрудниками Института биологии внутренних вод) значительных изменений в общих показателях численности и биомассы макробентоса не произошло. Но среди хирономид массовым видом стали личинки *Einfeldia carbonaria*, а *Chironomus plumosus* встречается реже и в небольшом количестве. Видимо, поэтому биомасса хирономид в 1978–1979 гг. стала гораздо ниже, чем в предыдущие годы. Численность и биомасса

олигохет по сравнению с предыдущими годами увеличились значительно: биомасса в 2 раза, численность в несколько раз. Летом биомасса и численность как хирономид, так и олигохет колеблются практически в одинаковых пределах. Средняя летняя биомасса бентоса в целом в 1927-1929 гг. составляла 5.5 г/м², а в 1977 - 4.2 г/м². Осенью показатели биомассы и численности как олигохет, так и хирономид выше, чем в этот же сезон в предыдущие годы. *Ch. plumosus* представлен старшими возрастными формами. Гресе [1] указывал также, что осенью встречались в основном личинки 1У возраста.

Фауна зарослей озера

Подробная характеристика распределения макрофитов в озере была дана еще А.Ф. Флеровым в 1902 г. [7], который отмечал, что озеро к июлю-августу почти все зарастает прибрежно-водной и водной растительностью, свободным остается лишь центральный глубоководный участок. Подобную картину зарастания акватории озера приходилось наблюдать В.А. Экзерцеву 60 лет спустя [5]. Во время обследования, проведенного в июле 1978 г., мы наблюдали ту же картину распределения растительности, с теми же господствующими формациями тростника, рогоза, камыша озерного, сусака, кубышки желтой.

Фауна зарослей представлена личинками хирономид, моллюсками, в меньшей степени олигохетами, пиявками и нематодами. Состав и соотношение этих групп гидробионтов приводятся для наиболее распространенных ассоциаций макрофитов.

Ассоциация свободноплавающих растений нитчатки, ряски трехдольной и водокраса располагается на глубинах 30-50 см по берегам озера, наиболее часто у городского берега. У восточного берега озера в это сообщество входит еще манник водяной. Зарослевая фауна богато представлена хирономидами (17 видов), моллюсками, пиявками, олигохетами. Всего в этом сообществе растений было обнаружено наибольшее количество видов животных - 39. Наиболее часто встречаются *Stylaria lacustris*, *Helobdella stagnalis*, *Herpobdella nigricollis*, *Glyptotendipes gripekoveni*. На пробной площадке были обнаружены следующие виды:

Класс, вид	Встречаемость, %	Обилие
O l i g o c h a e t a		
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	100	xxx
<i>Potamothenis hammoniensis</i> (Mich.)	50	x
<i>Ophidonais serpentina</i> (Mich.)	25	xx
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Mich.)	25	xx
<i>Lamprodrilus isoporus</i> Mich	25	x

Класс, вид	Встречае- мость, %	Обилие
H i r u d i n e a		
Glossiphonia complanata (L.)	10	xx
G. concolor (A.)	50	x
G. heteroclita (L.)	25	x
Helobdella stagnalis (L.)	100	xxx
Piscicola geometra (L.)	20	x
Herpobdella octoculata (L.)	-	-
H. nigricollis (Brandes)	100	xxx
M o l l u s c a		
Amesoda scaldiana (Norm.)	10	x
Sphaerium nucleus (S.)	25	x
Valvata cristata O.F. Müll.	20	x
Viviparus contectus (Müll.)	20	x
Bithynia tentaculata (L.)	25	xx
Lymnaea auricularia (L.)	20	x
L. patula (Da Costa)	20	x
Lymnaea stagnalis (L.)	10	xx
Physa fontinalis (L.)	50	xxx
Planorbarius sp.		
C h i r o n o m i d a e		
Cryptochironomus ex.gr. pararost- ratus Lenz	10	x
Chironomus salinarius K.	10	x
Ch. fl. thummi K.	20	x
Chironomus sp.	10	x
Endochironomus albipennis Mg.	20	xx
E. impar Walk.	40	xxx
E. ex. gr. tendens F.	15	xx
Glyptotendipes gripekoveni K.	80	xxx
Limnochironomus pulsus Walk.	10	x
Parachironomus arcuatus G.	10	x
Polypedilum convictum (Walk.) Edw.	10	x
Paratanytarsus quintuplex K.	10	x
Cricotopus silvestris Fabr.	50	xxx
Psectrocladius delatoris Zelentzov	10	x
P. obivus (Walk.)	10	-
Ablabesmyia monilis (L.)	25	x
Clinotanypus nervosus Mg.	15	x

Ассоциация тростника обыкновенного с ряской трехдольной встре-
чается в виде куртин в открытой части озера, сплошной полосой
в устье р. Сары и в юго-западной части озера. Вдоль западного
берега зона тростника смешана с зарослями рогоза. Глубина 80-
130 см. Местами в погруженном ярусе много ряски. Этот тип
зарослей, как и предыдущий, богато представлен фауной - 31 вид.

Доминируют хирономиды - 17 видов. Наиболее часто встречаются *Stylaria lacustris*, *Glossiphonia complanata*, *Herpobdella octoculata*, *Endochironomus impar*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Limnochironomus pulsus*. На пробной площадке зарегистрированы:

Класс, вид	Встречаемость, %	Обилие
O l i g o c h a e t a		
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	75	xxx
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	25	xx
<i>Potamothenix hammoniensis</i> (Mich.)	25	xx
<i>Psammoryctides albicola</i> (Mich.)	25	x
H i r u d i n e a		
<i>Hemiclepsis marginata</i> (Mich.)	25	x
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	75	xx
<i>Glossiphonia concolor</i> (A.)	25	xx
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	25	xx
<i>Herpobdella octoculata</i> (L.)	100	xxx
M o l l u s c a		
<i>Sphaerium nucleus</i> (S.)	25	x
<i>Euglesa tetragona</i> (N.)	25	x
<i>Lymnaea auricularia</i> (L.)	25	x
<i>L. glutinosa</i> (O.F.Mull.)	25	x
<i>Anisus vortex</i> (L.)		.
C h i r o n o m i d a e		
<i>Chironomus fl. plumosus</i> L.	50	xxx
<i>Chironomus</i> sp.	25	xxx
<i>Endochironomus impar</i> Walk.	75	x
<i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	25	x
<i>Glyptotendipes ex.gr. gripekoveni</i> K.	75	xxx
<i>Limnochironomus nervosus</i> Staeg.	10	x
<i>L. pulsus</i> Walk.	75	xx
<i>Parachironomus arcuatus</i> G.	25	x
<i>Polypedilum nubeculosum</i> Mg.	25	xx
<i>Paratanytarsus</i> sp.	50	xxx
<i>Tanytarsus ex.gr. gregarius</i> (K.) Edw.	10	x
<i>T. lobatifrons</i> K.	25	xx
<i>Corynoneura</i> sp.	25	x
<i>Cricotopus</i> sp.	50	x
<i>Cricotopus algarum</i> Kieff.	25	-
<i>C. ex.gr. sylvestris</i> Fabr.	50	x
<i>Ablabesmyia monilis</i> L.	50	x

Ассоциация камыша озерного в северной части озера, в устье р. Вексы, образует довольно густые заросли на глубине 90-120 см. Высота камыша до 2,5 м. Кроме этой зоны куртины камыша озер-

ного круглыми пятнами в диаметре 7-15 м встречаются на акватории озера. Этим пятнам больше в северной половине озера. В зарослях обнаружено 26 видов. Доминируют хирономиды (10 видов). Наиболее часто встречаются *Stylaria lacustris*, *Bithynia tentaculata*, *Anisus vortex*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Endochironomus albipennis*. На пробной площадке обнаружены виды:

Класс, вид	Встречаемость, %	Обилие
O l i g o c h a e t a		
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	100	xxx
<i>Ophidonais serpentinae</i> (Müll.)	20	x
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruith.)	20	x
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	20	x
H i r u d i n e a		
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	20	x
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	25	x
<i>Herpobdella octoculata</i> (L.)	50	xxx
<i>H. nigricollis</i> (Brandes)	20	x
M o l l u s c a		
<i>Viviparus contectus</i> (Millet)	50	x
<i>Bithynia tentaculata</i> Paasch.	100	x
<i>Lymnaea auricularia</i> (L.)	30	x
<i>L. patula</i> (Da Costa)	30	x
<i>L. stagnalis</i> (L.)	50	xx
<i>Physa fontinalis</i> (L.)	50	xx
<i>Anisus albus</i> (O.F.Müll.)	30	x
<i>A. vortex</i> (L.)	100	xxx
C h i r o n o m i d a e		
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	70	xxx
<i>E. tendens</i> F.	30	x
<i>E. impar</i> Walk.	20	x
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> K.	100	xxx
<i>Limnochironomus pulsus</i> Walk.	20	x
<i>Pseudochironomus</i> sp.	20	x
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Mg.)	20	x
<i>Cricotopus ex.gr.silvestris</i> F.	70	xxx
<i>Bezzia xantocephala</i> G.	20	x
<i>B. annulipes</i> (Meigen.)	20	x

Ассоциация кубышки желтой широкой полосой протянулась вдоль правого побережья р. Сары с выходом в озеро на глубинах 80-120 см. Растения распределяются по поверхности равномерно. Листья кубышки практически закрывают водную поверхность, образуя сплошной ковер. Иногда кое-где встречаются побеги рогоза,

тростника. Чистое сообщество кубышки желтой может переходить в сообщество рогоза узколистного с кубышкой.

Моллюски и пиявки заселяют нижнюю поверхность листьев кубышки, где обнаружены кладки стрекоз и Trichoptera. Постоянно, но в небольшом количестве встречаются личинки хирономид (21 вид), из которых доминируют 11 видов. К массовым беспозвоночным относятся Herpobdella octoculata, Anisus vortex, Endochironomus impar. На пробной площадке зарегистрированы следующие виды:

Класс, вид	Встречаемость, %	Обилие
O l i g o c h a e t a		
Psammoryctides barbatus (Grube.)	100	xx
H e r u d i n e a		
Glossiphonia complanata (L.)	100	x
Helobdella stagnalis (L.)	25	x
Herpobdella octoculata (L.)	25	xxx
H. nigricollis (Brandes)	25	x
M o l l u s c a		
Bithynia tentaculata (L.)	25	x
Lymnaea auricularia (L.)	25	x
L. palustris (O.F. Müll.)	30	x
L. stagnalis (L.)	50	xx
Physa fontinalis (L.)	50	xx
Anisus vortex (L.)	100	xxx
C h i r o n o m i d a e		
Endochironomus albipennis Mg.	20	xx
E. impar Walk.	50	xxx
E. ex.gr. tendens F.	60	xx
Glyptotendipes caulicola K.	10	x
Limnochironomus pulsus Walk.	30	x
Parachironomus arcuatus G.	10	x
Pentapedilum ex. sectum K.	10	x
Polypedium nubeculosum Mg.	20	x
Psectrocladius sordidellus	10	x
Cricotopus silvestris F.	10	x
Ablabesmia monilis L.	10	x

Ассоциация рдеста пронзеннолистного приурочена к глубинам 100-150 см в центральной зоне озера. Среди зарослей рдеста могут встречаться куртины рогоза, камыша и кубышки. В указанной ассоциации найдено 27 видов. Доминируют моллюски. Олигохеты обнаружены только в грунте. Много пиявок. Массовые виды - Glossiphonia complanata (L.), Herpobdella octoculata, Euglesa subtruncata, Physa fontinalis, Endochironomus

albipennis, *Cryptochironomus pararostratus*, *Chironomus plumosus*. На пробной площадке найдены виды:

Класс, вид	Встречае- мость, %	Обилие
O l i g o c h a e t a		
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	20	xx
H i r u d i n e a		
<i>Protoclepsia maculosa</i> Livan.	20	x
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	100	x
<i>Glossiphonia</i> sp.	10	x
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	50	xx
<i>Piscicola geometra</i> (L.)	5	x
<i>Herpobdella octoculata</i> (L.)	80	xxx
<i>H. nigricollis</i> (Brandes)	20	x
<i>Herpobdella</i> sp.	10	x
M o l l u s c a		
<i>Sphaerium corneum</i> (L.)	20	xxx
<i>Pisidium amnicum</i> (O.F.Müll.)	20	xx
<i>Euglesa subtruncata</i> (Malt.)	50	xxx
<i>E. pulchella</i> (Jenyns)	25	xx
<i>E. heuslowana</i> (Sheppard)	25	-
<i>Euglesa</i> juv.		xxx
<i>Viviparus contectus</i> (Millet)	10	x
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	10	x
<i>B. troscheli</i> Paasch	10	x
<i>Physa fontinalis</i> (L.)	50	xxx
<i>Anisus vortex</i> (L.)	25	xxx
C h i r o n o m i d a e		
<i>Cryptochironomus pararostratus</i> Lenz	50	xxx
<i>Chironomus plumosus</i> L.	50	xxx
<i>Einfeldia f.l. pagana</i> Mg.	20	x
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	50	xxx
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> Kieff.	20	x
<i>Polypedilum nubeculosum</i> Mg.	20	x
<i>Cricotopus silvestris</i> Fabr.	20	x

Ассоциация манника водяного с рясками встречается во многих защищенных от прибоя местах озера на глубинах 30-50 см. Население этого сообщества представлено 13 видами. Доминируют моллюски. Хирономиды отсутствуют. Массовые виды - *Herpob-*

della octoculata, Viviparus contectus, Anisus vortex.
Видовой состав пробного участка следующий:

Класс, вид	Встречае- мость, %	Обилие
O l i g o c h a e t a		
Limnodrilus hoffmeisteri Clap.	30	xx
Psammoryctides albicola (Mich.)	70	xx
H i r u d i n e a		
Hemiclepsis marginata O.F. Müll.	50	x
Glossiphonia complanata (L.)	50	x
Herpobdella octoculata (L.)	50	xxx
M o l l u s c a		
Valvata pulchella Studer.	25	x
Viviparus contectus (Millet)	100	xxx
L. palustris (O.F.Müll.)	30	x
Lymnaea stagnalis (L.)	50	x
Physa fontinalis (L.)	25	x
Planorbarius corneus (L.)	25	x
Anisus contortus (L.)	25	x
A. vortex (L.)	100	xxx

Смешанные заросли гидрофильных растений (осока острая, хвощ приречный, щавель водяной и вех ядовитый) были обнаружены в устье р. Вексы в местах, отгороженных густыми зарослями камыша на глубине 90-100 см. Заросли густые. В сообществах этих растений обнаружены только моллюски (12 видов). Массовые среди них - Viviparus contectus и Anisus vortex. На пробном участке обнаружены виды:

Класс, вид	Встречае- мость, %	Обилие
M o l l u s c a		
Amesoda scaldiana (Normand)	20	x
Viviparus contectus (Millet)	50	xxx
Bithynia troscheli Paasch.	20	x
Lymnaea stagnalis L.	10	x
L. palustris (O.F. Müll.)	20	x
Physa fontinalis (L.)	20	x
Planorbarius corneus (L.)	20	x
Planorbis planorbis (L.)		x
Anisus vortex (L.)	50	xxx
A. contortus (L.)	10	x
A. acronicus (Ferussac)	20	x
Lymnaea patula (Da Costa)		x

Ассоциация сусака зонтичного встречается по прибрежью озера. У городского берега заросли сусака густы. Ширина полосы чистых зарослей около 2 м на глубине 80–100 см. Среди них встречается стрелолист обыкновенный. Густые заросли сусака были обнаружены также в районе истока р. Вексы. Население этого сообщества бедное – всего 10 видов. *Anisus vortex* и *Endochironomus albipennis* – доминирующие виды.

В корнях сусака обнаружено очень много *Limnodrilus hoffmeisteri*. С одного корневища было собрано около 400 экз. массой 1,8 г, а на пробной площадке обнаружены виды:

Класс, вид	Встречаемость, %	Обилие
O l i g o c h a e t a		
<i>Tubifex tubifex</i> (Müll.)	20	xx
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	20	xx
H i r u d i n e a		
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	20	x
<i>Herpobdella octoculata</i> (L.)	20	x
M o l l u s c a		
<i>Limnaea ovata</i> (Draparnaud)	25	x
<i>L. palustris</i> (O.F.Müll.)	25	x
<i>Anisus vortex</i> (L.)	60	xx
C h i r o n o m i d a e		
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	50	xxx
<i>E. tendens</i> F.	25	x
<i>Cricotopus latidentatus</i> Tscherr.	25	x

Ассоциация телореза алоэвидного со стрелолистом обыкновенным встречается в заливах на глубинах 70–100 см. Такие сообщества отделены от основного плёса плотными тростниковыми зарослями. В этом сообществе обнаружены только хирономиды (7 видов):

Класс, вид	Встречаемость, %	Обилие
C h i r o n o m i d a e		
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> K.	50	x
<i>Paratanytarsus confusus</i> Palm.	20	x
<i>Cricotopus algarum</i> Kieff.	20	x
<i>C. ex.gr.silvestris</i> F.	100	xxx
<i>C. latidentatus</i> Tschernovskij sp.n.	20	x
<i>Corynoneura celeripes</i> Winn.	20	x
<i>Thicnemanniella feariforcys</i> Kieff.	20	x

Массовый среди них вид – *Cricotopus silvestris*.

Степень кормности в оз. Неро при современном его состоянии выше средней (летняя биомасса 4 г/м^2). За 75 лет (время наблюдений на озере) в структуре и численности донного населения значительных изменений не произошло, т.е. процесс сукцессионной динамики сообществ идет очень медленно. Без вмешательства человека так называемая стадия старения и заболачивания озера протянется многие десятилетия. Проведение реконструкции озерной котловины с целью использования ее как резерва для орошения полей может быть осуществлено в ближайшие годы в двух вариантах. По первому из них, увеличение объема воды в озере будет достигнуто путем углубления озерной котловины за счет изъятия сапропеля. Это повлечет за собой резкие изменения в условиях существования донной фауны беспозвоночных. Образуются более глубокие участки в виде вскрытых глубинных слоев сапропеля. На этом новом биотопе можно ожидать временной вспышки численности хирономид и олигохет. По второму варианту озеро должно быть по всему периметру обваловано дамбой, что позволит поднять уровень воды на 1 м. При этом варианте существенных изменений в донной фауне открытых плёсов не произойдет. Реконструкция приведет к некоторому омоложению экосистемы оз. Неро, сокращению площадей, занятых основными фитоценозами, и уменьшению видового разнообразия и численности хирономид и моллюсков.

Л и т е р а т у р а

1. Г р е з е Б.С. Исследования озера Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении: Ч. II. Бентос. – В кн.: Сборник тр. Ростов. науч. о-ва по изуч. мест. края. Ростов-Ярославский, 1930, вып. 2, с. 9–26.
2. Д а м с к а я С.А. Очерк зарослей озера Неро и их фауны. – Тр. Яросл. естеств.-истор. и краевед. о-ва. Ярославль, 1921, т. 3, вып. 1, с. 90–104.
3. К о р д э Н.В. Тинологическая характеристика отложений озера Неро. – В кн.: Тр. Лаборатории сапропелевых отложений. М., 1956, вып. 6, с. 145–159.
4. К о р д э Н.В. История микрофлоры и микрофауны озера Неро. – В кн.: Тр. лаборатории сапропелевых отложений. М., 1956, вып. 6, с. 181–199.
5. М о н а к о в А.В., Э к з е р ц е в В.А. Сообщества прибрежных и водных растений озера Неро и их фауна. – В кн.: Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, с. 304–318.
6. Т о м и н Е.Д., Ф о м и н А.И. Сапропель, его добыча и использование в сельском хозяйстве. Ярославль, 1964. 102 с.
7. Ф л е р о в А.Ф. Ботанико-географические очерки: III Ростовский край. – Землеведение, 1903, т. 10, кн. 2–3, с. 193–218.
8. Ш и л о в а А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976. 249 с.

ИССЛЕДОВАНИЕ ВНУТРИВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ
ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (L.)
МЕТОДОМ МНОГОМЕРНОГО СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Со времени первого наиболее исчерпывающего исследования строения леща, проведенного в 1927 г. М.И. Маркуном [21] на Аральском море, по настоящее время [43] накоплен значительный материал по морфологии его отдельных популяций. Нами учтено 95 работ, посвященных описанию строения леща водоемов европейской части СССР, Казахстана, Средней Азии и Центральной Европы. Особенно ценно, что по ряду из них имеется несколько описаний. Это относится к популяциям вида, обитающим в Финском заливе [9, 11, 12, 31], в р. Днепре [27, 41], в Камском водохранилище [15, 20].

Значительный интерес представляют морфологические данные по лещу, акклиматизированному в водоемах Средней Азии и Западной Сибири: описание леща оз. Балхаш, завезенного в 1949 г. из Аральского моря [38], леща озер Бийликоль и Акколь [36], интродуцированного в 1958 г. из низовий р. Урал, леща оз. Убинского, завезенного в 1929 г. из р. Урал, леща Бухтарминского водохранилища, пересаженного в 1959–1964 гг. из Аральского моря. Однако недостаточно данных по морфологии популяций, обитающих в бассейне Каспийского моря, Азово–Черноморском, водоемах центральной и северо–восточной территорий европейской части СССР.

До последнего времени лещ рассматривался как политипический вид. В 1935 г. А.В. Грибом и М.Ф. Вернидуб [9] были описаны восточный подвид *Abramis brama orientalis* [4] – преокупационное название *A. b. bergi* – и номинативный подвид *A. b. brama*. Иногда в литературе он упоминается под названием *A. brama* (L.) *тур.* Позднее П.И. Павлов [27] счел необходимым выделить в качестве подвида леща р. Дунай – *A. b. danubii*.

Дальнейшие исследования вскрыли ряд факторов, поставивших под сомнение реальность существования вышеописанных подвидов леща [33, 42, 45]. В качестве аргументов выдвигалось сильное перекрывание отдельных таксономических признаков, что не позволяло распознавать подвиды и слабое наследование меристических признаков, на основании которых выделялись подвиды.

Сильная трансгрессия ряда признаков рыб создает объективные трудности для построения их монотетической классификации [48]. Исследования в области систематики лососевых рыб показали результативность применения методов многомерной статистики в подобных случаях [7, 8, 30]. В настоящей работе авторы пытаются рассмотреть вопрос о внутривидовой структуре леща с позиций нумерической таксономии [48] с применением методов многомерной статистики.

В работе использованы собственные и литературные данные. Оригинальный материал собирался в северном районе Невской губы Финского залива на экспедиционных судах Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства. В сравнительном анализе использовалось 95 литературных описаний морфологии леща из разных районов европейской части СССР, Казахстана, Средней Азии и Центральной Европы. При таксономических исследованиях особые требования предъявлялись к исходным материалам [30], анализ которых вызвал необходимость значительного сокращения информации. Большинство авторов применяли схему измерений карповых рыб, предложенную И.Ф. Правдиным [29]. Однако некоторые исследователи приводили неполный набор признаков, предусмотренных этой схемой. Часто отсутствовали статистические характеристики изменчивости признаков.

Предварительная проверка исходных данных заключалась в определении выбросов средних значений признаков (уклонение более чем на $\pm 3 \sigma$) и в сравнении указанных в источнике средних квадратических отклонений с вычисленными по другим характеристикам коэффициентам вариаций и стандартным ошибкам, взятым из тех же работ. Если было возможно, восстанавливалось правильное значение признака или его квадратического отклонения. Таким образом, были выявлены ошибки и внесены некоторые изменения в исходные описания. Считаю необходимым привести все исправления, внесенные нами в литературные данные. В табл. 2 и 3 работы А.Н. Смирнова и А.А. Иванцова [31] указано разное среднее количество жаберных тычинок у леща Финского залива. В расчетах использованы данные из табл. 3 [31], на основании которых авторы делали свои выводы.

В описании леща Убинского озера [6, табл. 1] за среднюю длину основания спинного плавника самцов леща и среднее квадратическое отклонение признака вместо указанного в источнике $\bar{X} = 31.85$ и $\sigma = 6.7$ принято $\bar{X} = 13.85$ и $\sigma = 0.7$. Последняя величина найдена по соответствующей стандартной ошибке средней.

В описании морфологии леща Куршского залива [28, табл. 1] указано нереальное относительное значение длин грудных и брюшных плавников (3-5%). При расчетах эти данные были заменены средними значениями признаков и их квадратическими отклонениями, вычисленными по 22 выборкам (см. рис. 3), - длина грудных плавников $\bar{X} = 20.2$, $\sigma = 1.17$; длина брюшных плавников - $\bar{X} = 17.36$, $\sigma = 0.58$.

В описании леща оз. Мясро [23, табл. 1; 14, табл. 83] приведено малое среднее квадратическое отклонение для количества лучей в анальном плавнике (0,12). В расчетах использовалось отклонение $\sigma = 0,95$, вычисленное по стандартной ошибке, взятой из той же работы.

Аналогичное изменение внесено в описание ялпугского леща [27, табл. 2], так как в нем была указана малая величина квадратического отклонения для относительной высоты спинного плавника (0,35). Использовалось значение отклонения $\sigma = 1,34$, вычисленное по соответствующей стандартной ошибке.

Некоторые авторы [31] указывают у аральского леща $43,9 \pm 0,17$ позвонков, якобы подсчитанных М.И.Маркуном [21]. Так как в этой работе таких данных нет, то количество позвонков у леща Аральского моря рассчитывалось по всем материалам, представленным в статье П.Н. Морозовой [22, табл. 4]. Среднее значение и квадратическое отклонение высчитывались по исходным вариационным рядам из-за наличия опечаток и в этой работе. Принято, что у аральского леща в среднем 43,42 позвонка при $\sigma = 0,51$ и $n = 94$ экз.

В работе Маркуна [21, сводная таблица] указаны для самок - среднее количество лучей в анальном плавнике $\bar{X} = 25,58$ и квадратическое отклонение $\sigma = 1,08$, для самцов - $\bar{X} = 25,84$, $\sigma = 0,94$. Если объединить эти выборки, то для обоих полов $\bar{X} = 25,71$, $\sigma = 0,99$, что не совпадает с цифрами, указанными в таблице Маркуном ($\bar{X} = 25,21$, $\sigma = 1,58$). Поскольку подобный пересчет для других признаков давал полное совпадение с первоисточником, то во внимание принимались вычисленные нами значения среднего и отклонения.

В работе М.Ф. Чижиковой [39, табл. 2] квадратическое отклонение количества позвонков у ладожского леща не указано. В качестве него принято среднее значение отклонения по всем взятым нами выборкам - $\sigma = 0,69$.

Морфометрические показатели каспийского леща взяты из работы А.К. Устарбекова [35, табл. 4], который использовал их для сравнения с другими популяциями леща.

Кроме погрешностей в методике обработки различные виды изменчивости (размерно-возрастная, сезонная, локальная, изменчивость поколений) могут создавать „шум“, который подчас затрудняет выявление тех или иных закономерностей [15, 16, 37, 42, 43].

Е.А. Зиновьев [15] продемонстрировал влияние изменчивости поколений и внутривнутрипопуляционной локальной изменчивости на величины пластических признаков камского леща. Эти же факторы могут сказываться на результатах подсчета меристических признаков. В табл. 1 представлены некоторые счетные признаки леща Финского залива, определенные по единой методике [11]. Согласно данным, достоверные различия могут наблюдаться даже между выборками, взятыми в одном и том же районе, но в различные числа одного месяца. Так 95%-ный доверительный интервал среднего количества мягких лучей в анальном плавнике леща по выборке, взя-

Т а б л и ц а 1 Меристические признаки леща Невской губы Финского залива

Район и время сбора материала	Признак					
	l.l			A		
	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	lim	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	lim
Сестрорецкий район:						
14 IX 1967	94	52.94±0.21	49-58	94	25.39±0.12	23-28
25 IX 1967	19	52.84±0.36	51-56	22	26.33±0.21	24-28
Зеленогорский район:						
19 YI 1968	-	-	-	-	-	-
20 YI 1968	-	-	-	60	25.68±0.15	-
25 YI 1968	126	53.64±0.14	50-58	64	25.7±0.13	24-29
По всем районам 1967-1968 гг.	239	53.30±0.12	49-58	240	25.63±0.07	23-29

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Район и время сбора материала	Признак					
	Sp. br.			Vert.		
	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	lim	n	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	lim
Сестрорецкий район:						
14 IX 1967	93	20.54±0.2	17-26	95	44.71±0.99	43-47
25 IX 1967	26	21.27±0.23	18-23	-	-	-
Зеленогорский район:						
19 YI 1968	-	-	-	72	44.05±0.96	43-45
20 YI 1968	-	-	-	-	-	-
25 YI 1968	120	22.23±0.1	20-25	-	-	-
По всем районам 1967-1968 гг.	239	21.47±0.11	17-26	167	44.43±0.06	43-47

П р и м е ч а н и е. l.l - количество прободенных чешуй в боковой линии, A - количество мягких лучей в анальном плавнике, Sp. br. - количество тычинок на первой жаберной дуге, Vert. - общее количество позвонков, \bar{X} - среднее арифметическое, $S_{\bar{X}}$ - стандартная ошибка, lim - пределы колебаний значений признака, n - объем выборки.

той в районе Невской губы около г. Сестрорецка 14 сентября 1967 г. (табл. 1), составил 25.1-25.6. Повторный сбор материала в конце месяца дал иные результаты. Среднее значение признака для той же вероятности лежало в интервале 25.9-26.7. Различия оказались настолько велики, что доверительные интервалы средних не перекрывались между собой.

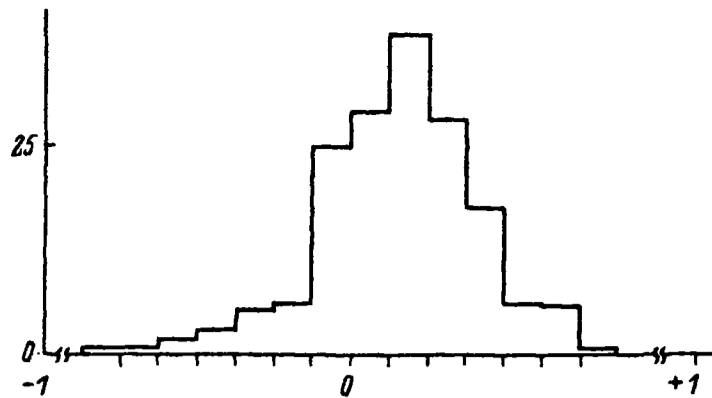


Рис. 1. Распределение коэффициентов парной корреляции между пластическими признаками, выраженными в индексной форме, на примере леща Финского залива [12].

По оси ординат — частоты признаков; по оси абсцисс — значения коэффициентов корреляции.

Еще более значительные различия наблюдались между средними, вычисленными по выборкам, взятым в разных районах Финского залива и в разные годы. В сентябре 1967 г. в районе г. Сестрорецка были пойманы лещи, имевшие в среднем 20.54 тычинки (табл. 1). По другой выборке в районе г. Зеленогорска, взятой на следующий год (25 июня), среднее количество тычинок у леща Финского залива отличалось почти на две единицы, причем объем выборок в том и другом случае был достаточно большим соответственно 93–120 экз.

Приведенные данные свидетельствуют о значительной субпопуляционной вариабельности морфологических признаков леща Финского залива. Во избежание возможных систематических погрешностей при сравнении с другими популяциями использовались обобщенные материалы по морфологии леща Финского залива сборов 1967–1968 гг. (табл. 1), в том числе и опубликованные ранее [11].

В расчетах использовались данные, характеризующие морфологию популяций леща по самцам и самкам. Если в литературном источнике материалы были представлены отдельно по полам, то вычислялись средние значения признаков и квадратических отклонений для обоих полов по известной методике [34]. Фенотипическое сходство популяций леща из различных районов ареала оценивалось отдельно по меристическим и пластическим признакам и совместно по тем и другим.

При составлении исходных матриц признаков мы стремились использовать максимально возможное количество географически удаленных популяций. Поскольку некоторые авторы ограничивались не полной схемой промеров признаков, то при сравнении в той или иной системе признаков количество популяций было неравномерным (см. рис. 2, 3, 4).

При многомерном сравнении фенотипического сходства отобранных популяций леща применялся кластерный анализ, основанный на

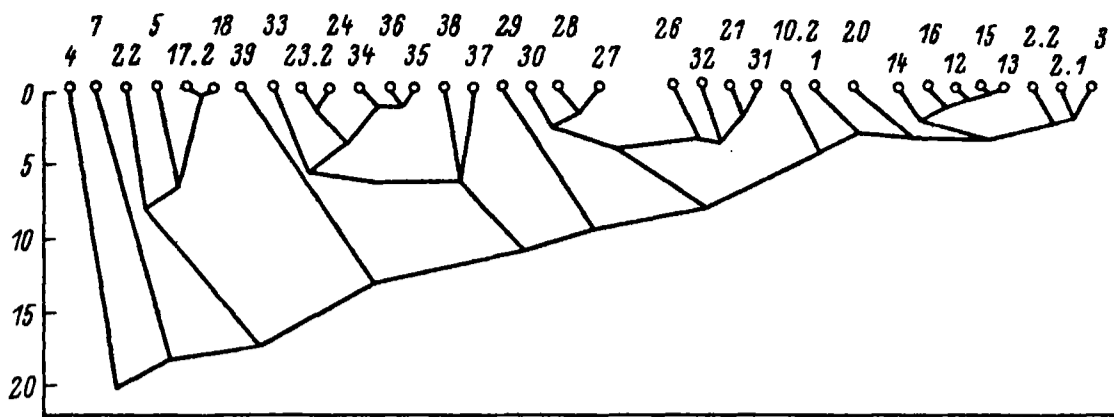


Рис. 2. Дендрограмма сходства 32 популяций леща по меристическим признакам.

По оси ординат — значения дивергенции; по оси абсцисс — номер популяции.

дивергенции Кульбака. Расчет велся по упрощенной методике [2], в основе которой лежит допущение о независимости признаков. Имеющиеся материалы позволяют убедиться в правомочности такого допущения. Распределение коэффициентов парной корреляции между экстерьерными признаками в системе индексов имеет колоколообразный вид со средним значением, близким к нулю (рис. 1). Слабая корреляция морфологических признаков леща, представленных в индексной форме, отмечалась ранее [5]. Все расчеты выполнены на ЭВМ „Минск-22“. В работе активное участие принимала ихтиолог Л.Н. Стрижникова.

При изучении эколого-географической изменчивости леща по морфологическим признакам сопоставлялись следующие популяции: 1 — оз. Яск-Ярви [18]; 2.1 — Невская губа, Финский залив [11]; 2.2 — Невская губа, Финский залив [31]; 3 — оз. Ильмень [5]; 4 — оз. Ладожское [39]; 5 — Куршский залив [28]; 6 — р. Неман [14]; 7 — р. Зап. Двина [14]; 8 — оз. Обялия — [25]; 9 — оз. Галстас [25]; 10.1 — Каунасское водохранилище [46]; 10.2 — Каунасское водохранилище [45]; 11 — водохранилище Рыбник [45]; 12 — р. Висла [47]; 13 — оз. Ягодзинске [47]; 14 — оз. Лихень [47]; 15 — оз. Йлавки [47]; 16 — Щецинский залив [47]; 17.1 — водохранилище Мостиште [46]; 17.2 — водохранилище Мостиште [45]; 18 — р. Дие [45]; 19 — оз. Снярдвы [45]; 20 — оз. Мястро [23]; 21 — р. Днестр [24]; 22 — р. Южный Буг [41]; 23.1 — р. Днепр [26]; 23.2 — р. Днепр [41]; 24 — р. Ингулец [19]; 25 — лиман Ялпуг [27]; 26 — р. Кама [32]; 27 — Камское водохранилище [15]; 28 — Камское водохранилище [20]; 29 — Волчихинское водохранилище [20]; 30 — р. Чусовая [20]; 31 — р. Волга [40]; 32 — Каспийское море, Аграханский залив [35]; 33 — оз. Убинское [6]; 34 — оз. Бийликоль [36]; 35 — р. Талас [36]; 36 — оз. Акколь [36]; 37 — Бухтарминское водохранилище [17]; 38 — оз. Балхаш [38]; 39 — Аральское море [21].

По 4 счетным признакам (количество чешуй в боковой линии, мягких лучей в анальном плавнике, жаберных тычинок на первой жаберной дуге и общее количество позвонков) была сопоставлена морфология 33 популяций леща (рис. 2).

На полученной дендрограмме можно выделить четыре, хорошо обособленные группы.

В I группу вошли популяции оз. Ильмень, Финского залива, р. Вислы, трех озер Польши (Илавки, Лихень, Ягодэинске), Щецинского залива, оз. Мясстро в Белоруссии, оз. Яск-Ярви в Карелии и Каунасского водохранилища (популяции 3, 2.1, 2.2, 13, 15, 12, 14, 16, 20, 1, 10.2).

II группа представлена почти исключительно популяциями рек Волги, Камы и Чусовой (популяции 31, 26, 27, 28, 30). С этой же группой объединились популяции леща Аграханского залива Каспийского моря и р. Днестр (популяции 32, 21).

III группу популяций составил лещ, акклиматизированный в озерах Убинском, Акколь, Бийликоль и в р. Талас, а также в оз. Балхаш и Бухтарминском водохранилище на р. Иртыш (популяции 37, 38, 35, 36, 34, 33). Сюда же относятся популяции леща рек Днепра и Ингулец (популяции 24, 23.2).

IV группу образовали популяции, обитающие в бассейне р. Дие (Чехословакия), в Куршском заливе Балтийского моря и в р. Южный Буг (популяции 18, 17.2, 5, 22).

Некоторые из сравниваемых популяций не вошли ни в одну из перечисленных групп. Самостоятельное положение на дендрограмме (рис. 2) заняли популяции Волчихинского водохранилища (верхнее течение р. Чусовой), Аральского моря, Ладожского озера и р. Зап. Двины (популяции 29, 39, 4, 7). Судя по уровню дивергенции этих популяций, аральский лещ по морфологии ближе всего стоит к III группе, а западодвинский лещ - к IV группе.

Наиболее значимым при разделении выделенных групп и отдельных популяций оказалось общее количество позвонков. Дивергенция по этому признаку была наибольшей и составила 45.3% от таковой по всем счетным признакам. Вклад признака рассчитывался по методу, предложенному В.Л. Андреевым и Ю.С. Решетниковым [2]. По доле вклада в общую дивергенцию остальные признаки распределились следующим образом: тычинок на первой жаберной дуге - 33.1%, мягких лучей в анальном плавнике - 11.3%, чешуй в боковой линии - 10.3%. Достоверность морфологических различий между выделенными группами определялась по критерию Хотеллинга (T-критерий) [1].

Различия оказались, как правило, достоверными при уровне значимости 95%. Наименее достоверные морфологические различия отмечены при сравнении популяции леща р. Зап. Двина (7) с популяциями, входящими в IV группу. В этом случае для количества степеней свободы 4 и 395 расчетное значение $T = 8.95$, что позволяет утверждать достоверное отличие данной популяции от популяций IV группы только с вероятностью 90% ($F_{0.90}(2.2) = 1.94$).

Т а б л и ц а 2

Результаты анализа достоверности морфологических различий восьми групп популяций леща по меристическим признакам

Номер группы или популяции леща	Номер группы или популяции леща							
	I	II	29	III	39	IV	7	4
I		3019	309	2003	784	1055	66	705
II	750		55	577	101	584	52	156
29	77	13		70	141	70	35	85
III	400	577	17		216	886	90	1237
39	195	101	34	53		782	151	383
IV	263	584	17	219	193		9	2894
7	16	52	8	22	37	2		256
4	174	156	21	306	383	716	63	

П р и м е ч а н и е. В верхнем правом углу представлены значения T -критерия, а в нижнем левом – соответствующие значения критерия Фишера (F -критерий)

Структура дендограммы (рис. 3) сходства популяций леща по пластическим признакам (процент от длины тела: наибольшая высота тела, длина головы, наименьшая высота тела, антедорсальное расстояние, постдорсальное расстояние, расстояние между грудными и брюшными плавниками, расстояние между брюшными и анальным плавниками, длина основания спинного плавника, высота спинного плавника, длина основания анального плавника, высота анального плавника, длина грудных плавников, длина брюшных плавников; процент от длины головы: длина рыла, диаметр глаза, ширина лба) отличается от дендограммы, построенной по меристическим признакам (рис. 2).

Подавляющее большинство сравниваемых популяций объединилось в одну группу (популяции 23.2, 21, 22, 10.2, 10.1, 11, 23.1, 6, 7, 30, 28, 35, 36, 34, 19, 18, 3, 5, 32, 17.2, 17.1). Отдельную группировку образовали популяции леща Невской губы Финского залива и Ялпугского лимана (популяции 2.2 и 25). Другую группу составили популяции из озер южной Литвы – Обялия и Галстас (популяции 8 и 9).

Различия между выделенными группировками оказались достоверными при уровне значимости более 95%. Все 16 пластических признаков играли приблизительно одинаковую роль при разделении множества популяций на описанные группы. Доля каждого признака в общую дивергенцию колебалась от 2 до 14%.

Пропорции тела леща изменяются в онтогенезе [9, 13, 40]. В связи с этим фенотипическое положение той или иной популяции в

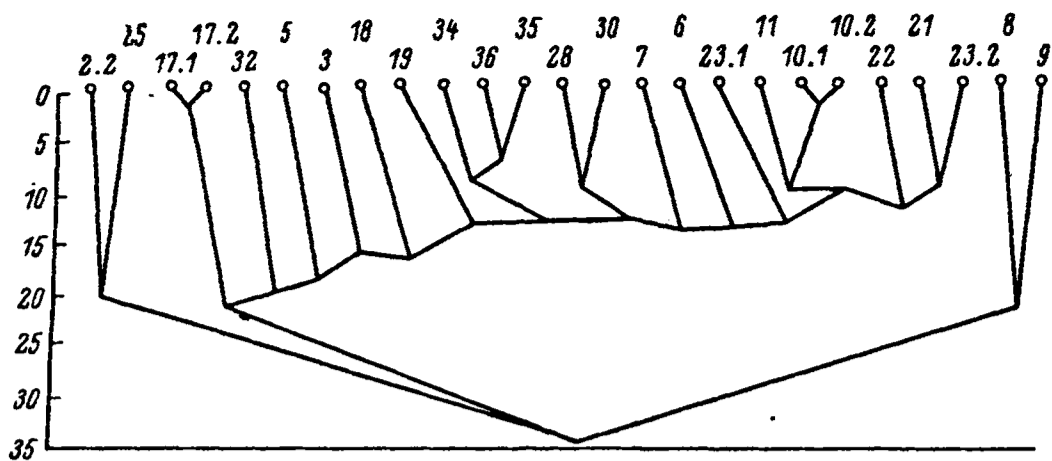


Рис. 3. Дендрограмма сходства 25 популяций леща по пластическим признакам.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

пространстве пластических признаков может сильно зависеть от размерного состава выборки [12]. Средняя длина тела лещей в выборках, образовавших наиболее многочисленную группу (рис. 3), колеблется от 20,3 до 40,3 см. В этот размерный интервал укладываются и остальные выборки, не вошедшие в эту группу. Средняя длина рыб в выборках невского и ялпугского лещей (популяции 2.2 и 25) составляли соответственно 29,6 и 40,1 см, из озер Обялия и Галстас (популяции 8 и 9) – 32,8 и 37,3 см соответственно.

По всей видимости, различия в размерном составе выборок анализируемых популяций не оказали существенного влияния на структуру полученной дендрограммы сходства по пластическим признакам.

При одновременной оценке фенотипической близости популяций леща из различных точек ареала по пластическим и меристическим признакам (количество чешуй в боковой линии, количество мягких лучей в анальном плавнике, количество тычинок на первой жаберной дуге, общее количество позвонков; в процентах от длины тела: наибольшая высота тела, длина головы, наименьшая высота тела, расстояние между грудными и брюшными плавниками, длина основания спинного плавника, высота спинного плавника, длина основания анального плавника, длина грудных плавников) возникла необходимость значительно сократить количество сопоставляемых популяций. К тому же по объективным причинам нам не удалось сохранить набор признаков, которые использовались при сравнении популяций по пластическим признакам (рис. 3). Все это, несомненно, снижает значимость такой дендрограммы и затрудняет ее сравнение с вышеописанными. Тем не менее дендрограмма сходства популяций леща по всем признакам (рис. 4) имеет много общих черт с дендрограммами, построенными отдельно по меристическим (рис. 2) и пластическим (рис. 3) признакам.

Так, лещ Финского залива при всех сравнениях занимал обособленное положение (рис. 2 и 3) (популяции 2.1 и 2.2). Группа,

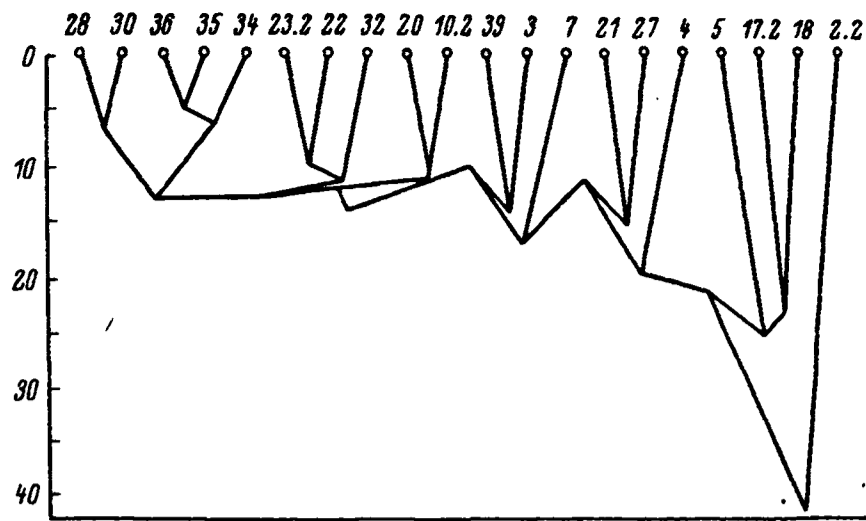


Рис. 4. Дендрограмма сходства 20 популяций леща по меристическим и пластическим признакам.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

объединяющая леща Куршского залива с популяциями р. Дие (популяции 5, 17.2, 18), хорошо выделяется на дендрограммах, построенных как отдельно по меристическим, так и вместе по пластическим и счетным признакам. Однако, несмотря на это, полученная картина фенотипического сходства популяций леща по всем признакам (рис. 4) отличается сложностью и труднее поддается интерпретации.

Применение многомерного анализа позволяет объективным образом выделить в множестве популяций леща по крайней мере четыре обособленные группы (рис. 2 и 5; табл. 3), которые охватывают почти 80% сравниваемых популяций. Большинство из них достаточно хорошо географически обособлено. Одну группу составили популяции леща из водоемов северо-западной части европейской территории СССР (Карелия, Прибалтика, Ленинградская и Новгородская области, водоемы севера Белорусской ССР) и Польши; другую — популяции леща Казахстана, Средней Азии и низовьев рек Днепр и Ингулец. Отдельную группу образовали лещи, населяющие реки Волгу, Каму и Чусовую (рис. 2 и 5).

Наряду с этим в одну группу вошли лещи из водоемов Чехословакии, низовьев Южного Буга и Куршского залива Балтийского моря. Четыре популяции не вошли ни в одну из перечисленных групп — Аральского моря, верховьев р. Чусовой, р. Зап. Двины и Ладожского озера. Непонятно объединение популяций верхнего Днестра (популяция 21) с группой волго-камских лещей (рис. 2 и 5). Конечно, все это вносит некоторую неопределенность. Однако этого следовало ожидать, так как неизбежные погрешности в исходных материалах, допущения, которые необходимо было сделать для оценки сходства популяций, не могли не сказаться на результатах. Проверка достоверности морфологических различий выделенных группировок свидетельствует о том, что они не случайны. Однако исходные материалы могут содержать и систематические ошибки.

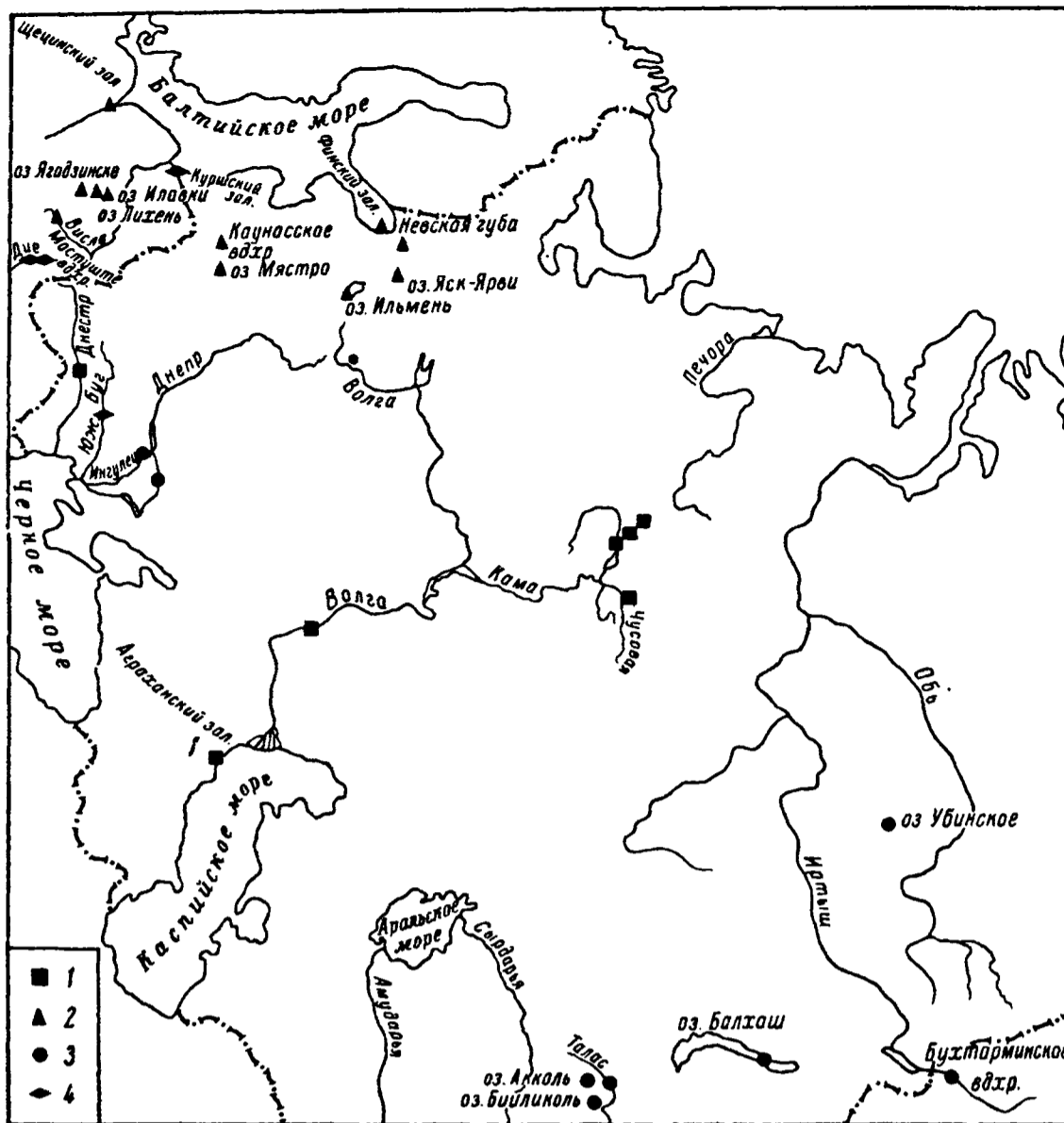


Рис. 5. Распределение популяций леща по бассейнам морей и рек.

1 – I группа; 2 – II группа; 3 – III группа; 4 – IV группа. Объяснения в тексте.

Возникает вопрос, в какой степени полученная картина отражает морфологическую неоднородность вида. Очевидно, что интересующая нас дивергенция (d^2) между популяциями должна превышать уровень возможных различий, вызванных методическими погрешностями. Ориентировочно этот уровень можно определить, сравнивая сделанные разными авторами описания одной и той же популяции.

Два описания морфологии леща Невской губы Финского залива (2.1 и 2.2) различались на уровне $d^2 = 1.5$, две популяции Камского водохранилища (30 и 29) на уровне $d^2 = 1$. По сравнению с этим уровнем различия между выделенными группами популяций (рис. 2) наблюдались при $d^2 = 10$.

„Критический уровень“ при сравнении рыб по пластическим признакам (рис. 3) был несколько выше. Так, две популяции днепровского леща (23.1 и 23.2) различались при $d^2 = 14$. Приблизительно так же отличались друг от друга отдельные популяции, образовавшие группы в пространстве пластических признаков (не более $d^2 = 20$). Различия между группами были более значительными при $d^2 = 30$ (рис. 3).

Проведенное сопоставление, с одной стороны, позволяет считать, что фенотипические различия между группами (рис. 2 и 3) не связаны с методическими и другими систематическими погрешностями, с другой, что выделенные группы по меристическим признакам (рис. 2) морфологически неоднородны. Например, в I группе выделяется подгруппа, образованная финским и ильменским лещами (популяции 2.1, 2.2, 3), и подгруппа лещей из водоемов Польши (популяции 12, 13, 14, 15, 16). Разные описания камского леща образовали подгруппу во II группе. Несомненно, отмеченные выше погрешности, а также специфика принятого способа сравнения сходства популяций леща не позволяют получить картину, полностью адекватную внутривидовой структуре вида. Тем не менее проведенный анализ показывает, что искажающие факторы влияют не настолько сильно, чтобы в дальнейшем сделать невозможным содержательную эколого-морфологическую интерпретацию полученных результатов.

По всей видимости, не все популяции, занявшие обособленное положение на дендрограмме (рис. 2) (популяции 29, 4, 7), являются членами еще не выявленных групп. Например, популяция западнодвинского леща выделяется большой величиной среднего квадратического отклонения общего количества позвонков, $\sigma = 2.45$. У остальных популяций отклонения по этому признаку укладывались в интервал 0.4–1.5, в среднем 0.7. Возможно, В.С. Пенязь (цит. по: [14]), исследовавший эту популяцию, располагал материалами, включавшими гибридные формы леща [47].

Полученные результаты в главном не противоречат ранее сложившимся представлениям о структуре вида. Выделение северо-западных и южных популяций в фенотипически отличные группы хорошо согласуется с положением Л.С. Берга [4]. Обособление волжских популяций в какой-то степени предсказывалось Г.Х. Шапошниковой [40]. Неоднократно указывалось на возможность сильного укло-

Т а б л и ц а 3

Значения некоторых меристических признаков леща

Группа популяций	Номер популяции	Район обследования	Spinæ branchialis				Vertebrae	
			\bar{X}	$S_{\bar{X}}$	σ	n	\bar{X}	$S_{\bar{X}}$
I	3	Оз. Ильмень	22,17	0,173	1,34	60	44,35	0,076
	2.1	Невская губа	21,47	0,110	1,70	239	44,43	0,064
		Финского залива						
	2.2	Тот же	21,88	0,114	1,31	133	44,30	0,048
	13	Оз. Ягодзинске	23,00	0,213	0,74	12	44,40	0,221
	15	Оз. Илавки	22,88	0,100	0,70	49	44,51	0,113
	12	Р. Висла	23,13	0,130	0,91	48	44,50	0,123
	16	Щецинский залив	22,87	0,150	1,11	55	44,17	0,128
	14	Оз. Лихень	22,98	0,170	1,26	55	44,08	0,083
	20	Оз. Мястро	21,05	0,130	1,23	90	44,40	0,084
	1	Оз. Яск-Ярви	21,96	0,157	1,11	50	44,50	0,210
10.2	Каунасское водохранилище	22,60	0,250	1,73	48	43,50	0,088	
II	31	Р. Волга	25,22	0,098	1,07	120	44,50	0,054
	21	Р. Днестр	24,96	0,150	1,06	50	44,48	0,110
	32	Аграханский залив Каспийского моря	25,36	0,120	1,69	200	45,07	0,070
	26	Р. Кама	24,49	0,150	1,07	51	44,51	0,110
		Камское водохранилище						
	27	Чусовской залив Камского водохранилища	24,03	0,200	1,6	64	45,03	0,150
	28	Р. Чусовая	23,41	0,200	1,4	49	45,53	0,130
	30	Бухтарминское водохранилище	24,39	0,150	1,2	64	45,08	0,060
III	37	Оз. Балхаш	26,86	0,103	1,03	100	42,34	0,110
	38	Р. Талас	25,80	0,132	2,36	318	41,63	0,061
	35	Оз. Акколь	23,72	0,240	1,2	25	43,44	0,230
	36	Оз. Бийликоль	23,09	0,180	1,06	35	43,20	0,190
	34	Р. Игнулец	23,64	0,190	1,34	50	43,21	0,130
	24	Р. Днепр	24,11	0,170	1,10	42	42,61	0,130
	23.2	Оз. Убинское	24,30	0,140	0,99	50	42,63	0,210
IV	33	Оз. Убинское	24,54	0,105	0,50	205	43,24	0,068
	18	Р. Дие	22,33	0,128	0,94	54	43,05	0,054
	17.2	Мостиште (водохранилище)	22,36	0,077	0,94	150	43,10	0,036
	5	Куршский залив	22,84	0,060	0,60	100	42,84	0,036
	22	Р. Юж. Буг	22,49	0,190	1,47	60	42,57	0,090
	7	Р. Зап. Двина	21,79	0,120	0,72	36	42,92	0,490
	4	Оз. Ладожское	22,57	0,076	0,96	160	45,30	0,054
	29	Волчихинское водохранилище	23,04	0,330	1,65	25	44,12	0,080
39	Аральское море	26,04	0,182	1,82	100	43,42	0,053	

		linea lateralis				analis (A)				Литературный источник
σ	n	\bar{X}	$S_{\bar{X}}$	σ	n	\bar{X}	S_X	σ	n	
0.59	60	53.20	0.165	1.28	60	26.00	0.114	0.88	60	[5]
0.83	167	53.30	0.118	1.82	239	25.63	0.075	1.16	240	[11]
0.55	133	54.56	0.114	1.31	133	25.73	0.098	1.13	133	[31]
0.70	10	54.67	0.509	1.76	12	25.75	0.410	1.42	12	[47]
0.61	31	54.51	0.230	1.67	53	25.25	0.170	1.23	52	[47]
0.59	23	53.85	0.250	1.80	52	25.60	0.170	1.20	50	[47]
0.10	30	53.96	0.250	2.08	69	25.33	0.120	0.98	67	[47]
0.64	60	53.94	0.150	1.39	86	24.58	0.120	1.13	89	[47]
0.80	90	55.16	0.150	1.42	90	25.10	0.100	0.95	90	[23]
1.48	50	52.32	0.312	2.21	50	25.71	0.131	0.93	50	[18]
0.61	48	54.90	0.291	2.02	48	25.19	0.192	1.33	48	[45]
0.59	120	53.46	0.140	1.53	120	25.90	0.095	1.04	120	[40]
0.78	50	53.68	0.210	1.48	50	25.10	0.120	0.85	50	[24]
0.99	200	53.70	0.113	1.60	200	26.40	0.103	1.46	200	[35]
0.79	51	53.75	0.180	1.8	100	26.97	0.110	1.1	100	[32]
0.75	25	54.77	0.130	1.42	120	25.71	0.090	1.01	126	[15]
0.91	49	55.29	0.250	1.75	49	25.49	0.150	1.05	49	[20]
0.48	64	54.81	0.220	1.76	64	25.33	0.150	1.2	64	[20]
1.10	100	54.04	0.129	1.29	100	25.32	0.150	1.5	100	[17]
1.09	318	53.93	0.095	1.69	318	26.12	0.070	1.25	318	[38]
1.15	25	53.14	0.200	1.00	25	25.56	0.170	0.85	25	[36]
1.12	35	52.93	0.180	1.06	35	26.63	0.190	1.12	35	[36]
0.92	50	53.04	0.180	1.27	50	26.14	0.190	1.34	50	[36]
0.84	42	52.85	0.320	2.07	42	25.37	0.170	1.10	42	[19]
1.42	46	53.36	0.270	1.91	50	25.60	0.180	1.27	50	[41]
0.97	205	55.20	0.113	1.62	205	27.04	0.104	1.49	205	[6]
0.40	54	52.85	0.117	0.86	54	25.28	0.157	1.15	54	[45]
0.44	150	53.19	0.073	0.89	150	25.13	0.089	1.09	150	[45]
0.36	100	53.36	0.131	1.31	100	23.77	0.103	1.03	100	[28]
0.65	52	54.10	0.300	2.32	30	25.15	0.120	0.93	60	[41]
2.45	25	53.11	0.410	2.46	36	25.08	0.300	1.8	36	[14]
0.68	160	56.00	0.111	1.40	160	27.28	0.082	1.04	160	[39]
0.4	25	54.50	0.450	2.25	25	26.48	0.120	0.6	25	[20]
0.51	94	52.32	0.128	1.28	100	25.71	0.099	0.99	100	21

ния морфологии леща Финского залива [5, 12, 37]. Как отмечалось выше, одна из отличительных черт популяции финского леща — ее фенотипическая неоднородность. По крайней мере этим можно объяснить значительное варьирование средних показателей некоторых меристических признаков.

П.Н. Морозова [22] приводит обширный материал по морфологии аральского леща, который, по ее мнению, охватывает все возможные вариации его морфологии. Согласно ее данным, среднее количество тычинок у аральского леща в различные годы исследований варьировало в узких пределах: 25.5, 25.6 и 26. Напротив, у леща Финского залива средние значения указанного признака могут изменяться значительно сильнее — от 20.5 до 22.2 тычинок (табл. 1). Такие же результаты можно получить, проводя сравнения по другим признакам.

Вариабельность признаков — важная характеристика популяции, отражающая ее генетические особенности и воздействия окружающих условий [10]. Приведенный пример с лещом Финского залива показывает, что различия между субпопуляциями этого вида могут проявляться в изменчивости морфологических признаков. Поэтому в качестве меры сходства популяций была выбрана дивергенция Кульбака, которая учитывает различия не только средних значений признаков, но и их дисперсий.

Отмеченная высокая вариабельность меристических показателей леща Финского залива вряд ли является уникальным явлением. Подобная изменчивость может быть обнаружена в других водоемах. В этих условиях особое значение приобретает репрезентативность исходных данных.

Проведенный анализ позволяет также по-иному оценить положение некоторых популяций леща. Ладожский лещ, по мнению М.Ф. Чижиковой [39], является формой, фенотипически близкой к лещу Финского залива. По нашим данным, эта популяция занимает обособленное положение и наиболее сильно отличается от остальных популяций (рис. 2 и 5) (популяция 4). Исследователи ихтиофауны Казахстана и Средней Азии неоднократно отмечали сильное отклонение морфологии леща из близлежащих водоемов от аральского леща [3, 38]. Зачастую аральская популяция при акклиматизации вида являлась материнской. Несмотря на это, согласно описанию М.И. Маркуна [21], лещ Аральского моря не имеет фенотипически близких форм в рассмотренном множестве популяций. Он отличается от всех остальных популяций Казахстана и Средней Азии приблизительно так же, как выделенные географически обособленные группы (рис. 2 и 5).

Особый интерес представляет положение днепровской и дунайской популяций леща. П.И. Павлов [27] считал, что низовье Днепра населено формой, „генетически“ близкой лещу Финского залива. Ранее нами отмечалось, что днепровский лещ по отдельным меристическим и пластическим признакам стоит ближе к аральскому лещу, а не к лещу Финского залива [12]. Такой же вывод вытекает из результатов многомерного сравнения морфологии разных популяций

леща (рис. 2 и 5). Лещ р. Днепр объединился с популяциями Казахстана и Средней Азии.

По мнению П.И. Павлова [27], дунайский лещ (низовье Дуная, Ялпугский лиман) является фенотипически отличной формой (подвидом). Основное различие прослеживается по пластическим признакам и количеству позвонков. Мы не имели возможности сравнить эту форму с другими популяциями по меристическим признакам, так как предложенные автором данные не позволяют количественно оценить их изменчивость. Сравнение по пластическим признакам показывает, что дунайский лещ по этим признакам близок к лещу Финского залива (рис. 3). В связи с этим уместно отметить, что лещ, обитающий в среднем Дунае (югославский участок реки), имеет в среднем 44.23 позвонка [47]. Такое значение признака роднит его с днепровской популяцией леща (44) и отличает от ялпугского леща (41). По всей видимости, в настоящее время трудно сделать окончательный вывод о таксономическом положении леща р. Дунай.

Таким образом, многомерные сравнения фенотипического сходства леща из различных точек ареала позволяют сделать ряд предварительных выводов относительно его видовой структуры.

1. На исследованной части ареала (Центральная Европа, европейская часть СССР, Казахстан и Средняя Азия) лещ представлен по крайней мере четырьмя фенотипически отличными группами. В них входят 80% исследованных популяций (29 из 32). Как правило, они хорошо географически обособлены.

2. Основные различия между группами популяций леща наблюдаются по общему количеству позвонков и количеству жаберных тычинок. Дивергенция по этим признакам составляет 78% от общей дивергенции по 4 меристическим признакам.

3. Днестровский лещ, вопреки существующему мнению, фенотипически отличается от леща Финского залива и составляет группу с популяциями леща Казахстана и Средней Азии.

Л и т е р а т у р а

1. А н д р е е в В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 142 с.
2. А н д р е е в В.Л., Р е ш е т н и к о в Ю.С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа. - *Вопр. ихтиологии*, 1977, т. 17, вып. 5(106), с. 862-878.
3. Б а б у е в а Р.В. Лещ Новосибирского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1971. 22 с.
4. Б е р г Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М., 1949, т. 2, с. 768-780.
5. В е т к а с о в С.А. Морфологическая характеристика леща озера Ильмень. - В кн.: *Тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва.* Л., 1980, № 155, с. 26-36.

6. Волгин М.Ф. Морфологические особенности леща, акклиматизированного в озере Убинском. – *Вопр. ихтиологии*, 1962, т. 2, вып. 1(22), с. 79–88.
7. Глубоковский М.К. Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson. – В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977, с. 38–44.
8. Глубоковский М.К., Черешнев И.А., Черненко Е.В., Викторовский Р.М. Распространение гольцов (*Salvelinus*, *Salmoniformes*) арктической группы на азиатском побережье Тихого океана. – В кн.: Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979, с. 86–98.
9. Гриб А.В., Вернидуб М.Ф. К систематике и биологии леща (*Abramis brama* L.) восточной части Финского залива. – *Учен. зап. ЛГУ им. А.А. Жданова. Сер. биол.*, 1935, т. 1, с. 106–120.
10. Животовский А.А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков. – *Журн. общ. биологии*, 1980, т. 41, № 2, с. 177–192.
11. Житенева Т.С. Меристические признаки леща Финского залива Балтийского моря. – *Гидробиол. журн.*, 1970, т. 6, № 3, с. 108–111.
12. Житенева Т.С., Краснопер Е.В. К вопросу о морфологии леща (*Abramis brama* L.). – В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982, с. 350–377.
13. Житенева Т.С., Сеитов В.П. К методике установления поздних этапов развития леща *Abramis brama* L. (*Cypriniiformes*, *Cyprinidae*) Рыбинского водохранилища на основе морфологических данных/Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1981. 14 с. Деп. в ВИНТИ 10.12.81, № 5628–81.
14. Жуков П.И. Рыбы Белоруссии. Минск, 1965. 415 с.
15. Зинovieв Е.А. Морфологические изменения среднекамского леща под влиянием зарегулирования речного стока. – *Учен. зап. Перм. ун-та*, 1971, № 261, вып. 2, с. 50–67.
16. Йоганзен В.Г. Некоторые вопросы изучения изменчивости рыб. – *Тр. Барабинского отд-ния Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*, 1953, т. 6, вып. 1, с. 91–101.
17. Исмуханов Х.К. Морфологическая характеристика восточного леща *Abramis brama orientalis* Berg, акклиматизированного в Бухтарминском водохранилище. – *Вопр. ихтиологии*, 1979, т. 19, вып. 1, с. 44–54.
18. Климова А.В. Лещ (*Abramis brama* L.) из озера Яск-Ярви. – *Тр. Карело-Фин. отд-ния Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва*, 1951, т. 3, с. 188–196.
19. Коваль Н.В. К морфологической и экологической характеристике леща из низовья Ингульца. – *Вест. зоологии*, 1977, № 3, с. 43–47.

20. К о с т а р е в Г.Ф. Морфологическая характеристика леща р. Чусовой. – Учен. зап. Перм. ун-та, 1969, № 195, с. 3–18.
21. М а р к у н М.И. Материалы по росту и систематике аральского леща. – Изв. отд-ния прикладной ихтиологии, 1929, т. 9, вып. 1, с. 22–42.
22. М о р о з о в а П.Н. Лещ Аральского моря. – В кн.: Тр. Всесоюз. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. М.; Л., 1952, № 30, с. 74–96.
23. Н е в я д о м с к а я П.С. Биология леща озер нарочанской группы. – В кн.: Тр. 5-й науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Минск, 1959, с. 130–135.
24. О п а л а т е н к о Л.К. К изучению леща из верхнего Днестра. – Гидробиол. журн., 1968, т. 4, № 3, с. 50–54.
25. О р л о в А.И., С у к а ц к а с В.Т. Экологическая изменчивость леща водоемов Литвы: (I. Биометрическое сравнение леща из озер Обялия и Галстас). – Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1972, т. 1(57), с. 57–68.
26. П а в л о в П.И. К морфологии леща среднего течения Днепра. – Тр. Ин-та гидробиологии АН УССР, 1948, № 22, с. 14–30.
27. П а в л о в П.И. Придунайский лещ в сравнении с днепровским. – Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 6, с. 891–896.
28. П а н а с е н к о В.А. Морфологические особенности леща *Abramis brama* (L.) Курского залива. – Вопр. ихтиологии, 1978, т. 18, вып. 1(108), с. 156–160.
29. П р а в д и н И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М., 1966. 376 с.
30. Р е ш е т н и к о в Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 300 с.
31. С м и р н о в А.Н., И в а н ц о в А.А. Морфологическая характеристика леща Невской губы и Выборгского залива. – Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1978, т. 129, с. 22–36.
32. С о л о в ь е в а Н.С. Лещ реки Камы (систематика, биология, промысел). – Учен. зап. Молотов. ун-та, 1954, т. 8, вып. 4, с. 143–175.
33. Т а н а с и й ч у к В.С., Т а н а с и й ч у к Л.Н. Адаптивные возможности леща. – Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1979, т. 141, с. 100–118.
34. У р б а х В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М., 1963. 323 с.
35. У с т а р б е к о в А.К. Морфометрическая характеристика и некоторые особенности размерно-возрастной изменчивости леща Аграханского залива Каспийского моря. – Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1977, т. 111, с. 92–102.
36. Ф е д о р о в и ч В.В. О приспособительной изменчивости леща в водоемах бассейна реки Талас. – Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1978, т. 133, с. 109–119.

37. Х а б е р м а н Х.Х. Морфологические вариации систематика леща. - В кн.: Биология пресноводных организмов Эстонии: Гидробиол. исследования. Тарту, 1974, вып. 6, с. 119-133.
38. Ц ы б а К.П. Биология восточного леща оз. Балхаш: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1975. 17 с.
39. Ч и ж и к о в а М.Ф. Морфометрическая характеристика леща Ладожского озера. - Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1977, т. 116, с. 83-90.
40. Ш а п о ш н и к о в а Г.Х. Лещ и перспективы его существования в водохранилище на Волге. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948, т. 8, вып. 3, с. 476-502.
41. Щ е р б у х а А.Я., С м и р н о в А.И. Сравнительная характеристика лещей низовьев Южного Буга и Днепра. - Гидробиол. журн., 1965, т. 1, вып. 6, с. 43-49.
42. Я к о в л е в В.Н., И з ю м о в Ю.Г. Морфологическая изменчивость и структура волжского леща. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982, с. 378-406.
43. Я к о в л е в В.Н., И з ю м о в Ю.Г., К а с ь я н о в А.Н. О таксономическом положении леща бассейна Волги. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982, № 54, с. 60-63.
44. В а с к и е л Т., Z a w i s z a Т. Synopsis of biological data on the bream *Abramis brama* (Linnaeus 1758). - FAO Fisheries Synopsis, 1968, vol. 14(8), p. 8-16.
45. G a i d u s e k Т. Biometrics of bream *Abramis brama*. - Acta Sci. Nat., 1980, vol. 14(8), p. 1-33.
46. G a i d u s e k Т., M i l e r i e n e E. Sexual dimorphism of common bream *Abramis brama*. - Folia Zool., 1979, vol. 28, N 1, p. 25-33.
47. G a s o w s k a М. The biometric comparison of the bream *Abramis brama* (Linnaeus) (Teleostei, Cyprinidae) from Polish water with the bream from other european countries. - Vest. Cs. spolec. Zool., 1968, vol. 32, N 4, p. 319-336.
48. S o k a l R.R., S n e a t h P.H.A. Principles of numerical taxonomy. London, 1963. 359 p.

К МЕТОДИКЕ УСТАНОВЛЕНИЯ ЭТАПОВ РАЗВИТИЯ
В ПОЗДНЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ ЛЕЩА
ABRAMIS BRAMA (L.) (CYPRINIDAE)
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рассматривая теоретические аспекты современной синтетической теории эволюции, Б.С. Матвеев [14] подчеркивал, что в этом синтезе не хватает важнейшего звена, разрабатываемого эволюционной морфологией, – изучения закономерностей индивидуального развития в специфических условиях жизни развивающегося потомства во все периоды жизненного цикла организмов.

Значительных успехов в изучении индивидуального развития достигли ученые в ихтиологии. В 1953 г. В.В. Васнецов [3] сформулировал теорию этапности развития рыб, положившую начало экологической эмбриологии, изучающей развитие популяций видов в естественных условиях.

Этапы развития рыб исследуются морфоэкологическим методом. Он успешно применяется при изучении этапов развития в раннем онтогенезе. Разработана методика эколого-морфологических исследований развития рыб в зародышевой, личиночный и мальковый периоды [13].

Этапы позднего онтогенеза рыб, т.е. второго и последующих лет жизни, изучены у органиченного числа видов [6, 19, 21]. Сведения по морфологии и биологии леща на этапе J и K приводятся в работах Е.Н. Дмитриевой [7] и Т.Б. Саблиной [18].

Недостаточное число данных о поздних этапах развития рыб во многом объясняется неясностью методического подхода к изучению некоторых аспектов их позднего онтогенеза. В частности, это относится к сбору и обработке морфологических данных, необходимых для оценки изменений строения рыбы в процессе развития в периоды, следующие за „мальковым“.

При изучении этапов развития в период раннего онтогенеза наряду с исследованием развития систем отдельных органов измеряются пластические признаки у последовательного ряда особей. По изменению последних судят о продолжительности отдельных этапов развития. В течение конкретного этапа признаки колеблются в пределах определенных значений, с переходом на новый этап развития их значения меняются [13]. Данный метод был применен при

изучении этапов развития J_1 , J_2 и K в позднем онтогенезе леща Рыбинского водохранилища [10]. Было измерено 7 пластических признаков у 326 разновозрастных особей длиной от 61 (1+) до 410 мм (17+). Были вычислены средние арифметические по отдельным признакам в пределах 10–20 мм по мере увеличения длины рыбы. Это облегчило обзор обширного морфометрического материала и способствовало установлению этапов развития леща. Однако объединение материала помешало проследить за спецификой перехода особей с одного этапа развития на другой, информацию, касающуюся отдельных особей, а также за изменчивостью морфологических показателей на отдельных этапах. Границы этапов развития были определены условно, поскольку при переходе с этапа на этап одновременно меняются не все признаки. Условность границ не позволила обработать данные статистическими методами, т.е. получить средние показатели, характеризующие строение особей на отдельных этапах онтогенеза.

Кроме того, при анализе морфометрических признаков леща (длиной от 90 до 300 мм) двух районов Финского залива оказалось, что индивидуальная изменчивость их весьма значительна. Она мешает выявлению изменений признаков в процессе развития особей. В таком случае границы этапов в онтогенезе леща установить не удастся.

А.Н. Северцов [20], И.И. Шмальгаузен [24], В.В. Васнецов [3] и С.Г. Крыжановский [12] рассматривали организм как единое целое, подчеркивая, что ни на одной стадии развития организм не есть мозаика частей или признаков. Существует сложная система корреляций, объединяющая все части развивающегося организма в единое целое; различные системы органов развиваются не независимо друг от друга, а в „известной синхронности“.

В связи с изложенным судить о развитии организма по изменению отдельных пластических признаков, видимо, не совсем правильно.

Мы попытались описать изменения в строении рыбы в процессе онтогенеза обобщенными интегрированными параметрами, полученными на основании коррелятивных связей, установленных между отдельными пластическими признаками, а также по изменению обобщенных параметров установить этапы развития леща и переходы с этапа на этап, описать строение рыб на каждом из этапов развития статистическими показателями.

В работе использованы материалы 1961 г. по морфометрии 277 экз. рыбинского леща длиной от 61 до 410 мм. Для анализа взято 8 пластических признаков: C – длина головы, αO – длина рыла, O – диаметр глаза, pO – заглазничное расстояние, αD – антедорсальное расстояние, pD – постдорсальное расстояние, pL – длина хвостового стебля, H – наибольшая высота тела. В расчетах использовались индексы признаков, выраженные в процентах к длине тела (l). Для установления изменений в строении леща в процессе онтогенеза на основании морфометрических данных был использован метод главных компонент [2, 8, 25].

Т а б л и ц а 1

Матрица индексов пластических признаков леща

Номер рыб	Длина рыб, мм	Индекс признаков							
		c/l	$\alpha o/l$	o/l	op/l	$\alpha D/l$	pD/l	pl/l	H/l
1	61	20.90	4.90	7.37	8.70	46.00	28.10	13.11	24.30
2	62	19.80	5.10	7.26	6.77	46.70	27.50	12.10	25.00
3	62	20.60	5.49	7.26	6.61	45.50	28.70	14.52	24.2
.....									
277	410	23.1	7.80	4.93	10.15	56.90	35.00	14.19	37.70

Первый опыт по применению метода главных компонент при изучении размерно-возрастной изменчивости корюшки (*Osmerus eperlanus* L.) принадлежит В.М. Володину и М.Н. Ивановой [5].

Поскольку в настоящей работе применялся новый метод, то результаты морфологических исследований 1961 г. использовались в качестве контрольных, учитывая, что они наряду с данными по экологии позволили установить этапы развития в позднем онтогенезе рыбьинского леща [10].

Метод главных компонент относится к методам многомерного статистического анализа, применение которых целесообразно при большом наборе труднообозримых параметров, характеризующих объект. Использование многомерных методов обосновано не только в ихтиологии [1, 17], но и в других областях биологических исследований [26].

На основе большого набора исходных данных (в нашем случае пластических признаков) синтезируются искусственные переменные — многомерные векторы (главные компоненты), содержательная характеристика которых более ёмка, чем отдельных первичных параметров. При применении метода главных компонент формируется матрица исходных признаков (табл. 1), которая служит основой для вычисления корреляционной матрицы (табл. 2). В результате решения последней получают „собственные значения“, сумма которых равна сумме дисперсии исходных признаков и коэффициентов линейных комбинаций (или весовые коэффициенты, или собственные векторы корреляционной матрицы). По коэффициентам линейных комбинаций судят о структуре главных компонент (ГК), т.е. о вкладе признаков, формирующих компоненты (см. табл. 4).

Главные компоненты — это линейные комбинации первичных данных, в нашем случае индексов морфометрических признаков. Первые две (ГК₁ и ГК₂) компоненты имеют максимальную дисперсию (λ_j), т.е. несут основную информацию об изменении исходных признаков. При интерпретации данных рассматривают, как правило, только их. Общее число ГК равно числу измеряемых (поименованных) признаков (табл. 3). Главные компоненты отражают изменение соотносительного роста пластических признаков в онтогенезе леща, или более точно, — изменение соотносительного роста частей тела рыбы, характеризующихся пластическими признаками.

Таблица 2

Матрица коэффициентов корреляции между индексами признаков

с/l	Индекс признаков							Индекс признаков
	αo/l	o/l	po/l	αD/l	pD/l	pl/l	H/l	
1	0.84	-0.59	0.78	0.85	0.60	0.12	0.82	c/l
	1.00	-0.70	0.82	0.84	0.58	0.13	0.83	αo/l
		1.00	-0.84	-0.82	-0.56	-0.05	-0.83	o/l
			1.00	0.89	0.58	0.09	0.88	po/l
				1.00	0.65	0.09	0.95	αD/l
					1.00	0.12	0.69	pD/l
						1.00	0.12	pl/l
							1.00	H/l

Таблица 3

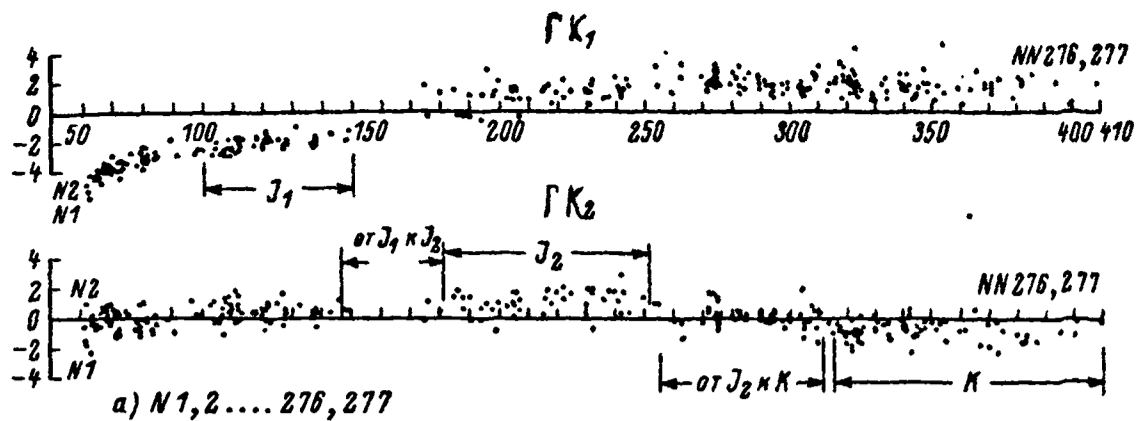
Абсолютные и относительные величины дисперсии главных компонент

	λ_j	$\lambda_j / \sum_1^8 \lambda_j, \%$	$\sum_1^n \lambda_j / \sum_1^8 \lambda_j, \%$		λ_j	$\lambda_j / \sum_1^8 \lambda_j, \%$	$\sum_1^n \lambda_j / \sum_1^8 \lambda_j, \%$
ГК ₁	5.633	70.41	70.41	ГК ₅	0.165	2.06	96.81
ГК ₂	0.991	12.39	82.80	ГК ₆	0.118	1.48	98.29
ГК ₃	0.517	6.46	82.26	ГК ₇	0.092	1.15	99.44
ГК ₄	0.439	5.49	94.75	ГК ₈	0.045	0.56	100.00

ГК₁ и ГК₂ представлены на рисунке. Поскольку онтогенез – процесс развития во времени, то по оси абсцисс отложена длина рыбы, изменяющаяся во времени, а по оси ординат – значение ГК. Каждая из точек на рисунке есть значение ГК, вычисленное по пластическим признакам конкретной рыбы. Следовательно, пластические признаки всех 277 лещей, взятых для анализа, нашли свое отражение в главных компонентах. Отметим, что, зная координаты любой из точек (по длине рыб или по номеру), можно перейти к первичным данным, характеризующим конкретную особь в биоанализе.

Поскольку ГК₁, вычисленная на основании пластических признаков леща Рыбинского водохранилища, содержит 70.4%, а ГК₂ 12.4%, т.е. около 83% суммарной дисперсии исходных признаков, мы ограничились рассмотрением только их (табл. 3).

ГК₁ сформирована всеми исходными признаками рыб, кроме последнего – индекса длины хвостового стебля (табл. 4). Весовой коэффициент индекса длины хвостового стебля мал 0.06. Это значит, что ГК₁ описывает изменение всех, кроме последнего, пластических признаков леща в процессе его роста и развития (табл. 4).



Изменение значения главных компонент в процессе роста леща.

GK_1 и GK_2 — первая и вторая главные компоненты, J_1 , J_2 , K — этапы развития леща. По оси ординат — значения компоненты; по оси абсцисс — длина рыбы (l), мм. а — порядковые номера особей.

Напротив, GK_2 описывает главным образом изменение длины хвостового стебля рыбы — весовой коэффициент этого признака 0,99. Коэффициенты линейных комбинаций других признаков малы (табл. 4).

В процессе роста и развития леща значения GK_1 и GK_2 или остаются почти постоянными и колеблются в небольших пределах, или относительно быстро и существенно меняются. Отмеченное явление связано с медленным и незначительным или быстрым и существенным изменением соотносительного роста пластических признаков в онтогенезе леща.

Медленные и незначительные колебания GK_1 наблюдаются в пределах 100–150 мм (значение компоненты колеблется от -3,5 до -1,7), GK_2 от 181 до 250 мм (значение компоненты меняется от +0,8 до +1,1) и от 315 до 410 мм (от -1 до -0,8).

Быстрые и существенные изменения GK_1 происходят в пределах от 61 до 85 мм (значение компоненты меняется от -5,5 до -2,5). Данные по пластическим признакам рыб в пределах от 151 до 175 мм в наших сборах отсутствовали. Но в пределах этого короткого отрезка длин совершается переход GK_1 из отрицательной области значений в положительную (компонента меняется от -1,7 до +1,3). Далее, вплоть до длины леща 410 мм, значение GK_1 колеблется около постоянной величины. Напротив, GK_2 существенно меняется в пределах от 253 до 310 мм (от +1 до колебаний около нуля). При величине большей 315 мм, GK_2 переходит в отрицательную область, не меняясь до длины рыбы в 410 мм.

Следовательно, в пределах длин 61–85, 151–180 и 253–310 мм происходит относительно быстрее изменение соотносительного роста пластических признаков леща, в пределах 100–150, 181–250 и 315–410 мм соотносительный рост признаков меняется, но не столь значительно и существенно, как в отмеченные короткие промежутки длин.

Т а б л и ц а 4 Коэффициенты линейных комбинаций главных компонент

	Индекс признаков							
	c/l	$\alpha o/l$	o/l	po/l	$\alpha D/l$	pD/l	pl/l	H/l
ГК ₁	0.37	0.38	-0.36	0.39	0.41	0.31	0.06	0.41
ГК ₂	0.02	0.01	0.10	-0.06	-0.05	0.06	0.99	-0.02
ГК ₃	0.01	-0.15	0.22	0.24	-0.10	0.92	0.10	0.02

Различный относительный рост пластических признаков свидетельствует, как отмечалось, об изменении строения леща в онтогенезе.

Согласно положениям, сформулированным в 1953 г. В.В. Васнецовым [4], онтогенез рыб складывается из последовательного ряда этапов развития, в течение которых присходят медленные постепенные изменения строения, физиологии и биологии особей. Постепенное развитие сменяется более коротким по времени, но более быстрым и интенсивным, когда происходит существенная перестройка формы и функций организма, а также его биологии. Такое развитие характерно для рыб при переходе с этапа на этап.

Отмеченные положения служат методологической основой при исследованиях онтогенеза популяций рыб и в настоящее время [22].

Мы предположили, что участки ГК, где их значения относительно постоянны, т.е. относительный рост признаков пропорционален и почти не меняется, соответствуют этапам развития леща. Напротив, участки ГК, где на протяжении относительно короткого отрезка времени их значения быстро и существенно меняются, т.е. в относительном росте признаков происходят быстрые изменения и он становится диспропорциональным, соответствуют переходам особей с одного этапа развития на другой.

Сопоставление длин рыб, в пределах которых наблюдаются отмеченные особенности относительного роста пластических признаков, с морфологическими данными, использованными ранее при установлении этапов развития рыбного леща (табл. 5), показало, что особи длиной от 100 мм (2+) до 150 мм (3+) находятся на этапе развития J_1 , от 181 мм (4+) до 250 мм (6+) на этапе J_2 и от 315 мм (9+) до 410 мм (17+) на этапе K .

В пределах длин от 61 мм до 85 мм происходит переход леща с этапа развития I к этапу J_1 , от 151 мм до 180 мм с этапа J_1 к этапу J_2 . Судя по изменению ГК₂ переход леща с этапа J_2 на этап K совершается в пределах длин 253–310 мм. Отметим, что в пределах отмеченных длин структура ГК₂ сложная. В дальнейшем она будет подвергнута дополнительному анализу. Поэтому в данной работе этот период онтогенеза условно отнесен к переходному периоду от этапа J_2 к этапу K .

Метод главных компонент не имеет однозначного математического решения, поэтому в процессе исследования изменения ГК применяются и вспомогательные приемы.

Т а б л и ц а 5

Изменение пропорций тела леща Рыбинского водохранилища на поздних этапах развития, % к длине тела [10]

Этап развития	Длина рыб, мм	Среднее значение индексов признаков							
		$\alpha o/l$	o/l	$p o/l$	c/l	$\alpha D/l$	$p D/l$	H/l	n
J ₁	60	5.80	7.08	7.43	19.40	47.10	30.30	25.30	22
	70	5.90	7.02	7.50	21.30	47.80	31.10	26.10	21
	80	6.10	6.52	8.01	21.20	49.00	31.70	27.30	23
	100	6.00	6.10	7.93	21.50	50.05	32.70	29.10	18
	120	6.13	6.25	7.70	21.70	51.41	32.75	31.70	23
	140	6.21	6.25	8.37	21.70	52.00	32.80	32.20	11
	160	-	-	-	-	-	-	-	-
J ₂	180	6.63	5.61	9.56	22.82	55.20	33.97	35.80	9
	190	6.92	5.62	9.46	22.82	54.70	34.20	35.40	9
	200	7.28	5.63	9.50	23.50	56.26	35.19	36.69	16
	220	7.50	5.64	9.73	23.50	57.31	35.12	37.09	10
	240	7.33	5.41	9.72	22.84	57.80	35.21	37.20	14
	260	7.61	5.25	10.08	23.90	58.30	35.40	38.60	18
	280	7.71	5.15	10.16	23.60	58.10	35.20	38.40	28
K	300	7.60	7.97	10.20	23.30	57.90	34.60	38.00	26
	320	7.55	4.86	10.45	23.15	57.70	34.30	36.00	28
	340	7.23	4.60	10.15	22.80	57.70	34.10	37.80	24
	360	7.37	4.65	10.05	23.30	58.20	33.10	37.90	10
	380	7.39	4.75	10.15	23.00	57.80	33.90	37.60	11
	400	7.07	4.53	10.07	22.86	55.36	34.36	36.65	5
									326

П р и м е ч а н и е. Черта обозначает примерную границу этапов развития.

Нами были вычислены средние для 10 первых и 10 последующих значений $ГК_1$, а затем $ГК_2$ с последующим смещением на одно значение вперед. Определен критерий достоверности по Стьюденту для уровня вероятности 0.95. Оказалось, что в пределах выделенных этапов развития разница между средними значениями $ГК$, как правило, не достоверна, хотя между некоторыми величинами, вычисленными по методу скользящей средней, в пределах этапов все же наблюдается разница. Высоко достоверной оказалась разница между средними значениями $ГК$ в конце каждого предыдущего и начале последующего этапов развития.

Определив границы этапов развития по длине рыб и используя первоначальные исходные данные по индексам пластических признаков (табл. 1), мы вычислили статистические параметры по каждому из них (табл. 6). Это позволило более объективно охарак-

Т а б л и ц а 6

Морфологические признаки леща на разных этапах развития
в Рыбинском водохранилище

Признак	Этап развития			
	\mathcal{J}_1			\mathcal{J}_2
	$\bar{X} \pm m_{\bar{X}}$	σ	CV, %	$\bar{X} \pm m_{\bar{X}}$
l^*	120.0±1.92	13.14	11	214.67±2.92
c/l	21.66±0.08	0.54	2	23.46±0.12
$\alpha o/l$	6.13±0.05	0.33	5	7.32±0.10
o/l	6.35±0.05	0.33	5	5.57±0.04
po/l	8.10±0.05	0.36	4	9.62±0.07
$\alpha D/l$	51.22±0.16	1.11	2	56.88±0.28
pD/l	32.56±0.15	1.02	3	34.87±0.22
pl/l	14.36±0.13	0.92	6	15.06±0.11
H/l	30.82±0.18	1.23	4	36.87±0.19
n	47			45

Т а б л и ц а 6 (продолжение)

Признак	Этап развития				
	\mathcal{J}_2		$\bar{X} \pm m_{\bar{X}}$	K	
	σ	CV, %		σ	CV, %
l^*	19.60	9	345±2.93	24.37	7
c/l	0.82	4	22.97±0.10	0.81	4
$\alpha o/l$	0.66	9	7.33±0.05	0.41	6
o/l	0.29	5	4.69±0.03	0.26	6
po/l	0.45	5	10.25±0.06	0.52	5
$\alpha D/l$	1.89	3	57.72±0.19	1.58	5
pD/l	1.49	4	34.03±0.21	1.73	5
pl/l	0.71	5	13.61±0.09	0.77	6
H/l	1.27	3	37.60±0.02	1.66	4
n			69		

теризовать изменение строения рыбы в период онтогенеза, чем ранее избранный нами способ представления морфометрического материала (табл. 5).

Из данных табл. 6 следует, что индексы длины рыла, заглазничного расстояния, антедорсального расстояния, наибольшей высоты тела с переходом с этапа на этап увеличиваются; индекс диаметра глаза уменьшается. Индексы длины головы, постдорсального расстояния и длины хвостового стебля увеличиваются вплоть до конца этапа \mathcal{J}_2 , на этапе K они снижаются.

Т а б л и ц а 7

Значения критерия достоверности по Стьюденту (0.95) между пластическими признаками отдельных этапов развития леща

Индекс признаков	Этап развития	
	$J_1 - J_2$	$J_2 - K$
	Значение критерия Стьюдента	
c/l	12.48*	3.03*
$\alpha o/l$	10.63*	0.18
o/l	12.18*	16.17*
po/l	17.67*	6.81*
$\alpha D/l$	17.55*	2.55*
pD/l	8.67*	2.86*
pl/l	4.11*	10.12*
H/l	22.9*	2.73*
n	91	113

*Разница достоверна.

Разница между средними величинами признаков соседних этапов развития по Стьюденту для уровня вероятности 0.95 оказалась достоверной почти между всеми признаками рыб этапа J_1 и этапа J_2 , этапов J_2 и K (табл. 7).

Между признаками рыб этапа J_2 и признаками рыб переходного периода ($l = 253-310$ мм) разница оказалась достоверной по индексу длины рыла, диаметру глаза, заглазничному и антедорсальному расстояниям и наибольшей высоте тела; по индексу длины головы, постдорсальному расстоянию и длине хвостового стебля — недостоверной.

Исследована достоверность разницы между признаками на каждом этапе развития: между средними значениями признаков особей первой и второй половины этапов J_1 , J_2 и K . В процессе развития леща на этапах J_1 , J_2 большинство признаков не меняется (табл. 8). На этапе K — этапе половой зрелости, продолжает уменьшаться только индекс диаметра глаза. Остальные признаки остаются без изменения. Следовательно, в период перехода с одного этапа развития на другой происходят основные изменения во внешнем строении рыбы — меняется соотносительный рост большинства пластических признаков, тогда как на отдельных этапах развития меняется только часть из них. Изложенное подтверждает одно из основных положений теории этапов развития В.В. Васнецова [3] о медленных, постепенных изменениях, происходящих в строении и других биологических показателях особей на протяжении этапов развития, и быстрых и существенных при переходе с этапа на этап.

Т а б л и ц а 8

Значения критерия достоверности по Стьюденту (0,95) между пластическими признаками первой и второй половины отдельных этапов развития леща

Индекс	Этап развития		
	$J_1 - J_1$	$J_2 - J_2$	K-K
	Значение критерия Стьюдента		
c/l	0.87	1.37	0.31
αo/l	1.41	0.81	0.13
o/l	0.02	1.17	2.11*
po/l	1.76	1.73	1.01
αD/l	2.54*	3.71*	0.25
pD/l	2.16*	0.16	1.08
pl/l	0.57	2.87*	0.06
H/l	6.07*	2.56*	0.74
n	47	44	69

*Разница достоверна.

Согласно положениям А.Н. Северцова [20], в организме существует морфофизиологическая координация функционально связанных органов. Благодаря „морфофизиологической координационной цепи“ осуществляется связь экто- и энтосоматических органов. В связи с этим закономерно полагать, что рассмотренные изменения во внешнем строении леща (по ряду пластических признаков на отдельных этапах развития) функционально связаны с изменением энтосоматических органов, т.е. установленная периодичность развития в позднем онтогенезе леща свойственна организму в целом. Особенности экологии (распределение, поведение, питание) и физиологии леща на отдельных этапах развития проявляются очень четко [10, 11, 15, 16, 23]. Этому способствует значительная продолжительность этапов развития леща Волжского плёса Рыбинского водохранилища не только в период позднего онтогенеза, но и в личиночный и мальковый [9].

Таким образом, морфометрические признаки, измеренные у последовательного ряда особей и обработанные методом главных компонент, позволили установить этапы развития и переходы с этапа на этап в позднем онтогенезе леща. Главные компоненты учитывают корреляцию между морфометрическими признаками и являются обобщенными, интегрированными показателями, отражающими соотносительный рост этих признаков. Они описывают процесс изменения соотносительного роста пластических признаков в онтогенезе леща. Графическое представление главных компонент отражает информацию

об изменении соотносительного роста признаков у всех, взятых для исследования рыб, в наглядной и удобной для интерпретации данных форме. На этапах развития леща происходит медленное, постепенное изменение только части пластических признаков. При переходе с этапа на этап совершается основная перестройка организма — относительно быстро меняется большая часть признаков рыбы.

Л и т е р а т у р а

1. А н д р е е в В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 141 с.
2. Б а г р о в Н.А. Аналитическое представление последовательности метеорологических полей посредством естественных ортогональных составляющих. — Тр. Центр. ин-та прогнозов. М., 1959, вып. 74, с. 3-24.
3. В а с н е ц о в В.В. Этапы развития системы органов, связанных с питанием у леща, воблы и сазана. — В кн.: Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана на всех стадиях развития. М.; Л., 1948, с. 233-253.
4. В а с н е ц о в В.В. Этапы развития костистых рыб. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953, с. 207-217.
5. В о л о д и н В.М., И в а н о в а М.Н. Размерно-возрастная изменчивость корюшек *Osmerus eperlanus* L. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, вып. 5(82), с. 875-887.
6. Д и с л е р Н.Н. Эколого-морфологические особенности развития органов чувств системы боковой линии иссыккульского чебака и верховки. — В кн.: Тр. Ин-та морфологии животных. М., 1953, вып. 10, с. 139-177.
7. Д м и т р и е в а Е.Н. Этапы развития леща, тарани и судака в Таганрогском заливе. — В кн.: Тр. Ин-та морфологии животных. М., 1957, вып. 16, с. 77-101.
8. Д у б р о в А.М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М., 1978. 134 с.
9. Е р е м е е в а Е.Ф. Этапы развития леща Рыбинского водохранилища. — В кн.: Тр. Ин-та морфологии животных. М., 1960, вып. 28, с. 76-106.
10. Ж и т е н е в а Т.С. Некоторые особенности поздних этапов развития леща (*Abramis brama* L.) Рыбинского водохранилища. — Вопр. ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 2(23), с. 316-324.
11. Ж и т е н е в а Т.С. Питание леща на разных биотопах Рыбинского водохранилища. II. — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980, № 48, с. 37-42.
12. К р ы ж а н о в с к и й С.Г. Теоретические основы эмбриологии. — Успехи соврем. биологии, 1950, т.30, вып. 3/6, с. 382-413.

13. Ланге Н.О., Дмитриева Е.Н. Методика эколого-морфологических исследований развития молоди рыб: Исследования размножения и развития рыб. Методическое пособие. М., 1981, с. 67-87.
14. Матвеев Б.С. Биологический прогресс и индивидуальное развитие. - Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 4, с. 505-516
15. Плисецкая Э.М., Солтицкая Л.П., Флерова Г.И. Содержание некоторых метаболитов и гормонов в сыворотке крови леща. - Вопр. ихтиологии, 1980, вып. 2 (121), с. 370-373.
16. Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 307 с.
17. Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 301 с.
18. Саблина Т.Б. Поздние этапы развития воблы *Rutilus rutilus heckeli* (Nordmann), леща *Abramis brama* (Linné) и сазана *Cyprinus carpio* (Linné) в авандельте р. Волги и Северном Каспии. - В кн.: Тр. Ин-та морфологии животных. М., 1960, вып. 25, с. 137-163.
19. Савваитова К.А. Возрастная изменчивость озерно-речной формы *Salvelinus alpinus* L. Камчатки. - Вопр. ихтиологии, 1962, т. 2, вып. 4(25), с. 597-603.
20. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 610 с.
21. Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М., 1975. 333 с.
22. Соин С.Г. К вопросу о теоретических основах изучения эколого-морфологических закономерностей размножения рыб. - В кн.: Экология размножения и развития рыб. М., 1980, с. 16-28.
23. Флерова Г.И., Мартемьянов В.И., Запруднова Р.А. Содержание электролитов в сыворотке крови пресноводных рыб. - Биол. науки, 1980, № 3 (195), с. 46-51.
24. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1942. 210 с.
25. (Anderson T.W.) Андерсон Т.В. Введение в многомерный статистический анализ. М., 1963. 500 с.
26. (Barnicot N.A.) Барникот Н.А. Биологическая изменчивость в популяциях современного человека. - В кн.: Биология человека. М., 1979, с. 229-363.

ВЛИЯНИЕ СКОРОСТИ ТЕЧЕНИЯ
НА ЧИСЛЕННОСТЬ И ЛОКАЛИЗАЦИЮ ПАРАЗИТОВ
РОДА DACTYLOGYRUS DIES., 1850 (MONOGENEA)

Изучение влияния факторов среды на различные стороны биологии паразитов рыб – основная задача экологической ихтиопаразитологии. В литературе имеются сведения о влиянии температуры и освещенности на различные стадии развития дактилогирусов – жаберных паразитов карповых рыб. Имеющиеся данные о влиянии проточности и скорости течения на зараженность рыб различными группами паразитов носят отрывочный характер. Специальных исследований в этом направлении не проводилось. Вместе с тем имеющиеся данные свидетельствуют о том, что проточность водоема – один из основных факторов, определяющих характер фауны паразитов и степень зараженности ими рыб.

Известно, что скорость течения влияет на содержание кислорода в воде: чем она выше, тем интенсивнее жабры рыб снабжаются кислородом. Изменение кислородного режима в водоеме оказывает определенное влияние не только на численность дактилогирусов, но и на их локализацию. Впервые на способность червей рода *Dactylogyrus* менять локализацию в зависимости от содержания кислорода в воде показано в работе Н.А. Изюмовой [3]. Автором было установлено, что *D. extensus* при изменении кислородного режима меняет локализацию на жабрах рыб: при достаточном содержании кислорода черви обычно располагаются ближе к основанию жаберных лепестков; при уменьшении количества кислорода они перебираются на концы лепестков 1 и 4 жаберных дуг, концентрируясь на брюшных участках их – местах наилучшей аэрации. При перемещении рыб из воды с небольшим содержанием кислорода в воду, богатую им, паразиты возвращаются к месту своего основного обитания (середина жаберных лепестков).

Цель наших исследований – выяснить особенности заражения и локализации дактилогирусов на жабрах рыб при различных скоростях течения. В экспериментах использовались карп, карась и синец.

Карась и карп адаптированы к низкой проточности или даже полному ее отсутствию. Синец – пелагический вид и приспособлен к обитанию в проточной воде. Так как биология паразитов тесно увязана с биологией хозяев, то естественно предположить, что дактило-

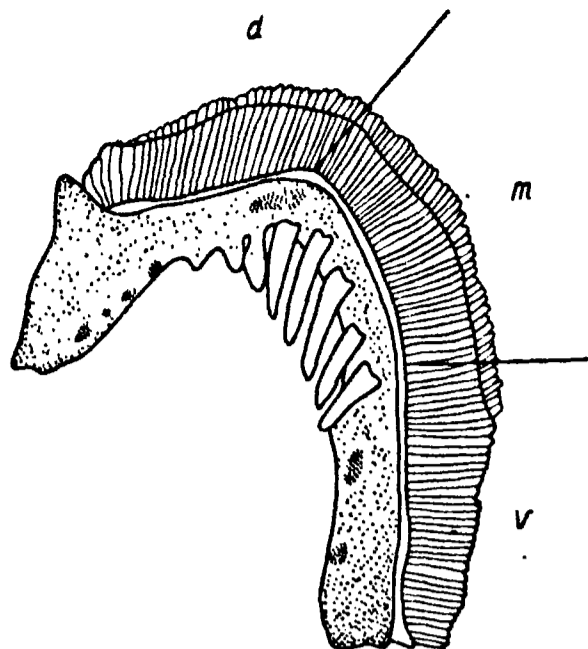


Рис. 1. Деление жаберной дуги на секторы.

Секторы: *d* – дорсальный, *m* – медиальный, *v* – вентральный.

гирусы карася, карпа и синца адаптированы к различным условиям проточности и по разному будут реагировать на ее изменение.

В опытах использованы сеголетки карпа размером 7.5–8 см (длина тела по Смитцу), сеголетки карася – 7–7.6 см и четырехлетки синца – 12.5–13.2 см. Карп и карась были заражены 2 видами дактилогирозов:

D. anchoratus, *D. intermedius*, на синце обитает только *D. chranilowi*. Всего за время проведения экспериментов просмотрено 266 экз. рыб.

Каждая жаберная дуга была разделена на примерно одинаковые участки–секторы – дорсальный, медиальный, вентральный [5] (рис. 1). Учитывали численность и локализацию паразитов не только на жаберных дугах в целом, но и на каждом из секторов. Перед постановкой опытов было изучено направление потока воды, проходящего через жабры сеголетков карася, карпа и четырехлетков синца. Наблюдения проводили с помощью водной взвеси туши. Перед ртом исследуемой рыбы пипеткой вносили каплю туши, которая окрашивала воду, заглатываемую рыбой при дыхании. Окрашенная вода выходила через жаберные крышки, и на фоне чистой воды была видна конфигурация водного потока. Работу проводили в лабораторных условиях с использованием специальной установки (рис. 2), которая представляет собой замкнутую систему, поделенную на ряд отсеков. Ширина отсеков неодинакова, что позволяет одновременно создавать в них различную скорость течения. Отсеки отгорожены друг от друга сетчатым материалом, поэтому вода свободно проходит из одного отсека в другой. Вода в установке приводится в движение вращающимся винтом.

Выбор скоростей течения для опытов проводили с учетом сведений о их значениях в естественных водоемах. Так, в водохранилищах Волжского каскада скорости течения составляют 0.08–1.1 м/с [1, 2]. Вблизи ГЭС скоростной режим определяется ее работой и имеет особенно сложный характер: величины скоростей течения здесь колеблются от 0.17 м/с до 1.37 м/с.

Температура воды во время проведения экспериментов была 16–18.5 °С.

Вода, проходящая через жабры сеголетков карпа и карася, четко делится на три потока (рис. 3). Через медиальную часть жаберной

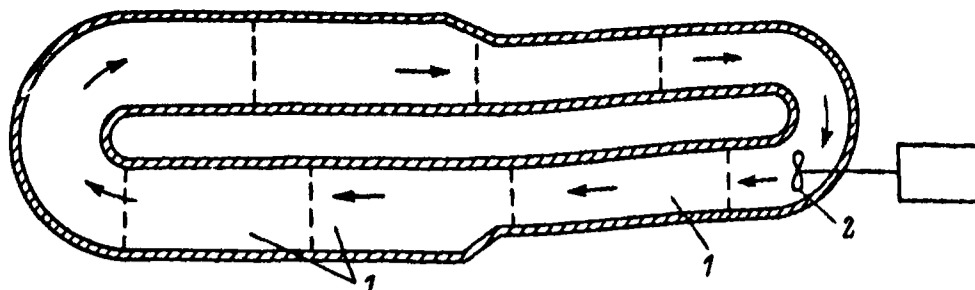


Рис. 2. Схема установки.

1 - отсеки для рыб; 2 - вращающийся винт, приводящий в движение воду в установке.

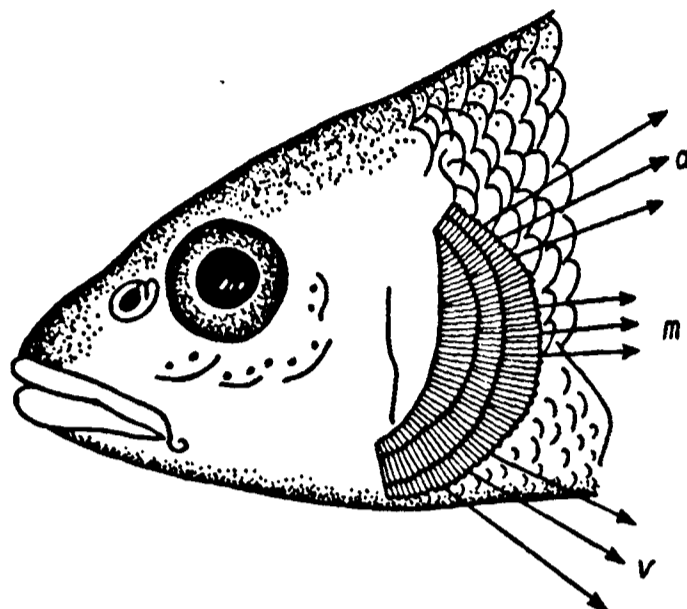


Рис. 3. Деление воды, проходящей через жабры сеголетков карася, карпа и синца, на потоки.

Обозначения те же, что на рис. 1.

дуги водный поток проходит с меньшей скоростью, чем через дорсальный и вентральный секторы. У четырехлетков синца вода, проходящая через жабры, не делится на потоки.

С целью объяснения полученных данных были изучены особенности прохождения воды через жаберную полость сеголетков синца и трехлетков карпа, хотя в дальнейшем эти возрастные группы не служили объектами исследования. Установлено, что у сеголетков синца вода, проходящая через жабры, не делится на потоки, как у сеголетков карпа и карася. Через медиальный сектор вода проходит с наименьшей скоростью. У трехлетков карпа так же, как у четырехлетков синца, вода проходит через жабры единым потоком. По всей видимости, у рыб с возрастом меняется механизм дыхания.

Проведено изучение локализации дактилогирозов на секторах жаберных дуг у сеголетков карпа и карася и четырехлетков синца в

Т а б л и ц а 1

Численность *Dactylogyrus anchoratus* на секторах жаберных дуг карпа и карася

Вид рыб	Сектор						Всего паразитов
	дорсальный		медиальный		вентральный		
	индекс обилия, $M \pm m$	предел колебаний	индекс обилия, $M \pm m$	предел колебаний	индекс обилия, $M \pm m$	предел колебаний	
Карп	$\frac{21.5 \pm 1.1}{18.6\%}$	17-29	$\frac{71.0 \pm 1.1}{61.5\%}$	64-75	$\frac{23.0 \pm 0.9}{19.9\%}$	19-27	1155
Карась	$\frac{16.4 \pm 0.8}{17.0\%}$	13-20	$\frac{62.4 \pm 1.4}{64.9\%}$	55-73	$\frac{17.4 \pm 0.6}{18.1\%}$	15-21	962

П р и м е ч а н и е. Над чертой – численность паразитов в среднем на одной рыбе, под чертой – численность паразитов, % от общего числа обнаруженных.

норме. Вскрыто по 10 рыб каждого вида. Интенсивность инвазии в среднем на рыбе у карпов составляла 115 экз. *D. anchoratus*, карасей – 95 экз. *D. anchoratus*, синцов – 405 экз. *D. chranilowi*. Несмотря на то что интенсивность заражения карпов (115 ± 1.6) и карасей (95 ± 1.7) была различна ($t_{gt}=8.6$ – различия достоверны на третьем уровне значимости, $P \leq 0.001$), распределение *D. anchoratus* на секторах жаберных дуг карпа практически не отличается от такового у карася (табл. 1). Наибольшая численность дактилогирусов зарегистрирована на медиальном секторе – 61.5% у карпа и 64.9% у карася. На дорсальном и вентральном секторах обнаружено соответственно 18.6 и 19.9% дактилогирусов у карпа и 17 и 18.1% у карася.

У четырехлетков синца различий в расселении *D. chranilowi* по секторам жаберных дуг не выявлено.

В о п ы т а х с к а р п о м использовано 45 рыб, средняя интенсивность инвазии равнялась 115 паразитам на одной рыбе. Эксперимент проводили в трех отсеках установки с тремя скоростями течения: 0.11, 0.14 и 0.17 м/с. В каждый отсек помещали по 15 рыб. Через 3, 8, 14 сут после начала опыта для подсчета численности и определения локализации паразитов на жабрах вскрывали по 5 рыб. Выше было отмечено, что в нормальных условиях (при отсутствии проточности) *D. anchoratus* локализуется главным образом в медиальном секторе жаберных дуг (около 60% всех паразитов). Кроме того, замечено, что *D. anchoratus* занимает, в основном, средние участки жаберных лепестков. Результаты опыта свидетельствуют о том, что скорость течения влияет на локализацию и численность паразитов на жабрах хозяина. До опыта было вскрыто 5 рыб и подсчитана численность дактилогирусов на секторах жаберных дуг. На медиальном секторе обнаружено 68 экз., на дорсальном – 28, на вентральном – 16 дактилогирусов в среднем

на рыбе. В эксперименте при скорости течения 0.11 м/с через 3 сут после начала опыта из 100 паразитов (в среднем на одной рыбе) 62 зарегистрированы в медиальном секторе, 25 и 13 – в дорсальном и вентральном секторах соответственно. На последних двух секторах были найдены только половозрелые дактилогирусы, в то время как на медиальном были обнаружены и половозрелые и личиночные формы. Через 14 сут после начала опыта эти показатели имели следующие значения: медиальный сектор – 54 паразита, дорсальный – 3, вентральный – 0.

При скорости течения 0.14 м/с через 3 сут из 91 дактилогируса 57 найдено на медиальном секторе, 14 на дорсальном, 20 на вентральном. Через 14 сут эти показатели составили 47, 1, 0 червей соответственно.

При скорости течения 0.17 м/с через 3 сут численность дактилогирусов на медиальном секторе дуг равнялась 50, на дорсальном 10, на вентральном 6. На последних двух секторах находились только половозрелые черви. Через 14 сут после начала опыта эти показатели составили 28, 0, 0 паразитов в среднем на рыбе.

Таким образом, при разных скоростях течения наблюдается одинаковая тенденция: резкое сокращение численности паразитов на дорсальном и вентральном секторах жаберных дуг и не столь заметное уменьшение количества червей на медиальном секторе. Как отмечалось выше, при отсутствии проточности через дорсальный и вентральный секторы жабр у сеголетков карпа водные потоки идут с большей скоростью, чем через медиальный сектор. Очевидно, у рыб, находящихся под воздействием повышенной скорости течения, скорость прохождения воды через дорсальный и вентральный секторы еще больше возрастает, что создает неблагоприятные условия для обитания дактилогирусов в этих участках. Особенно резко, по-видимому, ухудшается возможность закрепления для неполовозрелых паразитов с несформированным прикрепительным аппаратом. По всей видимости, наличие на медиальном секторе половозрелых и молодых паразитов и отсутствие последних на дорсальном и вентральном секторах можно объяснить двумя причинами. Во-первых, неполовозрелые черви, не имеющие возможности прочно закрепиться на жабрах, вероятно, вымываются током воды. Во-вторых, возможно также, что при ухудшении условий обитания (увеличение скорости токов воды, проходящих через дорсальный и вентральный секторы) они перемещаются на медиальный сектор, через который водный поток проходит с меньшей скоростью. Не исключено, что эти два явления имеют место одновременно.

Таким образом, *D. anchoratus* на карпах, обитающих в условиях проточности, способны менять локализацию на жабрах. Кроме того, установлено, что интенсивность заражения рыб, находящихся под воздействием определенной скорости течения воды, уменьшается. Это уменьшение происходит тем быстрее, чем больше скорость течения и чем длительнее экспозиция рыб в условиях проточности. Так, через 14 сут пребывания карпа в установке при скорости течения 0.11 м/с их зараженность снизилась со 115 до 57 парази-

тов, при 0.14 м/с – со 115 до 48 паразитов и при 0.17 м/с интенсивность инвазии понизилась со 115 до 28 дактилогирусов в среднем на рыбе. Было замечено, что в первую очередь исчезают неполовозрелые черви, которые не имея окончательно сформированного прикрепительного аппарата, очевидно, легче сносятся с жабр потоком воды. В контроле (30 рыб в аквариуме) при той же температуре (16–18.5 °С) инвазия увеличилась со 115 до 170 *D. anchoratus* в среднем на одном карпе.

Итак, интенсивность инвазии карпов, находившихся под воздействием повышенной скорости течения, уменьшилась. Зараженность рыб при отсутствии проточности по сравнению с исходной возросла. Полученные данные свидетельствуют о том, что в результате сопряженной эволюции *D. anchoratus* так же, как и хозяева (карпы), выработали приспособления к существованию и размножению при отсутствии проточности.

С целью выяснения возможности полного освобождения рыб от дактилогирусов в условиях проточности проведен эксперимент с различными скоростями течения: 0.11; 0.12; 0.14; 0.16; 0.17; 0.18 м/с. В опытах использовано 60 сеголетков карпа, интенсивность инвазии которых *D. anchoratus* в среднем составляла 90 паразитов. При подсчете дактилогирусов рыбу вскрывали через 15 и 24 сут после начала опыта. Для контроля 20 рыб было помещено в аквариум при той же температуре. Результаты опыта показали, что через 24 сут пребывания рыб в установке численность дактилогирусов снизилась с 90 до 68 паразитов при скорости течения 0.11 м/с, до 60 при 0.12 м/с, до 46 при 0.14 м/с, до 21 при 0.16 м/с, до 14 при 0.17 м/с. При скорости течения 0.18 м/с через 24 сут зараженные карпы полностью освободились от дактилогирусов. В контроле (в аквариуме) интенсивность инвазии возросла за 24 сут с 90 до 160 паразитов.

Таким образом, при определенной скорости течения, 0.18 м/с, и экспозиции 24 сут происходит полное освобождение карпов от *D. anchoratus*. В ходе проведения экспериментов было замечено, что дактилогирусы, находясь в условиях проточности, перемещаются с середины жаберных лепестков, обычного места паразитирования, к их основанию. Такое перемещение *D. anchoratus* отмечено на всех секторах жаберной дуги. По-видимому, у карпов, находящихся в условиях проточности, увеличивается скорость прохождения воды через жабры, наименьшая наблюдается у основания жаберных лепестков. В условиях низкой проточности или при ее отсутствии наиболее благоприятное место для обитания *D. anchoratus* – середина жаберных лепестков. При определенной скорости, по всей видимости, основания жаберных филламентов снабжаются кислородом в достаточной степени, что создает благоприятные условия для обитания дактилогирусов. Этими двумя причинами (наименьшее давление водных потоков и оптимальный кислородный режим), очевидно, можно объяснить перемещение *D. anchoratus* с середины жаберных лепестков к их основанию.

Так, опыты, проведенные с монокультурой дактилогирусов показали, что в условиях проточности *D. anchoratus* способны перемещаться с середины жаберных лепестков к их основанию, и, возможно, с дорсального и вентрального секторов жаберной дуги на медиальный. Численность дактилогирусов на рыбах под влиянием увеличивающейся скорости течения уменьшается вплоть до полного исчезновения паразитов.

В опытах с карасями исследовалось влияние проточности на локализацию и численность паразитов в случае одновременного обитания на жабрах 2 видов дактилогирусов (*D. anchoratus* и *D. intermedius*). Для опыта было взято 15 сеголетков карася (7.0–7.6 см длиной), столько же рыб поместили для контроля в аквариум. Интенсивность инвазии карасей составляла в среднем 75 дактилогирусов. Эксперимент проведен со скоростью течения 0.12 м/с, продолжительность опыта 8 сут.

Ранее нами было замечено, что *D. anchoratus* при отсутствии проточности, паразитируя на жабрах одновременно с *D. intermedius*, занимает среднюю и дистальную части жаберных лепестков. *D. intermedius* расселяется вдоль филаментов ниже *D. anchoratus*, располагаясь ближе к основанию жаберной дуги. Личиночные формы обоих видов дактилогирусов в отличие от взрослых червей сконцентрированы ближе к основанию жаберных лепестков и на межжаберной перегородке. Кроме того, замечено, что основная часть дактилогирусов как половозрелых, так и личинок обитает в медиальном секторе жаберных дуг. Таким образом, локализация *D. anchoratus* при смешанном заражении принципиально не отличается от особенностей обитания этих паразитов в монокультуре.

Результаты опыта выявили изменения в локализации дактилогирусов обоих видов на жабрах рыб. Как *D. anchoratus*, так и *D. intermedius* переместились с мест своего обычного обитания к основанию жаберных лепестков. На вентральном и дорсальном секторах в конце опыта найдены лишь единичные экземпляры половозрелых паразитов того и другого вида, на медиальном секторе зарегистрированы в основном взрослые черви и лишь незначительное количество личинок.

Интенсивность инвазии в опыте снизилась с 75 до 35 дактилогирусов в среднем на рыбе, а в контроле возросла до 96 паразитов.

Итак, опыты, проведенные с карпами и карасями, дали сходные результаты. Воздействие скорости течения на дактилогирусов проявляется в изменении локализации и уменьшении численности паразитов на жабрах. Влияние проточности на *D. anchoratus* как в монокультуре (карпы), так и при смешанном заражении (караси) одинаково. Происходит перемещение паразитов с середины жаберных лепестков к их основанию, уменьшается численность червей, особенно резко на дорсальном и вентральном секторах, на фоне снижения общей численности паразитов в первую очередь исчезают молодые черви.

Своеобразие реакции дактилогирюсов, обитающих на карпах и карасях, на повышенную скорость течения свидетельствует о тесной связи биологии паразитов с биологией хозяев. Карпы и караси в основном прудовые рыбы, живя в реках, они предпочитают места со слабым течением. Вероятно, *D. anchoratus* и *D. intermedius* в ходе сопряженной эволюции также приспособились к обитанию в условиях с минимальной проточностью воды или полным ее отсутствием. Этим можно объяснить уменьшение зараженности карпов и карасей под воздействием повышенной скорости течения. В первую очередь, как это замечено в ходе экспериментов, смываются молодые черви с несформированным прикрепительным аппаратом. Нового заражения рыб не происходит, возможно, потому, что яйца паразитов (откладываемые червями, находящимися на жабрах) под воздействием повышенной проточности не закрепляются на субстрате, деформируются и не развиваются. Если их развитие все же происходит, то свободноплавающие личинки, должно быть, с потоком воды или проносятся мимо жабр, или, попадая на жабры, не способны закрепляться на них.

В опытах с синцом использовано 23 особи, столько же для контроля было помещено в аквариум. Интенсивность инвазии до опыта равнялась 405 *D. chranilowi*. Синцов, помещенных в непроточный аквариум, правильнее было бы считать опытными. Однако во всех предыдущих опытах контрольных рыб содержали в аквариумах, поэтому и в данном случае решено не менять установившегося характера изложения. Эксперимент проведен со скоростью течения 0.12 м/с, длительность опыта 24 сут. Периодически по 3-4 опытных и контрольных синца вскрывали для подсчета дактилогирюсов.

Ранее было замечено, что *D. chranilowi*, как взрослые, так и молодые черви, занимают в основном среднюю часть жаберных лепестков. На эту особенность локализации *D. chranilowi* впервые указала Н.А. Изюмова [3]. Выше отмечено, что вода, проходящая через жабры синцов (3+), не делится на потоки, как это имеет место у сеголетков карпа и карася. Вероятно поэтому у синцов этого возраста не выявлено различий в распределении паразитов по секторам жаберных дуг.

Результаты эксперимента показали (табл. 2), что по мере нахождения синцов в условиях повышенной скорости течения их инвазия *D. chranilowi* постоянно увеличивается. Через 5 сут она возросла с 405 до 920, через 14 - до 2050, через 17 - 2370 паразитов в среднем на одной рыбе. Через 24 сут численность *D. chranilowi* увеличилась до 2360 паразитов на рыбе, т. е. в 6 раз по сравнению с исходной. У контрольных синцов интенсивность инвазии вначале увеличилась с 405 до 812 паразитов, а затем снизилась до 198.

Было установлено, что локализация *D. chranilowi* на жабрах зависит от численности паразитов. При увеличении количества дактилогирюсов, когда на средних участках жаберных лепестков происходит перенаселение червей, они начинают вначале поселяться бли-

Т а б л и ц а 2

Зависимость численности от длительности эксперимента

Длительность опыта, сут	Количество рыб в опыте и контроле	Численность дактилогирусов в среднем на рыбе	
		опыт	контроль
5	8	920	640
8	6	1100	812
11	6	1940	730
14	6	2050	520
17	6	2370	480
20	6	2500	420
24	8	2630	198

же к основанию жаберных дуг, а затем, при еще большем увеличении инвазии, занимают концевые части жаберных лепестков. В результате жаберные филламенты оказываются заселенными паразитами почти равномерно. Не выявлено каких-либо изменений в распределении *D. chranilowi* по секторам жаберных дуг в условиях проточности.

Таким образом, результаты опыта свидетельствуют о том, что *D. chranilowi* в условиях постоянной проточности размножаются интенсивнее по сравнению с червями, находящимися в аквариальных условиях при той же температуре. Сравнивая эти данные с результатами, полученными в опытах с карпами и карасями, можно сделать предположение, что увеличение инвазии синцов происходило потому, что яйца *D. chranilowi* способны развиваться в условиях проточности. В пользу этого свидетельствуют и особенности их формы. Если у большинства видов дактилогирусов яйца овальные, то у *D. chranilowi* они имеют четыре выпуклости, секущие плоскости каждой пары которых перпендикулярны друг другу [4]. Такая форма яиц позволяет им, очевидно, закрепляться на субстрате и в условиях повышенной скорости течения успешно развиваться. Кроме того, свободноплавающие личинки *D. chranilowi*, по всей видимости, более цепкие, чем у *D. anchoratus* и *D. intermedius*, и способны закрепляться на жабрах рыб в условиях проточности. Возможно, что резкое увеличение численности *D. chranilowi* в опыте происходило за счет возрастания темпа кладки яиц или в результате более быстрого их развития.

Результаты эксперимента еще раз подчеркнули тесную связь биологии паразитов и их хозяев. Синец обитает в реках и водохранилищах и, являясь пелагическим видом, постоянно держится в толще воды, где имеют место течения. Очевидно, *D. chranilowi*, так же как и их хозяева, адаптированы к обитанию в проточных водоемах. В процессе совместной эволюции с хозяевами эти паразиты выработали приспособления к размножению и существованию

в условиях постоянного воздействия течений и достаточного содержания кислорода в воде. Этим, вероятно, можно объяснить увеличение численности *D. chranilowi* в опыте и снижение инвазии рыб в контроле (а аквариуме).

Таким образом, результаты опытов четко показали, что скорость течения – мощный фактор, влияющий на численность и локализацию дактилогирозов на жабрах рыб. Подтверждена зависимость биологии паразитов от биологии их хозяев: в условиях проточности интенсивность инвазии синцов возрастает, а карасей и карпов уменьшается. Под влиянием повышенной скорости течения паразиты карпа и карася (*D. anchoratus* и *D. intermedius*) способны перемещаться на жаберных филаментах, у паразитов синца (*D. chranilowi*) такого явления не отмечено.

Данные о том, что в условиях повышенной скорости течения зараженность дактилогирозами карпа и карася снижается вплоть до полного освобождения от паразитов, могут быть использованы при искусственном разведении рыб. В прудовых хозяйствах из-за дефицита воды и больших масштабов производства организовать проточность, к сожалению, невозможно, но в бассейновых, лотковых и садковых хозяйствах создание повышенной проточности вполне реально.

Л и т е р а т у р а

1. Б у т о р и н Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. М.; Л., 1969. 322 с.
2. Б у т о р и н Н.В. Гидрологические процессы в водохранилищах Волжского каскада. – В кн.: Волга-1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Материалы Первой конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971, с. 19-27.
3. И з ю м о в а Н.А. Биология *Dactylogirus vastator* Nyb. и *D. solidus* Achmer. в карповых хозяйствах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1953. 17 с.
4. И з ю м о в а Н.А. О биологии и специфичности *Dactylogirus chranilowi* Vych., 1931. – В кн.: Паразитологический сборник ЗИН АН СССР. М.; Л., 1969, т. 24, с. 128-134.
5. W i l e s M. The occurrence of *Diplozoon paradoxum* Nordmann 1832 (Trematoda: Monogenea) in certain waters of northern England and its distribution on the gills of certain Cyprinidae. – Parasitology, 1968, vol. 58 (1), p. 61-70.

БИОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
РЫБЬИХ ПИЯВОК *CASPIOBDELLA FADEJEWI* (EPSTEIN)
И *PISCICOLA GEOMETRA* (L.)

В пресных и солоноватых водоемах СССР обитают 15 видов рыбьих пиявок [3], биология и экология которых изучены недостаточно. *Caspiobdella fadejewi* и *Piscicola geometra* — эврифаги, включенные в список пиявок, причиняющих наибольший вред промысловым рыбам [10]. Ареалы их частично перекрываются. *P. geometra* распространена по всей Палеарктике, *Caspiobdella fadejewi* в ограниченной ее части (реках и водохранилищах Волжского и Азово-Черноморского бассейнов). В Рыбинском водохранилище оба вида встречаются в массе, что облегчает их одновременное изучение.

Сведения о *C. fadejewi* ограничиваются анатомо-морфологическими данными [8], показателями зараженности ею рыб-хозяев и указанием ареала [1, 9, 10, 11, 13]. Отмечено, что в волжских водохранилищах (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское) количество пиявок *C. fadejewi* на рыбе круглогодично изменяется мало в отличие от *Piscicola geometra*, инвазия рыб которой носит сезонный характер — максимальна зимой и минимальна летом [2].

Размножение *P. geometra* в низовьях Волги у г. Астрахани происходит весной [7], в Дании весной и летом [14], в Кубанских лиманах с ранней весны до поздней осени [6].

Культивирование *P. geometra* в лабораторных условиях [5, 6] позволило выяснить, что зимой при температуре 6 °С пиявки коконов не откладывают, но в конце марта при этой же температуре начинают размножаться. Продолжительность развития личинок в коконах при 26 °С составляет 13 дней, а при 6 °С — 80. Вылупившаяся молодь при температуре 20–28 °С и после 3–7 кормлений на рыбе достигает длины 14–18 мм и в возрасте 19–47 дней откладывает первые коконы. В природе летом пиявки растут медленно, из-за интенсивного размножения достигают длины 20–21 мм. Самые крупные экземпляры длиной 30–40 мм отмечаются в апреле. В мае поколение отмирает и до ноября крупные пиявки в популяции отсутствуют. На основании изучения вариационных рядов длин тела пиявок в течение

года установлено, что продолжительность жизни червей вида *P. geometra* равна 9 мес [5, 6].

Тщательно изучено эмбриональное развитие *P. geometra* [7]. Данных, которые позволили бы судить о воспроизводительной способности рыбьих пиявок, ее зависимости от различных эндогенных и экзогенных факторов, нет. Полностью отсутствуют сведения по жизненному циклу и биологии развития пиявок *Caspiobdella fadejewi*. Поэтому цель нашей работы состояла в изучении особенностей биологии и экологии пиявки вида *C. fadejewi* и сопоставлении некоторых сторон ее жизни с таковыми у *Piscicola geometra*.

Для обоих видов определяли сезонную рождаемость (Р) — количество коконов, отложенных сотней пиявок за месяц. В течение года ежемесячно в водохранилище отлавливали рыб, с них снимали пиявок, разделяли по видам, пересчитывали и независимо от возраста помещали в плоские аквариумы объемом 2.5 л (не более 200 экз. в каждый) с температурой воды 18–20 °С. Отмечали день появления первых коконов и через месяц подсчитывали их общее количество.

Определяли также абсолютную плодовитость (АП) — среднее количество коконов, приходящихся за цикл размножения на одну особь в паре (пиявки гермафродиты), и относительную плодовитость (ОП) — отношение абсолютной плодовитости особи к массе ее тела. Каждую особь взвешивали и пиявок с одинаковой массой рассаживали парами по боксам. Множество пар по массе условно разбивали на 8 весовых категорий, отличающихся друг от друга на 2 мг (для *Caspiobdella fadejewi*) и на 5 мг (для *Piscicola geometra*).

Усредненные значения АП и ОП по каждой категории (использовали не менее 3 пар червей) характеризовали воспроизводительную способность пиявок определенной массы.

Изучали влияние температуры на размножение червей. Группы одновременно собранных пиявок *Caspiobdella fadejewi*, равноценные по количеству и индивидуальной массе особей, помещали в разные температурные условия: 1–3, 6–8, 18–20, 27–28, 29–30 °С. Спустя 2 нед подсчитывали количество коконов, отложенных каждой группой.

Размеры коконов (ширина, длина, толщина) измеряли под бинокляром МБС-2, внешнее строение коконов рассматривали под микроскопом МБИ-15.

Продолжительность эмбрионального периода изучали в зависимости от температуры. Для этого в несколько аквариумов одновременно помещали по 30–50 пиявок, чтобы получить большее количество коконов, отложенных за одни сутки. Затем червей удаляли, а аквариумы с коконами для инкубации помещали в условия с разной температурой: 1–3, 6–8, 17, 20, 23, 26, 29 °С. Регистрировали день кладки коконов и день вылупления из них молоди.

Для выяснения вопроса продолжительности цикла развития „от яйца до яйца“ к молоди подсаживали рыб и проводили на-

блюдения за питанием и ростом червей, спариванием и откладкой первых коконов.

О времени наступления периода размножения в Рыбинском водохранилище судили по результатам лабораторных наблюдений за процессами спаривания и откладкой коконов пиявками, ежемесячно вылавливаемыми из водоема, а также по структуре возрастного состава природной популяции червей в течение года.

Среднее количество потомства, оставляемое 1 пиявкой за жизнь, рассчитывали с учетом продолжительности цикла развития „от яйца до яйца“, полицикличности пиявок, изменения средней массы половозрелых особей в течение жизни и среднего количества коконов, откладываемых червями разных весовых категорий, сезонных изменений температуры воды в водоеме и температурного диапазона размножения пиявок.

Любая группа пиявок *C. fadejewi*, в какой бы сезон она не была выловлена, содержала особей, которые в лабораторных условиях (18–20 °С) начинали спариваться и откладывать коконы. В зимние месяцы это происходило на 3–10-й день после поимки, в летние – в 1-й.

Пиявки *Piscicola geometra* активно спаривались только в весеннее время, хотя единичные сокоупления между наиболее крупными особями наблюдались уже с середины зимы. *Caspiobdella fadejewi* и *Piscicola geometra*, содержащиеся в одном аквариуме, безошибочно выбирали партнера только своего вида. Сокоупление длилось несколько часов, иногда сутки, после чего коконы откладывались на 2–7-й день. Спаривание периодически повторялось в промежутках между кладкой коконов, т. е. у изучаемых *Piscicolidae* во времени оно не обособлено резко от периода кладки яиц, как у пиявок других семейств. Например, у *Glossiphoniidae* период спаривания последовательно сменяется кладкой коконов, а затем периодом заботы о потомстве [3]. У *Hirudo medicinalis* многократные сокоупления совершаются в течение 1–2 мес, и в последующий период кладки коконов не возобновляются [4].

Меньше всего коконов откладывали пиявки *Caspiobdella fadejewi*, выловленные осенью и в начале зимы (табл. 1). Наиболее плодовитыми оказались майская-июльская популяции, в среднем 1500 коконов от 100 особей в месяц. В отличие от *C. fadejewi* у вида *Piscicola geometra* к массовому размножению приступала лишь весенняя популяция (табл. 1) и среднемесячная рождаемость в марте-мае составляла 1308 коконов.

Таким образом, и в период наивысшего подъема размножения, и в целом за весь год показатели рождаемости выше у пиявок вида *Caspiobdella fadejewi*.

Сезонные величины рождаемости зависят от изменений возрастной структуры природных популяций пиявок. Так, круглогодично, за исключением августа-сентября, в популяции пиявок *C. fadejewi* встречаются особи средних и крупных размеров, масса которых превышает 4 мг. Это – основные производители.

Т а б л и ц а 1

Рождаемость у 2 видов пиявок, ежемесячно отлавливаемых в Рыбинском водохранилище (лабораторные опыты, температура воды 18-20 °С)

Месяц	<i>Caspiobdella fadejewi</i>			<i>Piscicola geometra</i>		
	Общее количество		Р	Общее количество		Р
	пиявок, экз.	коконов, шт.		пиявок, экз.	коконов, шт.	
Январь	175	305	174	150	6	4
Февраль	204	676	331	116	24	21
Март	120	374	311	124	1488	1200
Апрель	81	242	299	90	1260	1400
Май	73	752	1030	24	318	1325
Июнь	260	4940	1900	-	-	-
Июль	558	8906	1596	-	-	-
Август	60	318	530	-	-	-
Сентябрь	356	585	164	14	0	0
Октябрь	320	360	112	38	0	0
Ноябрь	313	375	119	40	0	0
Декабрь	90	60	66	46	0	0

Максимальное их количество приходится на май-июль - период, соответствующий наивысшей рождаемости (табл. 2).

Среди пиявок *Piscicola geometra* средние и крупноразмерные черви массой более 6 мг присутствуют в основном в апреле-мае и также обеспечивают высокую рождаемость весенней популяции (табл. 2).

Лабораторные эксперименты с отдельными парами пиявок показали, что существует зависимость абсолютной плодовитости пиявок от массы их тела. В любое время года при одинаковой температуре (18-20 °С) и прочих равных условиях пиявки с большей массой откладывали больше коконов (табл. 3, 4). Разница в абсолютной плодовитости 2 особей тем значительнее, чем к более отдаленным весовым категориям они относятся.

В первой категории самых мелких червей коконы откладывали лишь пиявки, масса которых достигла 1,5-1,6 мг (*Caspiobdella fadejewi*) и 3-4 мг (*Piscicola geometra*). Однако среди них и даже более крупных пиявок находились экземпляры, не откладывающие коконов. Масса пиявок - функция их возраста и запаса крови в желудке, высосанной из хозяина. Мелкие черви - это преимущественно молодые неполовозрелые особи или взрослые, но голодные пиявки с пустыми желудками. Коконы откладывают лишь сытые черви.

Т а б л и ц а 2

Соотношения групп червей разной массы в популяциях пиявок 2 видов, % к количеству особей в выборке (данные 1981-1982 гг.)

Масса, мг	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август
<i>Caspiobdella fadejewi</i>												
0.5-1.5	82	34	37	47	34	20	10	14	20	18	4	66
1.6-3.5	18	40	55	32	43	39	52	48	33	28	18	21
3.6-5.5	0	13	5	19	20	35	38	12	27	37	38	13
5.6-16.0	0	13	3	2	3	6	0	20	20	17	40	0
Число пиявок в выборке, экз.	356	320	313	90	130	70	219	120	105	390	408	111
<i>Piscicola geometra</i>												
0.5-1.0	78	65	57	10	38	14	0	0	0	0	0	0
1.1-3.0	22	30	38	77	53	70	35	35	5	0	0	0
3.1-6.0	0	5	5	10	4	16	55	25	15	0	0	0
6.1-9.0	0	0	0	3	2	3	10	17	12	0	0	0
9.1-12.0	0	2	0	0	3	0	0	7	27	0	0	0
12.1-15.0	0	0	0	0	0	0	0	6	25	0	0	0
15.1-30.0	0	0	0	0	0	0	0	10	10	66	100	0
30.1-40.0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	34	0	0
Число пиявок в выборке, экз.	14	38	40	46	150	116	184	214	130	6	2	0

Т а б л и ц а 3

Среднее количество коконов от одной пиявки *Caspiobdella fadejewi* в зависимости от массы червя

Масса, мг	Де-кабрь-февраль	Март	Ап-рель	Май	Июнь	Июль	Ав-густ	Сен-тябрь-ноябрь
Менее 2	0	0	1	2	6	5	1	1
2.1-4	2	1	1	3	14	28	5	6
4.1-6	7	13	8	8	19	30	25	8
6.1-8	28	13	24	23	31	38	-	22
8.1-10	-	24	57	42	30	37	-	40
10.1-12	-	55	50	58	53	-	-	-
12.1-14	-	-	61	68	66	-	-	67
14.1-16	-	-	-	98	75	-	-	-

Т а б л и ц а 4

Среднее количество коконов от одной пиявки *Piscicola geometra* в зависимости от массы червя

Масса, мг	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь
Менее 5	2	5	-	7	-	-
5.1-10	7	7	-	12	-	-
10.1-15	-	8	-	10	16	-
15.1-20	-	-	14	16	17	37
20.1-25	-	-	-	17	33	-
25.1-30	-	-	28	25	23	-
30.1-35	-	-	-	-	77	-
35.1-40	-	-	-	92	-	-

Чем крупнее рыба-пиявка, тем выше ее потенциальные возможности как производителя. Имея сравнительно больший объем желудка, она способна запасти соответственно больше крови, необходимой для репродукционного роста. При одинаковой или близкой абсолютной плодовитости особей 2 видов относительная плодовитость у *Caspiobdella fadejewi* выше, чем у *Piscicola geometra*. Максимально наблюдаемое нами значение ОП для *Caspiobdella fadejewi* равнялось 6 (у пиявок массой 16 мг), а для *Piscicola geometra* 2.5 (у пиявок массой 40 мг).

Результаты (табл. 3 и 4) позволяют предположить, что воспроизводительная функция писциколид зависит и от сезона года. У пиявок *Caspiobdella fadejewi* малых и средних весовых категорий (до 6 мг) плодовитость возрастала с марта по июль,

Т а б л и ц а 5

Температурная зависимость количества коконов в кладке у пиявки *Caspiobdella fadejewi*

Месяц	Температура, °С	Количество			Средняя масса одной пиявки, мг
		пиявок в опыте, экз.	коконов		
			общее, экз.	приходящихся на одну пиявку	
Январь	30	0	0	2.5-3.0	1-3
	30	13	0.4	2.5-3.0	6-8
	30	136	4.5	2.5-3.0	18-20
	30	82	2.7	2.5-3.0	27-28
	30	0	0	2.5-3.0	29-30
Август	20	0	0	2.0-3.0	3-5
	20	82	4.1	2.0-3.0	10-11
	20	132	6.6	2.0-3.0	18-19

у более крупных особей находилась в течение всего года на одном довольно высоком уровне. У подавляющей части червей *Piscicola geometra* зимой и осенью продолжался соматический рост, а репродукционный начинался интенсивно лишь весной.

Температурный фактор оказывает существенное влияние на процессы размножения. В одно и то же время года пиявки *Caspiobdella fadejewi* одинаковой массы, содержащиеся при различных температурных условиях, откладывали разное количество коконов (табл. 5).

При низких температурах (1-5 °С) черви не размножались. Кладки появлялись при температуре 6-8 °С. Высокая температура (27-28 °С) угнетала процесс коконообразования, а при 29-30 °С пиявки гибли. Температура 18-20 °С была оптимальной. Сравнение наших данных с результатами наблюдений за размножением пиявки *Piscicola geometra* П.А. Терехова [5] показало, что для обоих видов температурный диапазон размножения находится в пределах 6-28 °С.

Существует прямая пропорциональная зависимость между количеством оставляемого пиявкой потомства и падением ее массы за этот период (рис. 1). При одинаковом количестве отложенных коконов потери в массе пиявки *Caspiobdella fadejewi* меньше, чем у *Piscicola geometra*. По-видимому, это связано с размером коконов, которые у *Caspiobdella fadejewi* значительно мельче.

Коконы *C. fadejewi* (рис. 2) обладают рядом морфологических признаков, отличающих их от коконов других видов рыбных пиявок, в частности от коконов *Piscicola geometra* [7]. Средняя длина коконов *Caspiobdella fadejewi* 690 мк. Фор-

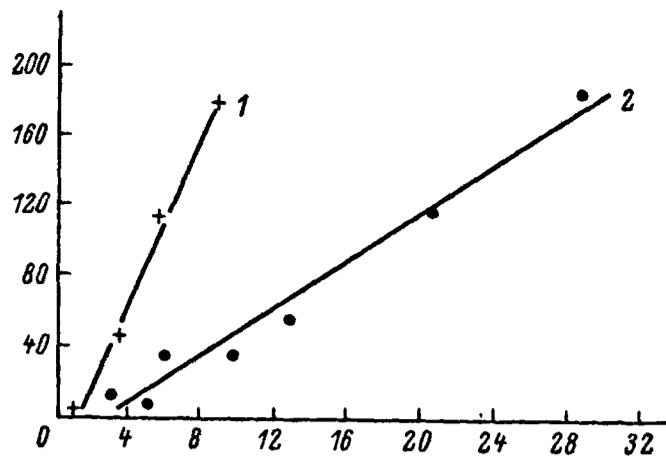


Рис. 1. Зависимость между абсолютной потерей массы пиявками за 2 нед и количеством отложенных за этот срок коконов. 1 - *Caspiobdella fadejewi*; 2 - *Piscicola geometra*. По оси ординат - коконы, шт.; по оси абсцисс - разность $(m_1 - m_2)$ между начальной и конечной массами пиявок, мг.



Рис. 2. Коконы рыбных пиявок.

а - *Caspiobdella fadejewi*; б - *Piscicola geometra*. Вид сверху.

ма и размеры значительно варьируют. В наших условиях минимальная длина и ширина их соответственно были 450 и 220 мк; максимальные 890 и 440 мк (данные по замерам 40 коконов). Каркас капсулы кокона образован 5 продольными ребрами, 2 из которых защищают боковые поверхности кокона и 3 верхнюю его часть. 4 ребра, исключая медиальное, покрыты выростами. Они в свою очередь образуют пять поперечных рядов, не считая выростов на заднем конце кокона. Каждый выrost представляет группу тонких образований, склеенных и переплетенных в пучки толщиной в несколько микрон и высотой около 100 мк. Вверху пучки расщепляются и расходятся в разные стороны параллельно поверхности кокона.

Коконь *C. fadejewi*, полученные нами в лабораторных условиях, имеют незначительные отличия и большое несомненное сходство с описанием и рисунком коконов рыбьих пиявок из северной части Каспийского моря, которые приводит в своей работе Г. А. Шмидт [7], полагая, что они принадлежат *Piscicola caspica* (= *Caspiobdella caspica*) [12].

Пиявка *Caspiobdella fadejewi* впервые была описана как *Piscicola fadejewi* [8]. Позже при ревизии пресноводных видов сем. *Piscicolidae* В. М. Эпштейн [12], основываясь на особенностях анатомического строения, перенес ее вместе с видом *Piscicola caspica* в род *Caspiobdella*, поскольку оба вида по строению полового аппарата сходны с *Caspiobdella tuberculata* и являются представителями фауны каспийского типа. Существующее сходство между коконами *C. fadejewi* и *C. caspica* и сильное их отличие от таковых *Piscicola geometra* подтверждают близость первых 2 видов и их обособленность от рода *Piscicola*, что лишний раз свидетельствует о правильности проведенной Эпштейном [12] систематики рыбьих пиявок.

Продолжительность эмбрионального развития у пиявок, так же как и у других водных животных, зависит от температуры. При одинаковых температурных условиях эмбриональное развитие *Caspiobdella fadejewi* длится дольше, чем у *Piscicola geometra* (табл. 6).

Величина градусо-дней вылупления 50% пиявок *Caspiobdella fadejewi* в среднем составляет 510, а для *Piscicola geometra* 316. При температурах 1-3 °C развитие в коконах не происходит, но яйца в течение некоторого времени сохраняют жизнеспособность. При 29 °C они гибнут.

Вылупившиеся из коконов пиявки *Caspiobdella fadejewi* имеют длину 3.5-4.5, ширину 0.1 мм, массу 0.02 мг. Молодь *Piscicola geometra* примерно в 2 раза крупнее и по подвижности и способности плавать превосходит молодь *Caspiobdella fadejewi*, что характерно и для взрослых особей этих видов. Оба вида сразу после выхода из коконов проявляют поисковые рефлексии: задняя присоска фиксируется, тело вытяги-

Т а б л и ц а 6

Продолжительность эмбрионального развития рыбьих пиявок в зависимости от температуры

Температура, °С	Количество коконов в опыте, экз.		Длительность эмбрионального периода, сут	
	<i>Caspiobdella fadejewi</i>	<i>Piscicola geometra</i>	<i>Caspiobdella fadejewi</i>	<i>Piscicola geometra</i>
1-3	33	0	0	-
6-8	100	0	86-94	-
17	80	26	28-30	16-18
20	100	33	25-26	15-16
23	53	21	21-22	14
26	42	0	19-20	-
29	49	0	0	-

вается в толщу воды. Передний конец пиявки усилением движений быстро реагирует на любую тень или колебания воды.

Молодь рыбьих пиявок при температуре 18-20 °С может жить без пищи не более 4-5 нед после выхода из коконов. Продолжительность выживания увеличивается до 2 мес при 10 °С.

Первый контакт пиявок с хозяином непродолжителен - 2-4 ч. В отличие от взрослых особей, которые локализуются в ротовой полости рыб, молодь *C. fadejewi* держится снаружи: на плавниках, голове, вблизи глаз, на губах. Насосавшись крови, она покидает рыбу и располагается на дне и стенках аквариума, прикрепившись к ним двумя присосками. Эта поза характерна для сытых пиявок. В состоянии покоя черви находятся около суток, затем вновь принимают поисковую позу. Интервалы между очередными приемами пищи постепенно удлиняются до 3-5 дней. За счет насосанной крови идет быстрый соматический рост червей, но они сами все чаще становятся жертвами рыб. Через 5 нед пребывания вылупившейся молоди (1150 экз.) в аквариумах с рыбами в живых осталось около сотни червей. Наиболее крупные из них (16 экз.) массой 1.7-2 мг, рассажены парами по бюксам, в течение недели откладывали коконы. Мелкие особи массой менее 1.5 мг (более 80 экз.) не отложили ни одного кокона.

Следовательно, для созревания пиявок важен не столько их возраст, сколько достигнутая ими масса. В лабораторных условиях цикл „от яйца до яйца“ у 20% наиболее „благополучных“ пиявок *C. fadejewi* завершился через 2 мес.

Черви, один раз отложившие коконы и насытившиеся кровью при очередной встрече с хозяином, вновь приступали к размножению, т.е. рыбьим пиявкам свойственна полицикличность, и

каждому циклу размножения предшествует акт кровососания. Подобное явление наблюдалось у половозрелых, выловленных из водоема особей. После того как они прекращали кладку коконов в аквариумах, им предоставлялась возможность насосаться крови рыб, затем они вновь приступали к размножению.

Природная популяция пиявок *C. fadejewi*, как указывалось выше, круглый год содержит половозрелых особей (черви массой более 1,5 мг). Но репродукционный период у червей начинается в водоеме лишь в начале мая, когда вода прогреется до 6-8 °С, что соответствует нижней границе температурного диапазона размножения писциколид (табл. 5). Согласно гидрологическим данным, температура воды в Рыбинском водохранилище выше 6-8 °С сохраняется до середины октября и, по-видимому, все это время длится репродукционный период пиявок *C. fadejewi*.

В отличие от них пиявки *Piscicola geometra* размножаются лишь в мае-начале июня, после чего взрослое поколение отмирает, а вылупившаяся молодежь кормится на мальках рыб в прибрежье. На товарной рыбе этот вид пиявок отсутствует все лето вплоть до октября.

Таким образом, *P. geometra* - вид, который издавна обитает по всей Палеарктике и хорошо приспособился к условиям существования в разных климатических зонах: в Рыбинском водохранилище период размножения приурочен к концу весны, а в Кубанских лиманах [6] длится с марта до глубокой осени. В отличие от писциколид род *Caspiobdella* относится к каспийским видам [3]. Пиявка *C. fadejewi* проникла в верховье р. Волги сравнительно недавно [2, 13]. Возможно, поэтому репродукционный период у нее более растянут, т. е. вид сохраняет тот жизненный ритм и цикличность, которые выработались в течение длительного существования в более теплой климатической зоне.

Продолжительность жизни пиявок *C. fadejewi*, по нашим данным, точно установить трудно из-за круглогодичной разнокачественности возрастного состава популяции, но, вероятно, не более 15% от всех пиявок доживает до года, остальные черви гибнут раньше. Можно теоретически подсчитать среднее количество потомства, оставляемое пиявкой-долгожительницей за год, исходя из следующего. Пиявка *C. fadejewi*, вылупившаяся весной или в начале лета, к концу летнего периода при благоприятных условиях достигает массы 2-4 мг и откладывает первую порцию коконов, приблизительно 5-25 экз. (табл. 3, АП пиявок массой 2-4 мг, август). К осени размеры пиявок увеличиваются до 4-6 мг, но снижение температуры воды ведет к понижению интенсивности коконообразования (табл. 5) и число отложенных за осень коконов колеблется от 5 до 10 экз. В отличие от пиявок других семейств, писциколиды зимой не впадают в анабиоз [3]. Если в теплое время года после насыщения они покидают хозяина, то зиму и часть весны проводят в

ротовой полости рыб и при температуре чуть выше нуля к апрелю достигают массы 6–8 мг. Из-за низких температур (<6 °C) вид приступает к размножению лишь в мае. К этому времени пиявки подрастают до крупных (10–12 мг) или даже „гигантских“ (16 мг) размеров и до гибели успевают осуществить один или два цикла размножения, откладывая в мае 20–40 коконов, в июне 50–100.

Таким образом, потомство от одной пиявки *C. fadejewi*, вылупившейся в начале лета и прожившей год, составляет приблизительно от 80 до 175 яиц.

Анализ изменения возрастного состава естественных популяций рыбных пиявок в течение года, а также круглогодичные лабораторные наблюдения за размножением выловленных в природе паразитов, содержащихся при разных температурах (1–28 °C), позволяют заключить следующее.

В Рыбинском водохранилище репродукционный период пиявок *C. fadejewi* и *Piscicola geometra* наступает в мае, когда температура воды достигает 6–8 °C. У *P. geometra* он длится 1–1,5 мес, а у *Caspiobdella fadejewi* вплоть до середины осени, пока вода не охладится ниже 6–8 °C. Пик размножения *C. fadejewi* приходится на конец мая–июль, поскольку в это время бывает самая оптимальная температура воды в прибрежье (около 20 °C) и максимальное количество крупных половозрелых особей в популяции. Рыбьи пиявки полициклически, продолжительность цикла размножения и количество отложенных за его время яиц зависят от массы червей. Относительная плодовитость выше у *C. fadejewi* по сравнению с *Piscicola geometra*. Кокон *Caspiobdella fadejewi* значительно меньше кокона *Piscicola geometra* и отличаются от них рядом морфологических признаков, указывающих одновременно на их родство с пиявкой *Caspiobdella caspica*.

Эмбриональный период у пиявок *C. fadejewi* продолжительнее, чем у *Piscicola geometra* и составляет 510 градусо-дней.

Л и т е р а т у р а

1. Д о н ц о в Ю.С. Материалы по пиявкам рыб Волгоградского водохранилища. – В кн.: Материалы XIII науч. конф. Волгоград, 1969, с. 110–112.
2. Л а п к и н а Л.Н., К о м о в В.Т. Новые данные о нахождении пиявки *Caspiobdella fadejewi* в волжских водохранилищах. – Паразитология, 1983, т. 17, вып. 1, с. 70–72.
3. Л у к и н Е.И. Фауна СССР. Пиявки. Л., 1976. 484 с.
4. С и н е в а М.В. Биологические наблюдения над размножением медицинской пиявки. – Зоол. журн., 1949, т. 28, вып. 3, с. 213–224.

5. Терехов П.А. Об условиях и сроках достижения половой зрелости пиявки *Piscicola geometra*. - Зоол. журн., 1966, т. 65, вып. 11, с. 1721-1723.
6. Терехов П.А. О длительности жизненного цикла у пиявок *Piscicola geometra*. - Зоол. журн., 1967, т. 66, вып. 6, с. 846-849.
7. Шмидт Г.А. Ранние стадии развития рыбьих пиявок (*Piscicola geometra*). - В кн.: Памяти академика А.Н. Северцова 1866-1936: Сб. статей в 2-х томах. М.; Л., 1941, т. 2, ч. 2, с. 357-489.
8. Эпштейн В.М. Новый вид рыб'ячої п'явки *Piscicola fadejewi* n. sp. і деякі припущення щодо її походження. - Доп. АН УССР, 1961, № 12, с. 1644-1648.
9. Эпштейн В.М. Класс пиявки. - В кн.: Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.; Л., 1962, с. 617-626.
10. Эпштейн В.М. Рыбьи пиявки пресных вод и морей СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1963. 16 с.
11. Эпштейн В.М. Пиявки. - В кн.: Атлас животных Каспийского моря. М., 1938, с. 394-405.
12. Эпштейн В.М. Ревизия родов *Piscicola* и *Cystobranchus* (Hirudinea, Piscicolidae). - В кн.: Проблемы паразитологии УССР. Киев, 1969, ч. 2, с. 286-287.
13. Эпштейн В.М., Лапкина Л.Н. Новые сведения о биологии и географическом распространении *Caspiobdella fadejewi* (Epstein). - В кн.: Тезисы докл. IX конф. Укр. паразит. о-ва, Киев, 1980, с. 116-117.
14. Bennike S.A.B. Contribution to the ecology of Danish freshwater leeches (Hirudinea). Kobenhavn, 1943. 109 p.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЦЕСТОД
ОТРЯДА CARYOPHYLLIDEA (CESTODA)

Кариофиллиды – своеобразная группа ленточных червей, обладающих монозоичным телом с одним половым комплексом, малоспециализированным сколексом с фиксаторными образованиями в виде фестонов, складок и простых ботрий. Жизненный цикл большинства представителей этого отряда включает одного промежуточного хозяина – олигохет, половое развитие их завершается в кишечнике рыб отряда Cypriniformes, отдельные виды кариофиллид достигают половой зрелости в полости тела олигохет.

Происхождение, филогенетические связи и систематическое положение представителей отряда Caryophyllidea широко дискутируются [2, 5, 8]. Для решения этих вопросов большое значение имеют детальные сравнительно-морфологические исследования, число которых относительно невелико [1, 7, 9, 10–12, 14]. Цель нашей работы заключалась в гистологическом, гистохимическом и ультраструктурном исследовании различных органов у 3 видов кариофиллид, различающихся своей биологией и особенностями жизненного цикла.

Материалом для исследования послужили виды: *Caryophyllaeus laticeps*, *Khawia sinensis*, *Archigetes sieboldi*. *Caryophyllaeus laticeps* добывали из кишечников лещей (*Abramis brama*), отловленных в Рыбинском водохранилище, *Khawia sinensis* из кишечников карпов (*Cyprinus carpio*), выращиваемых в прудовом хозяйстве „Варегово“ Ярославской области. *Archigetes sieboldi*, характеризующийся однохозяинным жизненным циклом, обнаружен в полости тела олигохет *Limnodrilus udekemianus* из р. Латки (Ярославская область).

Для гистологического и гистохимического изучения фрагменты червей фиксировали в жидкостях Карнуа и Буэне и заливали в парафин. Срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали железным гематоксилином и паральдегидфуксином с докраской азокармином по Гомори–Габу. Гликоген выявляли PAS-реакцией, кислые мукополисахариды толуидиновым синим, липиды осмированием и окраской Суданом–3, РНК по методу Курника, а высшие жирные кислоты по Фишлеру [4, 13].

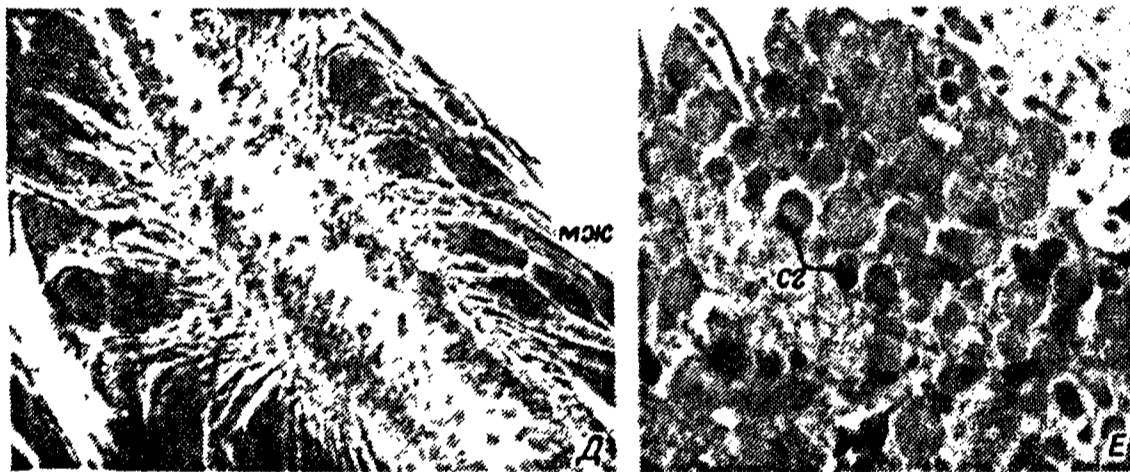
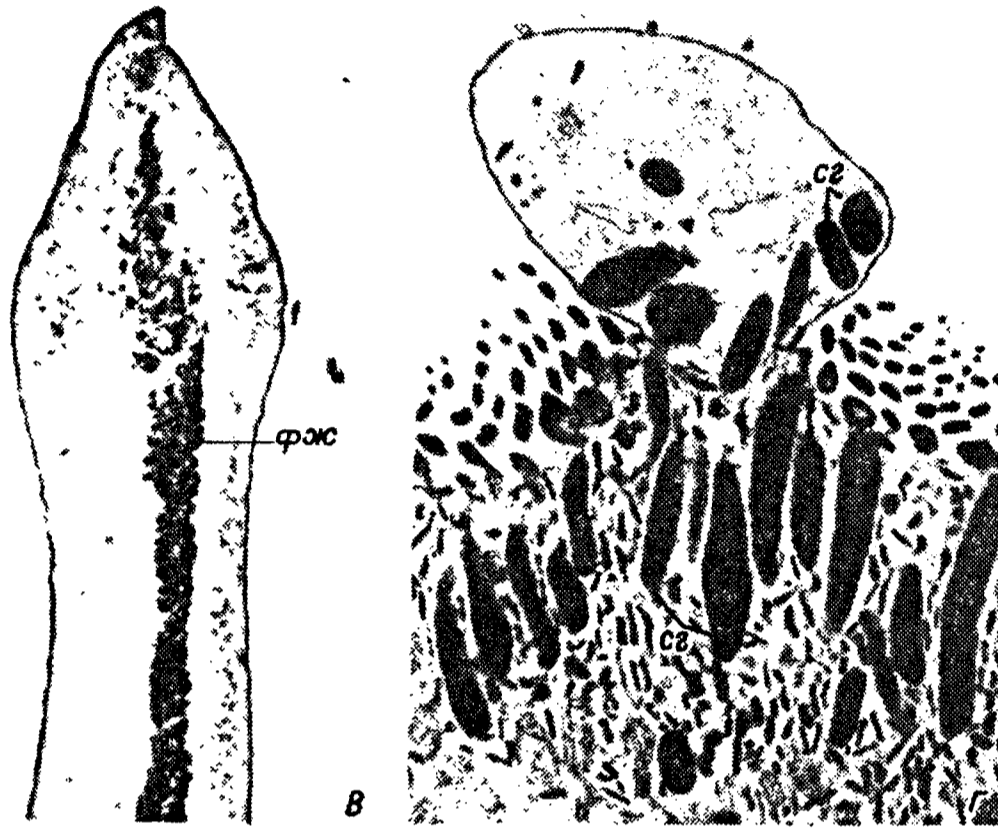
Средние статистические характеристики микротрихий (мкм) и увеличение за счет их поверхности тела половозрелых форм *Caryophyllaeus laticeps*

Показатель	Передний отдел	Задний отдел
Количество микротрихий на 1 мкм ² , шт.	20.9±0.85	34.5±1.48
Длина базальной части микротрихий	0.205±0.018	0.66±0.036
Длина апикальной части микротрихий	1.17±0.03	0.49±0.063
Диаметр базальной части микротрихий	0.16±0.007	0.13±0.005
Увеличение поверхности за счет базальной части	2.75±0.49	10.1±0.88
Увеличение поверхности за счет апикальной части	6.21±0.16	3.54±0.45
Суммарное увеличение поверхности за счет микротрихий на 1 мкм ²	8.96±0.51	13.6±0.99

Для электронно-микроскопического исследования небольшие кусочки червей 1.5–2 ч фиксировали в 3%-ном глутаральдегиде на фосфатном буфере с последующей дофиксацией 1%-ным раствором OsO_4 в течение 1 ч. Ультратонкие срезы контрастировали уранил-ацетатом и цитратом свинца и просматривали на электронном микроскопе JEM-100С.

Покровы тела (тегумент) исследованных кариофиллид имеют типичное для цестод строение. Они представлены наружным синцитиальным безъядерным цитоплазматическим слоем, ограниченным поверхностной и базальной мембранами. Последнюю подстилает волокнистая базальная пластинка, под которой расположены мускульные тяжи и тегументальные клетки, соединяющиеся с цитоплазматическим слоем многочисленными отростками. На поверхности тегумента имеются характерные для ленточных червей специализированные образования – микротрихии.

В разных участках тела червей наблюдается четкий полиморфизм микротрихий. На сколексе и передних отделах тела присутствуют микротрихии конусовидного типа с широкой короткой базальной частью, укрепленной по периферии осмиофильным веществом и удлиненной электронно-плотной апикальной частью (см. таблицу; рис. 1, А). Апикальная и базальная части конусовидных микротрихий разделены многослойной пластинкой. В средней и задней частях тела исследованных кариофиллид обнаружены трубчатые микротрихии с длинной узкой неукрепленной базальной частью и короткой апикальной (см. таблицу; рис. 1, Б). Цилиндрическая часть трубчатых микротрихий *Caryophyllaeus laticeps* и *Khawia sinensis* погружена в



наружную цитоплазму тегумента примерно на 1/3 ее толщины (рис. 1, Б). У *Archigetes sieboldi* подобного явления не наблюдается.

Структурная дифференциация микротрихий в разных участках тела червей отражает их функциональные отличия. Так, локализация конусовидных микротрихий на сколексе и переднем отделе тела, особенности ультраструктуры этих образований (укрепленная базальная часть и сильно развитая апикальная) дают основание рассматривать их как фиксаторные образования, способствующие дополнительному прикреплению червей к слизистой оболочке кишечника хозяев. Подобные микротрихии фиксаторного типа обнаружены на сколексах многих видов цестод [6]. На поверхности среднего и заднего отделов тела исследованных карофиллид расположены микротрихии трубчатого типа, удлинённая цилиндрическая базальная часть которых делает их сходными с микроворсинками энтероцитов кишечного эпителия. Морфометрия микротрихий, проведенная по методике Гребера и Шторха [10], показала, что увеличение поверхности среднего и заднего отделов тела червей за счет трубчатых микротрихий в 3-4 раза больше, чем за счет конусовидных в передних отделах (см. таблицу). Увеличение поверхности происходит за счет роста числа микротрихий на единицу площади, а также и за счет возросшей длины их базальных частей. Следовательно, трубчатые микротрихии увеличивают поверхность абсорбции червей и специализированы для выполнения трофических функций.

Толщина слоя наружной цитоплазмы тегумента на разных участках тела половозрелых червей варьирует от 2.4 мкм на сколексе до 6.8 мкм на остальных участках. Она содержит палочковидные тела, состоящие из плотно упакованных микротрубочек. Эти тела равномерно распределены по всей цитоплазме, вблизи наружной мембраны расположены перпендикулярно к ее поверхности. Образования аналогичного строения обнаружены у *Hunterella nodulosa* [12] и *Caryophyllaeus laticeps* [9, 15]. Описанные структуры имеют сходные черты с таковыми апикальных участков микротрихий, что дает основание предположить об участии этих структур в формировании их электронно-плотных участков.

Рис. 1. Строение микротрихий, фронтальных и маточных желез *Caryophyllaeus laticeps*.

А - конусовидные микротрихии, х 33 000; Б - трубчатые микротрихии, х 25 000; В - фронтальные железы в передней части тела, х 67.2; Г - выход секрета, х 13 000; Д - маточные железы, х 140; Е - секреторные гранулы маточных желез, х 20 000. ачм - апикальная часть микротрихий; бчм - базальная часть микротрихий; мж - маточные железы; пчм - погруженная цилиндрическая часть микротрихий; сг - секреторные гранулы, фж - участок синцития фронтальных желез.

Наряду с указанными образованиями наружная цитоплазма тегумента содержит митохондрии, локализованные в области базальной мембраны, и многочисленные везикулы. В области сколекса слой наружной цитоплазмы заполнен секреторными гранулами.

Базальная мембрана образует глубокие инвагинации, направленные к наружной поверхности тегумента, особенно многочисленные у неполовозрелых червей. Базальная пластинка, подстилающая наружный синцитий, толщиной до 0.1 мкм состоит из плотно переплетенных фибриллярных волокон.

Толщина тегументального клеточного слоя варьирует в зависимости от участка тела паразита и стадии его зрелости и достигает 120 мкм. Этот слой состоит из клеток полигональной формы диаметром до 20 мкм и расположенных на разных уровнях. Тегументальные клетки имеют множество цитоплазматических отростков, с помощью которых они соединяются с наружной цитоплазмой тегумента, между собой и лежащей паренхимой. Связи этих клеток с наружной цитоплазмой наиболее многочисленны у неполовозрелых червей. В составе тегумента исследованных цестод можно выделить несколько типов клеток. Большинство их составляют дифференцированные тегументальные клетки, обладающие крупным ядром с одним, реже двумя ядрышками. Цитоплазматическая мембрана клеток имеет глубокие инвагинации, направленные к ядру. Цитоплазма клеток содержит митохондрии, аппарат Гольджи, липиды и различные везикулы, по структуре аналогичные обнаруженным в тегументе. По всей видимости, одна из функций большинства дифференцированных тегументальных клеток заключается в формировании структурных элементов, необходимых для построения наружного цитоплазматического слоя.

Образование тегументального слоя связано с миграцией камбиальных клеток из паренхимы в покровы и их последующей дифференцировкой. Камбиальные клетки, локализуясь в паренхиме, мелкие, округлые, с крупным, центрально расположенным ядром и цитоплазмой, богатой РНК. В процессе миграции камбиальных клеток в тегумент наблюдаются их активные митотические деления. После внедрения в тегумент они принимают вытянутую форму, увеличиваются в размерах. При этом количество РНК в клетках заметно уменьшается, а в цитоплазме появляются мелкие гранулы гликогена. По мере дифференцировки тегументальные клетки утрачивают способность к митозу. Для дифференцированных тегументальных клеток характерно деление путем амитоза. Последний сопровождается разделением ядрышек надвое, которое иногда идет путем почкования, после чего в ядрышке формируется поперечная перегородка и образовавшиеся ядра расходятся. Полной плазмотомии при этом не происходит, клетки остаются связанными цитоплазматическими перетяжками разной толщины. Нередко наблюдается образование многоядерных клеток.

Таким образом, рост и формирование покровов исследованных карисофиллид осуществляются за счет внедрения в тегумент камбиальных клеток и последующей их дифференцировки. Впоследствии

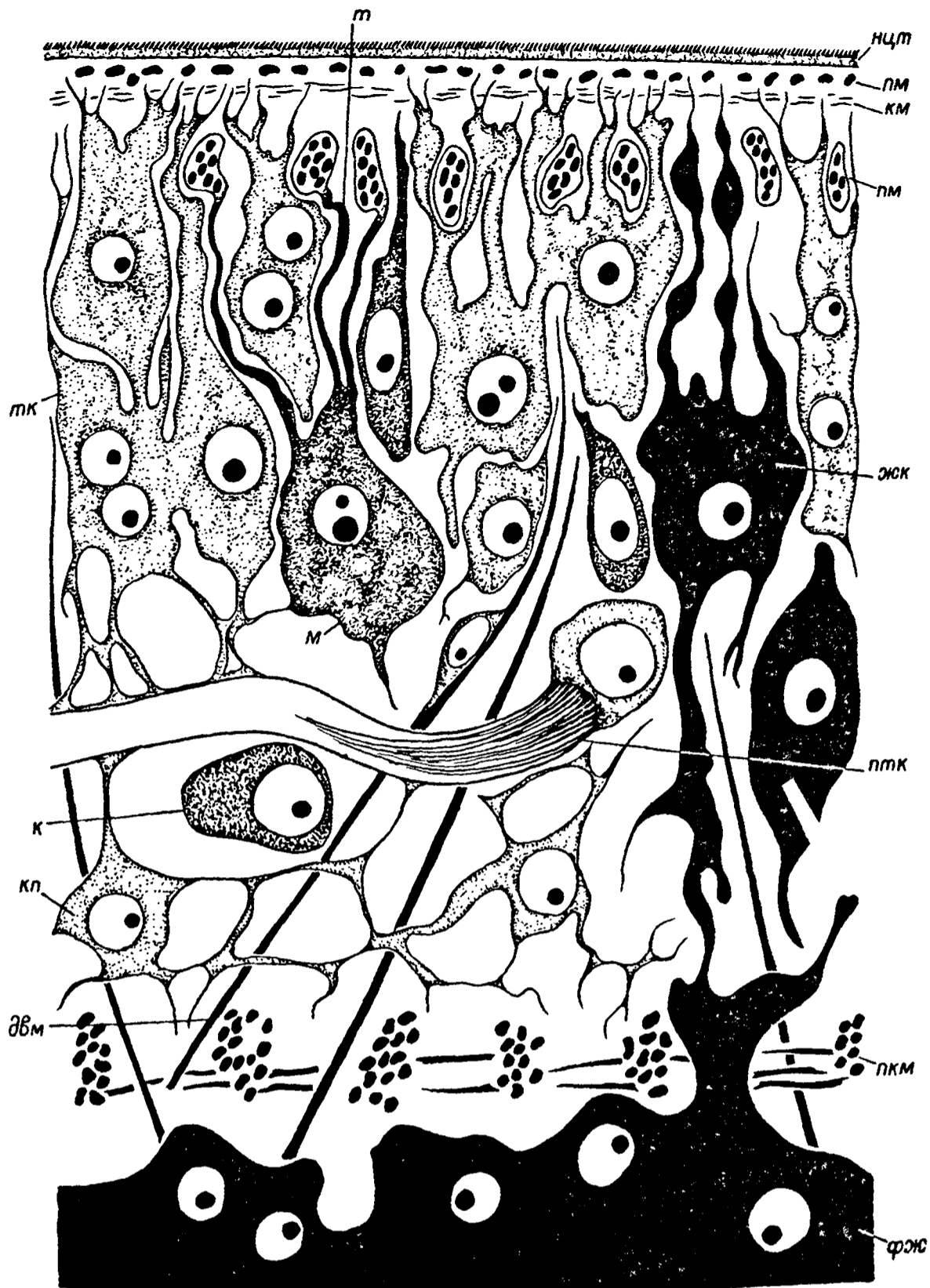


Рис. 2. Схема строения покровов *Caryophyllaeus laticeps*.

двм — дорсовентральная мускулатура; жк — железистые клетки; к — камбиальные клетки; км — кольцевой слой мускулатуры; кл — кортикальная паренхима; м — миобласты; нцт — наружная цитоплазма тегумента; пкм — продольно-кольцевой слой мускулатуры; пм — продольный слой мускулатуры; птк — протонефридиальная клетка; тк — тегументальная клетка; фж — участок синистрия фронтальных желез.

эти клетки делятся амитотически. Подобная картина характерна для многих цестод, и в частности для представителей отряда *Pseudophyllidea* [3].

В состав покровов кариофиллид входят отростки железистых клеток фронтальных желез, а также отдельные железистые клетки, ошибочно принимаемые А.А. Базитовым [1] за необласты. В наибольшем количестве они встречаются в покровах сколекса и переднего отдела тела червей.

Характерной особенностью покровов половозрелых червей является наличие в них значительного количества миобластов (рис. 2). Их трофические тела лежат среди тегументальных клеток, имеют плотную, богатую РНК цитоплазму и с помощью длинных извитых цитоплазматических выростов соединяются с сократительными участками. Мышечные тяжи образуют три слоя: первый находится непосредственно под тегументом и представлен отдельными продольными пучками, под ним расположен второй слой, образующий кольцевую мускулатуру. И, наконец, нижний, наиболее развитый продольный слой локализуется между телами тегументальных клеток. Кроме того, в пространство между тегументальными клетками из паренхимы в значительном количестве внедряются дорсовентральные мышечные волокна. Трофические тела этих мышц небольшого размера и плотно прилегают к сократительной части (рис. 2).

Таким образом, в составе покровов изученных кариофиллидных цестод выделяются четыре типа клеточных элементов: камбиальные, железистые, дифференцированные тегументальные клетки и миобласты (рис. 2).

Покровы кариофиллид, как и всех цестод, не отграничены от нижележащей паренхимы. Паренхима исследованных видов состоит из кортикальной и медуллярной частей, разделенных продольной и кольцевой мускулатурой. Гистологически нами показано, что она бедна клеточными элементами. В кортикальной части, как правило, локализуются камбиальные клетки. Специализированные паренхимные клетки имеют полигональную форму с большим количеством тонких длинных цитоплазматических выростов, которые соединяются между собой, образуя крупноячеистую структуру с большими межклеточными пространствами. Гистохимически показано, что они плотно заполнены крупными гранулами гликогена. Здесь же, но в гораздо меньшем количестве, встречаются и липидные включения.

Кариофиллиды обладают развитыми фронтальными железами. Ряд авторов описывает у представителей этого отряда цестод два типа фронтальных желез [11, 14], другие считают их гомологичными [16]. Данные наших светооптических и электронно-микроскопических исследований свидетельствуют о наличии одного типа фронтальных желез у изученных видов кариофиллид [7].

Фронтальные железы половозрелых *Caryophyllaeus laticeps* и *Khawia sinensis* заполняют большую часть медуллярной и частично кортикальную паренхиму на протяжении от сколекса до задней части тела (рис. 1, В). У неполовозрелых червей этих видов железы доходят до средних участков тела. Фронтальные железы

у *Archigetes sieboldi* развиты значительно слабее, чем у *Caryophyllaeus laticeps* и *Khawia sinensis*, и расположены лишь в области переднего отдела. Цитоплазма желез 3 видов обнаруживает интенсивную пиронинофилию в околоядерных участках.

Электронно-микроскопически в железистых клетках четко выявляются многочисленные органоиды: гранулярный эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, свободные рибосомы, митохондрии. Вокруг аппарата Гольджи группируются цистерны эндоплазматического ретикулума и митохондрии. Диктиосомы аппарата Гольджи образованы параллельно уплощенными цистернами, число которых колеблется от 6 до 10. Наличие в железистых клетках большого числа свободных рибосом, гранулярного эндоплазматического ретикулума, интенсивное прокрашивание цитоплазмы паральдегидфуксином, а также содержание в ней РНК свидетельствуют об активном синтезе белка и предполагают белковую природу секрета. Секретообразование, прослеженное нами на примере *Caryophyllaeus laticeps*, протекает по типу формирования белковых секретов. Установлено, что при образовании секрета у *C. laticeps* вначале от цистерн ретикулума отделяются небольшие вакуоли, окруженные рибосомами, которые затем транспортируются к проксимальной части диктиосом. Здесь происходит процесс слияния вакуолей друг с другом и с цистернами диктиосом. По мере наполнения вакуоли отшнуровываются от цистерн диктиосом и формируют секреторные гранулы. Вначале они по величине и плотности неоднородны, что характерно для процесса созревания секрета. В дальнейшем происходит их конденсация и окончательное формирование секреторных гранул, представляющих собой электронно-плотные образования, окруженные мембраной. Форма их продолговатая, реже округлая, длина от 0.19 до 0.85, ширина от 0.08 до 0.26 мкм.

Железистые клетки соединяются между собой цитоплазматическими выростами без специализированных контактов, образуя железистый комплекс синцитиального строения. Секрет продвигается к переднему концу тела и по отросткам железистых клеток проникает в наружную цитоплазму тегумента сколекса. Специализированные секреторные протоки у кариофиллид отсутствуют. По мере продвижения к сколексу секреторные гранулы увеличиваются в размерах от 0.47 в средней части тела до 1.38 мкм в тегументе сколекса. Выход секрета осуществляется за счет образования небольших выпячиваний наружной цитоплазмы тегумента сколекса, которые в дальнейшем от него отшнуровываются [7] (рис. 1, Г).

Функция фронтальных желез в настоящее время дискутируется. На основании значительного развития желез у видов со слабовыраженными органами прикрепления высказывается мнение об участии секрета желез в фиксации червей к стенке кишечника хозяев [11, 12]. Предполагается также, что функция фронтальных желез половозрелых особей цестод отряда *Pseudophyllidea* заключается в подавлении иммунологических реакций хозяев [3]. Мы склонны считать, что секрет желез выполняет защитную роль для кариофиллид, обитающих в химически активной среде кишечника.

Одной из отличительных особенностей кариофиллид по сравнению с представителями других отрядов цестод является наличие развитых маточных желез (рис. 1, Д). Они представлены одиночными крупными плотно прилегающими друг к другу клетками, окружающими полость матки. Внутренняя поверхность последней образована безъядерным цитоплазматическим слоем, на котором расположены длинные тонкие микроворсинки. В цитоплазме маточных желез выявляется большое количество высших жирных кислот. Ультраструктурные исследования выявили в клетках и стенке матки секреторные гранулы правильной округлой формы, размером в среднем 0.28 мкм (рис. 1, Е). Процесс секреции осуществляется путем накопления гранул в выростах цитоплазмы стенки матки с последующим их отшнуровыванием.

Гистохимические и ультраструктурные особенности секрета позволяют предположить его липидную природу. При выходе из маточной поры яйца с помощью этого секрета склеиваются в общую массу. Однако через некоторое время секрет растворяется, и яйца становятся свободными. Вероятно, действие секрета обеспечивает защиту выделяемых паразитом яиц при прохождении их через химически активную среду кишечника и в первое время пребывания в водной среде.

Выделительная система кариофиллид, также как и других цестод, представлена терминальными клетками с ресничным пламенем и выделительными каналами, которые пронизывают паренхиму и нижние слои покровов. Каналы выделительной системы на внутренней поверхности имеют микроворсинки. Однако в отличие от остальных ленточных червей количество микроворсинок незначительно, и они расположены не вертикально, а под углом к внутренней поверхности канала или даже прилегают к ней. Размер микроворсинок в среднем 0.15 мкм.

Таким образом, изучение ультраструктуры 3 видов кариофиллид показало, что основные черты организации этой группы червей характерны и для других представителей класса цестод. Прежде всего это касается строения покровов тела (микротрихий и тегумента), паренхимы, железистых аппаратов, протонефридиальной системы. Некоторые структурные особенности кариофиллид не выходят за пределы класса цестод. Все это не позволяет нам согласиться с мнением А.А. Базитова [2] о выделении кариофиллид в самостоятельный класс церкомероморфных червей в типе *Plathelminthes*.

Л и т е р а т у р а

1. Б а з и т о в А.А. Положение Caryophyllidea в системе плоских червей. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 12, с. 1779-1787.
2. Б а з и т о в А.А. Кариофиллиды, их происхождение и положение в типе плоских червей. — Журн. общ. биологии, 1981, т. 11, № 6, с. 920-927.

3. Д а в ы д о в В.Г. Сравнительная морфофункциональная характеристика некоторых систем органов цестод отряда Pseudophyllidea: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1981. 15 с.
4. К о н о н с к и й А.И. Гистохимия. Киев, 1976. 278 с.
5. К у л а к о в с к а я О.П., Д е м ш и н Н.И. Происхождение и филогенетические связи гвоздичниковых (Cestoda: Caryophyllidea). - В кн.: Проблемы гидропаразитологии. Киев, 1978, с. 95-104.
6. К у п е р м а н Б.И. Ультраструктура покровов цестод и ее значение для систематики. - В кн.: Паразитологический сборник Л., 1980. т. 29. с. 84-95.
7. (К у п е р м а н Б.И., Д а в ы д о в В.Г.) К у п е р м а н В.И., D a v y d o v V.G. The fine structure of frontal glands in adult cestodes. - Intern. J. Parasitol., 1982, vol. 12, N 4, p. 285-293.
8. М а м а е в Ю.Л. О гипотезах происхождения цестод от „архигетесообразных“ предков, паразитировавших у олигохет. - Зоол. журн., 1975, т. 54, № 9, с. 1277-1283.
9. В е q u i n F. Étude au microscope électronique de la cuticule et de ses structures associées chez quelques cestodes. Essai' d, histologie comparée. - Ztschr. Zellforschung, 1966, vol. 72, p. 30-46.
10. G r a e b e r K., S t o r c h V. Elektronenmikroskopische und morphometrische Untersuchungen am Integument von Cestoda und Trematoda (Plathelminthes). - Zool. Anzeiger, 1979, Bd 202, N 5/6, S. 331-347.
11. H a y u n g a E. The structure and function of the scolex glands of three cariophyllid tapeworms. - Proc. Helminthol. Soc. Wash., 1979, vol. 46, N 2, p. 171-179.
12. H a y u n g a E.G., M a c k i e w i c z Y.S. An electron microscope study of the tegument of Hunterella nodulosa Mackiewicz and Mc Crae, 1962 (Cetoidea: Caryophyllidea). - Intern. J. Parasitol., 1975, vol. 5, N 3, p. 309-319.
13. (P i r s E.) П и р с Э. Гистохимия. М., 1962. 962 с.
14. R i c h a r d s K.S., A r m e C. The ultrastructure of the scolexneck syncytium, neck cells and frontal gland cells of Caryophyllaeus laticeps (Caryophyllidea: Cestoda). - Parasitology, 1981, vol. 83, p. 477-487.
15. R i c h a r d s K.S., A r m e C. The microarchitecture of the structured bodies in the tegument of Caryophyllaeus laticeps (Caryophyllidea: Cestoda). - Intern. J. Parasitol., 1982, vol. 12, N 3, p. 425-432.
16. W i s n i e w s k i W.L. Das Genus Archigetes R. Leuk. Eine studie zur Anatomie, Histogenese, Systematik und Biologie. - In: Polon. Sci. et Ser. B Sci. Natur., 1930, N 2, p. 1-160.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ ТКАНЕЙ
КИШЕЧНИКА РЫБ ПРИ РАЗНЫХ СПОСОБАХ
ПРИКРЕПЛЕНИЯ ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ

Цестоды на взрослых стадиях развития обладают разнообразными прикрепительными аппаратами, обеспечивающими удержание червей в кишечнике дефинитивных хозяев [1, 7, 11]. Подобное разнообразие включает в себя как крайне примитивные, так и сложно устроенные специализированные органы фиксации. Если у ряда видов кариофиллид на сколексе имеется лишь несколько простых инвагинаций покровов тела, то среди тетрафилид сколекс представляет собой сложную систему крючьев, присосок, ботрий и ботридий.

Имеющиеся данные по особенностям прикрепления цестод, как правило, связаны с отдельными видами ленточных червей и в основном сводятся к описанию патоморфологических изменений слизистой кишечника дефинитивных хозяев [3, 8, 9, 10, 13, 14]. Особый интерес представляют пока еще немногочисленные работы, посвященные сравнительному изучению прикрепления цестод, обладающих сколексами различной морфологии [8, 12]. Было показано, что патологические изменения в кишечнике рыб могут быть относительно одинаковыми как при внедрении червей, сколексы которых вооружены различного рода крючьями, так и в случае прикрепления с помощью присосок и ботрий.

Наша работа заключалась в сравнительном гистологическом изучении изменений стенки кишечника рыб при прикреплении цестод, обладающих сколексами разной морфологической сложности. Вместе с тем в нашу задачу входило исследование состояния слизистого слоя кишечника хозяев при различной интенсивности их заражения ленточными червями.

В качестве объектов исследования послужили 16 видов цестод, относящихся к 5 отрядам (см. таблицу).

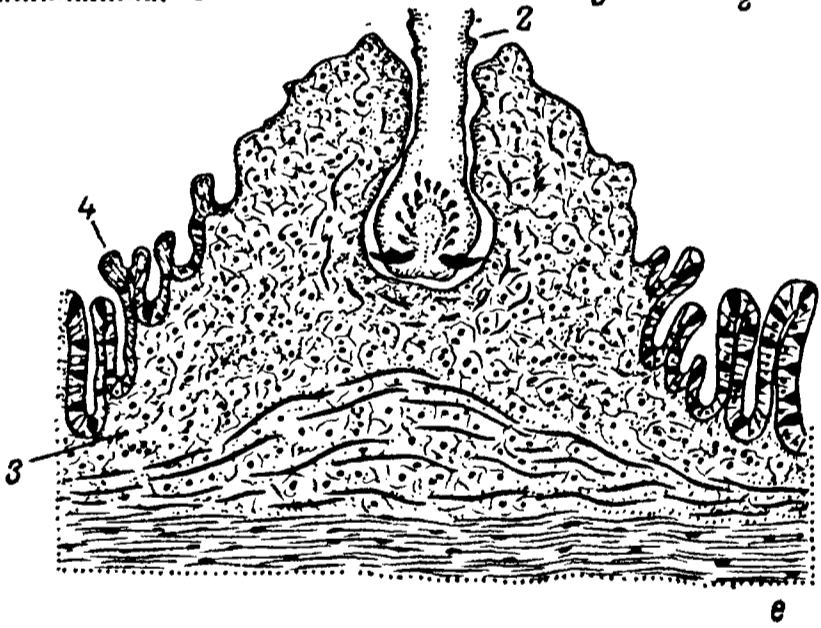
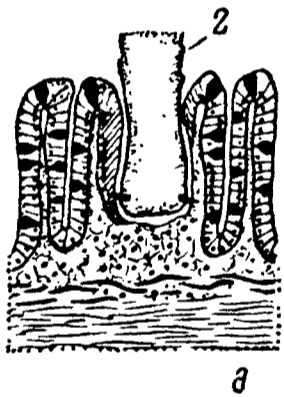
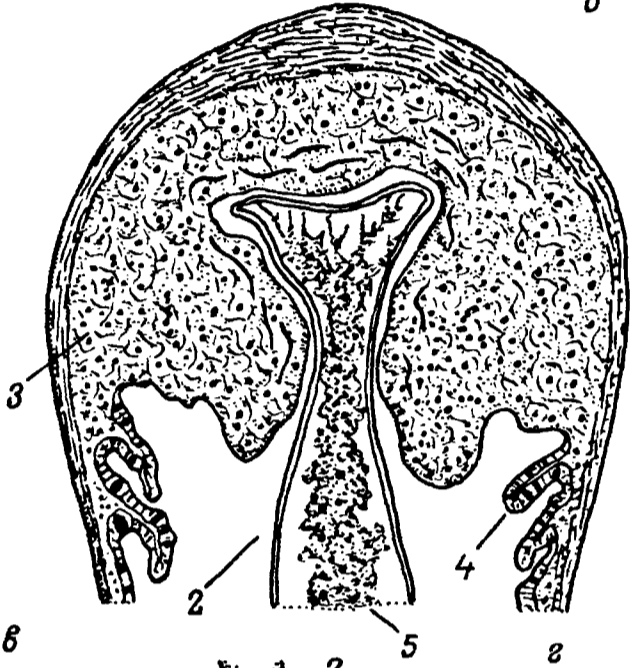
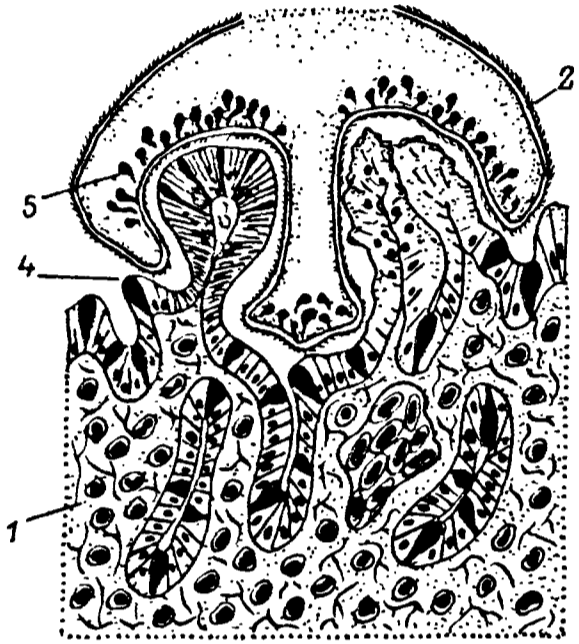
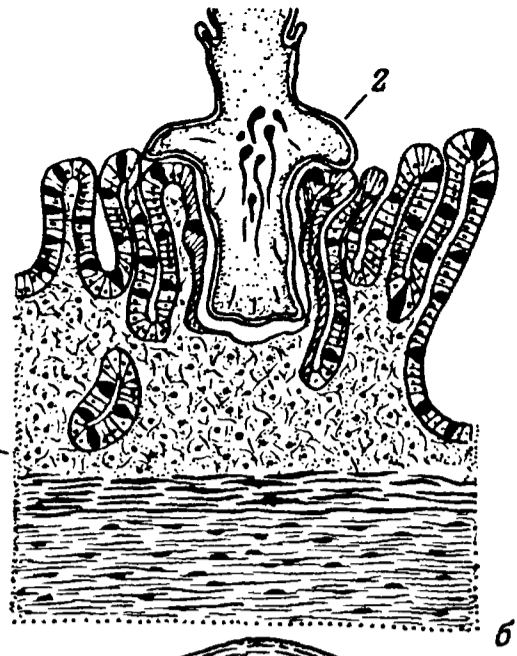
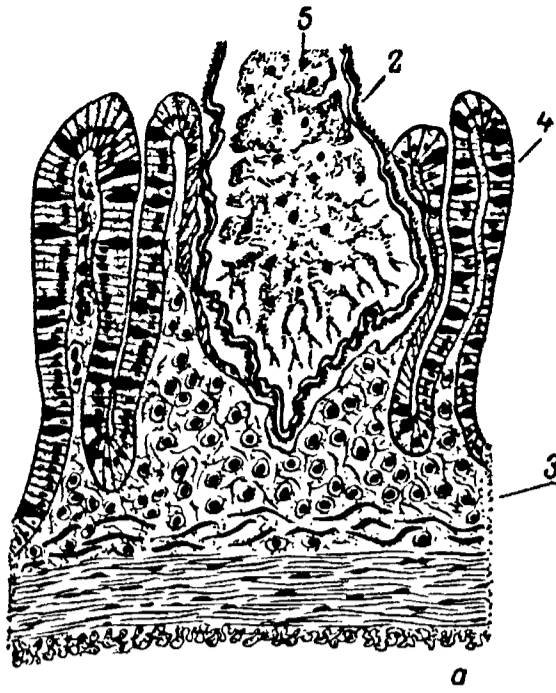
Участки кишечника с прикрепленными паразитами фиксировались в жидкости Буэна и заливались в парафин стандартным методом. Парафиновые срезы толщиной 5–7 мкм окрашивали гематоксилин-эозином и паральдегидфуксином по Гомори-Габу.

Наиболее слабо развитыми органами прикрепления обладают цестоды отряда *Caruorhynchidae*. Их сколексы представляют собой расширения переднего конца тела, на которых имеются складки раз-

Паразит	Хозяин
Отряд <u>Caryophyllidea</u>	
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	<i>Abramis brama</i>
<i>Khawia sinensis</i>	<i>Ciprinus carpio</i>
Отряд <u>Pseudophyllidea</u>	
<i>Eubothrium rugosum</i>	<i>Lota lota</i>
<i>E. crassum</i>	<i>Coregonus albula</i>
<i>Bothriocephalus gowkongensis</i>	<i>C. carpio</i>
<i>B. claviceps</i>	<i>Anguilla anguilla</i>
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	<i>Esox lucius</i>
<i>T. crassus</i> ; <i>T. meridionalis</i>	<i>E. lucius</i>
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	<i>Coregonus albula</i>
Отряд <u>Tetraphyllidea</u>	
<i>Proteocephalus percae</i>	<i>Perca fluviatilis</i>
<i>Echeneibothrium minimum</i>	<i>Raja clavata</i>
<i>Acanthobothrium dijardini</i>	<i>R. clavata</i>
Отряд <u>Trypanorhynchida</u>	
<i>Grillotia erinaceus</i>	<i>R. clavata</i>
<i>Christianella minuta</i>	<i>R. clavata</i>
Отряд <u>Diphylloidea</u>	
<i>Echinobothrium tpus</i>	<i>R. clavata</i>

личной глубины. Изученные нами виды кариофиллид внедряются между несколькими ворсинками кишечника, достигая подслизистого слоя (рис. 1, а). Неполовозрелые черви закрепляются, как правило, на апикальных частях ворсинок, а крупные половозрелые особи способны проникать глубоко в либеркюновы железы. В первом случае реакция тканей кишечника на паразитов практически отсутствует. Можно наблюдать лишь незначительные механические повреждения части эпителиального пласта. Патологические изменения при прикреплении взрослых червей более выражены. Прилегающие к паразитам участки слизистой значительно деформированы и нередко наблюдается их слушивание. В подслизистой оболочке можно видеть концентрацию лейкоцитарно-лимфоидных элементов, но, как правило, это явление наблюдается редко и с незначительной интенсивностью. Низкая степень инвазии кариофиллидами (до 20 экз.) не приводит к видимым патологическим изменениям в кишечнике рыб. Высокая инвазия, составляющая более 100 паразитов на рыбу, значительно отражается на состоянии слизистой оболочки. При этом наблюдается ее гиперемия и катаральное воспаление. Подобное явление особенно характерно для карпов, выращиваемых в прудовых хозяйствах, где возможно их заражение *Khawia sinensis*.

Сколексы многих видов цестод отряда *Pseudophyllidea* несут 2 более или менее выраженных боковых углубления – ботрии. При-



митивность подобных органов прикрепления подчеркивается отсутствием в них специализированной мускулатуры. Типичными ботриями среди рассмотренных нами цестод обладают *Eubothrium rugosum*, *Bothriocephalus gowkongensis* и *B. claviceps*. *Eubothrium rugosum* локализуется обычно в пилорических придатках налимов, а в полости кишечника находятся только задние участки стробилы. Прикрепление червей осуществляется путем захвата ботриями участков слизистой оболочки в средней части кишечных ворсинок (рис. 1, б), что вызывает в этих местах деформацию и разрушение клеток. Никаких защитных клеточных реакций хозяина в области прикрепления паразитов не обнаружено. При низкой инвазии червями слизистая оболочка пилорических придатков не претерпевает видимых изменений. Сильная инвазия (до 10 червей в одном придатке) приводит к значительной патологии слизистой по всей длине пилорических придатков. Наряду с механическими повреждениями, вызванными сдавливанием массой червей кишечной стенки, наблюдается катаральное воспаление, сопровождающееся инфильтрацией соединительнотканых слоев лимфоцитами. Впоследствии возможно отторжение слизистой и деструкция подслизистой оболочек.

Сколекс *Bothriocephalus gowkongensis* снабжен крупными, более развитыми, чем у *Eubothrium rugosum*, ботриями, способными захватывать участки слизистой вместе с подслизистым слоем (рис. 1, в). Как правило, черви не внедряются глубоко в ткань кишечника, а прикрепляются к апикальным частям ворсинок. В местах фиксации паразитов развивается гиперемия, происходит разрыв кровеносных капилляров с кровотечением в полость кишки, а также повышенная концентрация лимфоцитов. При слабой инвазии (3-4 червя) другие отделы кишечника не подвергаются изменениям, однако исследование рыб, зараженных 15-20 червями, показало, что в местах прикрепления паразитов наблюдается сильное катаральное воспаление слизистой оболочки, приводящее к отторжению клеток, вплоть до полного сдувания эпителиального слоя.

Bothriocephalus claviceps обладает удлинненным сколексом, несколько схожим по морфологии с таковым *Eubothrium rugosum*. В отличие от *Bothriocephalus gowkongensis* *B. claviceps* глубоко проникает между ворсинками кишечника, достигая подслизистого слоя. В тесном контакте с тканями кишечника оказывается не только сколекс, но и значительная часть пе-

Рис. 1. Схема способов прикрепления цестод отрядов *Caryophyllidea* (а) и *Pseudophyllidea* (б-е).

а - *Caryophyllaeus laticeps*, б - *Eubothrium rugosum*;
 в - *Bothriocephalus gowkongensis*; г - *Cyathocephalus truncatus*; д - *Triaenophorus nodulosus*; е - *T. meridionalis*. 1 - лейкоцитарно-лимфоидные элементы; 2 - паразит; 3 - подслизистая оболочка кишечника; 4 - слизистая оболочка кишечника; 5 - фронтальные железы.

реднего отдела стробилы. Отдельные нарушения целостности эпителиального слоя в окружающих паразита участках, вероятно, связаны с его механическим воздействием.

Своеобразным прикрепительным аппаратом обладает *Cyathocerphalus truncatus*. Его сколекс имеет форму воронки, возникшей в результате слияния 2 ботрий. Локализуется *C. truncatus* в концевых отделах пилорических придатков лососевых и некоторых других видов рыб. Воронкообразный сколекс паразита закрепляется на внутренней поверхности апикальной части придатков, вызывая вокруг себя сильное разрастание подслизистого слоя (рис. 1, г). За счет этого пораженные червями пилорические придатки в 2–3 раза увеличиваются в диаметре и хорошо заметны при вскрытии рыб. Соединительнотканное разрастание, как своеобразная „муфта“, охватывает переднюю часть *C. truncatus*. В этих участках подслизистый слой укреплен многочисленными концентрическими коллагеновыми волокнами и содержит большое количество лейкоцитарно-лимфоидных элементов. Последние плотно прилегают к поверхности сколекса паразитов, а зачастую и внедряются в наружный цитоплазматический слой покровов, оставляя после себя обширные изъязвления. Слизистый эпителий в области соединительнотканного разрастания полностью исчезает. В нижних отделах пилорических придатков кишечные ворсинки подвергаются деструкции, а их подслизистая основа инфильтрируется лимфоцитами.

Виды рода *Triaenophorus* прикрепляются в кишечнике definitivoных хозяев с помощью 2 пар трехзубцовых крючьев. Кроме того, на сколексе паразитов имеются небольшие присасывательные углубления – псевдоботрии, играющие в процессе прикрепления червей вспомогательную роль [2]. У рассмотренных нами паразитов *Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus* и *T. meridionalis* главное различие в прикрепительных аппаратах заключается в том, что у 2 последних видов крючья намного крупнее и массивнее по сравнению с первым.

T. nodulosus локализуется по всей длине среднего отдела кишечника шук. Сколекс червя внедряется несколько ниже основания кишечных ворсинок, достигая подслизистого слоя (рис. 1, д). Крючья закрепляются в слизистой оболочке ворсинок, их поверхность подвергается значительным изменениям лишь в местах непосредственного контакта со сколексом и стробилой. Пространство между поверхностью червя и тканью кишечника содержит небольшое количество клеточного детрита, а в близлежащих подслизистых слоях наблюдается повышенная концентрация лейкоцитарно-лимфоидных элементов. В остальных участках кишечника, даже в случае сильной инвазии червями, никаких изменений не обнаружено.

T. crassus и *T. meridionalis* сосредоточены в переднем участке среднего отдела кишечника. В месте их прикрепления на кишечной стенке образуются крупные выросты высотой от 3 до 5 мм и диаметром более 10 мм, представляющие собой мощное фиброзное разрастание, в центре которого располагается сколекс (рис. 1, е). Кишечные ворсинки на этом участке в 5–10 раз мень-

ше, чем в других отделах кишечника. Фиброзный вырост образуется в результате разрастания подслизистой оболочки и ее мышечной пластины. В его ретикулярной сети локализуются лимфоциты, фибробласты, тучные клетки. Ткань фиброзного выроста пронизана значительным количеством капилляров. В остальных участках слизистой оболочки кишечника не подвергается каким-либо изменениям.

У большинства видов цестод сколекс снабжен специализированными органами прикрепления — присосками. От ботрий присоски отличается прежде всего наличие в них собственной мускулатуры. Типичными присосками, среди рассмотренных нами видов, обладает *Proteocerphalus percae*. Черви внедряются между кишечными ворсинками и присосками захватывают небольшие участки слизистой оболочки (рис. 2, а). Неполовозрелые мелкие черви прикрепляются на апикальных или средних участках ворсинок, а крупные половозрелые особи могут внедряться до подслизистого слоя. Кроме сдавливания паразитами близлежащих участков ткани кишечника, никаких других патологических изменений в местах прикрепления *P. percae* не наблюдается. Тем не менее при сильной инвазии протоцефалюсами (более 30 экз.) слизистая оболочка кишечника на большом протяжении подвергается катаральному воспалению и деформации в результате сдавливания ее массой червей.

Наиболее древние исходные группы цестод, паразитирующие в спиральном клапане селяхий, обладают сложно устроенными „комбинированными“ прикрепительными аппаратами.

Сколекс *Echeneibothrium minimum* несет 4 стебельчатые ботрии, каждая из которых разделена гребневидными перегородками. Кроме того, в центре сколекса расположен апикальный орган с присоской. Последний внедряется между ворсинками и с помощью присоски закрепляется в тканях подслизистого слоя стенки спирального клапана. Ботрии глубоко в ткани не погружаются, а охватывают близлежащие ворсинки (рис. 2, б). По-видимому, апикальный орган, действуя как своеобразный „таран“, нарушает целостность тканей и вызывает локальную воспалительную реакцию, а ботрии лишь несколько сдавливают апикальные участки ворсинок кишечника.

У *Acanthobothrium dijardini* сколекс вооружен ботриями, а на апикальном конце имеет мощные крючья и 4 присоски. Эти небольшие, в несколько миллиметров длиной, цестоды могут глубоко проникать между кишечными ворсинками, либо закрепляются на их апикальных участках. Подобный тип локализации свойствен и *Echinobothrium typus*, сколекс которого также вооружен крючьями, а в качестве дополнительных прикрепительных образований на шейке паразитов имеются ряды многочисленных крючьев, обладающих собственной хорошо развитой мускулатурой (рис. 2, в). Патологический эффект от прикрепления *Acanthobothrium dijardini* и *Echinobothrium typus* связан с внедрением в слизистую оболочку крючьев. Последние разрушают клетки эпителиального слоя, однако воспалительные реакции при этом отсутствуют.

Сходными органами прикрепления обладают *Grillotia erinaeus* и *Christianella minuta*. Передние части их сколексов

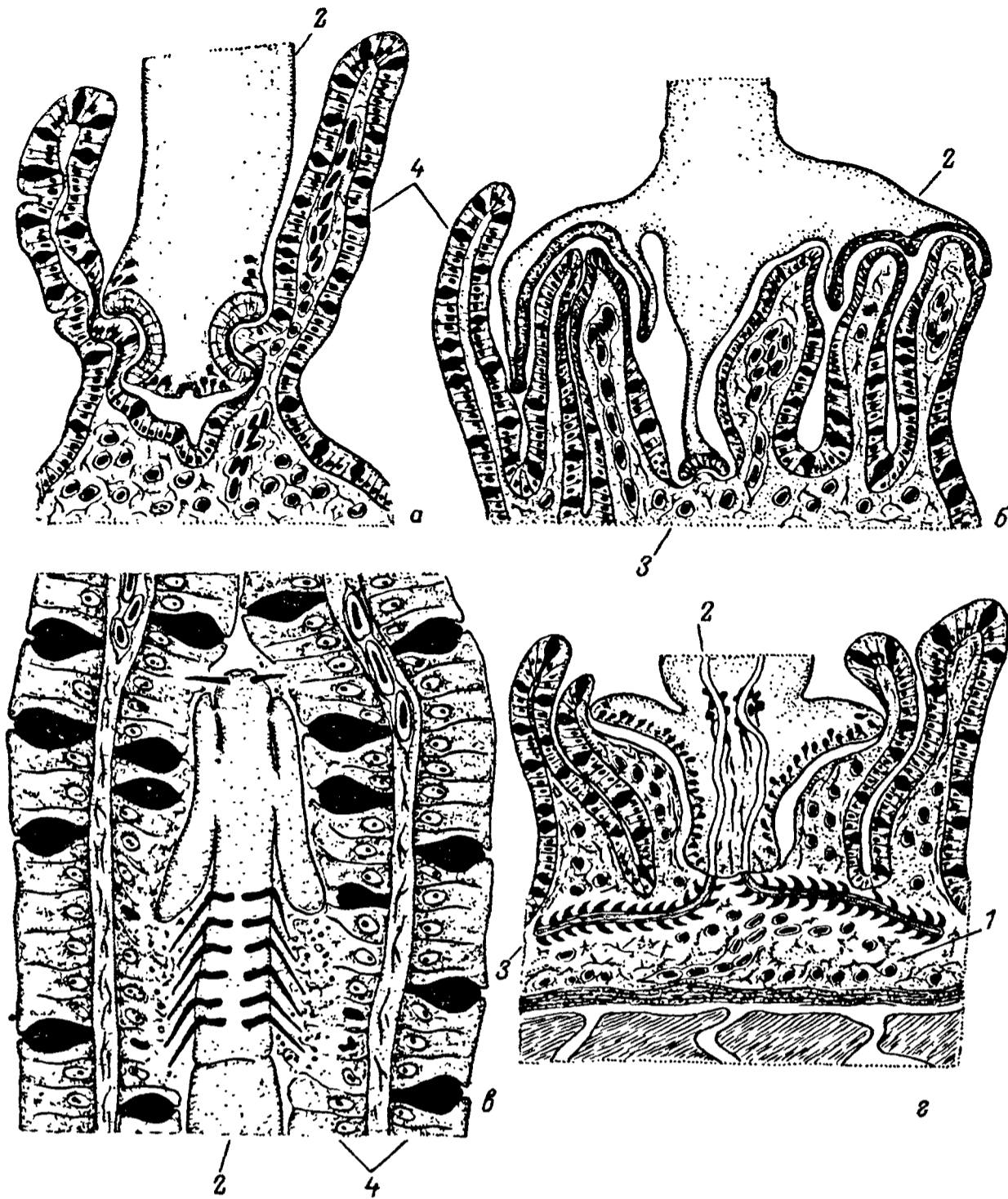


Рис. 2. Способы прикрепления цестод отрядов Tetraphyllidea (а-б), Diphyllidea (в) и Trypanorhyncha (г).

а - *Proteocephalus percae*; б - *Echeneibothrium minutum*; в - *Echinobothrium tupus*; г - *Grillotia erinaceus*.
 Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

несут пару развитых ботрий и 4 длинных хоботка, вооруженных многочисленными крючьями. Каждый из хоботков способен вворачиваться в специальное влагалище. Различие между 2 видами сводится, в частности, к их размерам. *Grillotia erinaceus* в несколько раз крупнее *Christianella minuta*. Это отражается и на степени наносимой ими патологии. Прикрепление *Grillotia erinaceus* к стенке спирального клапана приводит к значительным патологическим нарушениям тканей хозяина. Активно работающие хоботки пронизывают слизистую, подслизистую оболочки и доходят до мышечной пластины. При этом они располагаются перпендикулярно телу червя, вдоль подслизистого слоя. Механические повреждения, наносимые хоботками, весьма значительны. Разрушается не только слизистая, но и подслизистая оболочка. В результате этого наблюдается кровотечение, возникает воспалительная реакция (рис. 2, г). Сколекс *G. erinaceus* всегда окружен большим количеством клеточного детрита, образовавшегося при разложении разрушенных тканей. В подслизистом слое происходит концентрация лейкоцитарно-лимфоидных элементов, состоящих в основном из тучных клеток и эозинофилов. Однако воспалительный процесс в целом носит локальный характер и распространяется на небольшое расстояние от места прикрепления червей.

В отличие от *G. erinaceus* *Christianella minuta* никогда не проникает глубоко в кишечную стенку. Как правило, она закрепляется между средних участков ворсинок. Ее хоботки внедряются в подслизистую основу ворсинок, но в силу их небольших размеров это не приводит к сильной патологии. Отмечается небольшая гиперемия и инфильтрация окружающих сколекс тканей небольшим количеством лимфоцитов.

Результаты исследования влияния представителей 5 отрядов cestод на ткани кишечника их дефинитивных хозяев показали, что патологический эффект, возникающий в результате прикрепления паразитов, не имеет прямой зависимости от морфологической сложности сколекса. Так, прикрепление *Triaenophorus crassus*, *T. meridionalis* и *Cyathocephalus truncatus* способствует возникновению значительной тканевой реакции, выражающейся в разрастаниях подслизистой оболочки. Первые 2 вида червей имеют мощные крючья, способные глубоко внедряться в ткани и в значительной мере повреждать их. Внедрение крючьев происходит настолько плотно, что, вероятно, приводит к необратимому прикреплению червей. Все это способствует изолированию сколексов и пораженных ими участков ткани соединительнотканью разрастаниями. У близкого к ним вида *Triaenophorus nodulosus* крючья гораздо меньшего размера. При фиксации червей они повреждают лишь небольшое число клеток слизистой, не вызывая выраженных тканевых реакций.

Необычным прикрепительным аппаратом обладает *Cyathocephalus truncatus*. Его воронкообразный сколекс, на наш взгляд, не может обеспечить надежного прикрепления. В этом случае не исключено, что образование соединительной „муфты“, плотно охва-

тывающей область шейки, в какой-то мере индуцируется самими червями. Соединительная ткань в подобных выростах характеризуется содержанием большого количества коллагеновых волокон, расположенных концентрически по отношению к шейке червей. В результате этого значительно повышается ее прочность, что способствует надежной фиксации паразитов. Аналогичным способом прикрепления обладает и циклофиллидная цестода *Aploparaksis sobolevi*, сколекс которой необратимо фиксирован в дивертикулах кишечника, образующихся под воздействием этого червя [4].

Следует отметить, что при описанных нами способах прикрепления цестод к стенке кишечника, как правило, возникают только локальные реактивные изменения. Это относится как к прикреплению червей, обладающих слаборазвитыми органами фиксации (*Caryophyllidea*), так и имеющих высокоспециализированные прикрепительные аппараты (*Tetraphyllidea*).

В ряде случаев паразиты, по-видимому, способны менять место локализации, перемещаясь по кишечному тракту, как это показано, в частности, на представителях отряда *Cyclophyllidea* [5]. Такое „подвижное“ прикрепление, вероятно, свойственно *Eubothrium rugosum*, *Bothriocephalus gowkongensis*, *Triaenophorus nodulosus*, *Christianella minimum*, *Proteocephalus percae*. Закрепляясь к очень небольшим участкам слизистого эпителия, они не вызывают значительного нарушения тканей воздействием своих прикрепительных аппаратов.

Наибольший патологический эффект в ряде случаев связан не со способом прикрепления, а с воздействием продуктов жизнедеятельности всего организма червей, приводящим к нарушениям части или всей слизистой оболочки кишечника. Особенно отчетливо это наблюдается при высокой степени инвазии. Так, слизистая оболочка практически всего кишечника карповых рыб под воздействием *Bothriocephalus gowkongensis* может полностью исчезать. В то же время сильная инвазия налимов *Eubothrium rugosum* приводит к катаральному воспалению слизистой, которое ограничивается только пилорическими придатками. И, наконец, даже при очень значительном заражении щук *Triaenophorus nodulosus* слизистая их кишечника не претерпевает видимых изменений.

На наш взгляд, этот ряд патологических изменений соответствует разному уровню взаимной адаптации между определенными видами червей и их хозяев. Таким образом, способ фиксации половозрелых червей может способствовать возникновению реактивных изменений в тканях. Однако этот процесс всегда носит локальный характер и не зависит от морфологической сложности сколекса. Основной патологический эффект связан со степенью взаимной адаптации в системе паразит-хозяин.

1. Д у б и н и н а М.Н. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей. - В кн.: Паразитологический сборник. Л., 1980, № 29, с. 65-83.
2. К у п е р м а н Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* - паразиты рыб. Л., 1973. 208 с.
3. Т и м о ф е е в а Е.Е. Патологоанатомические изменения кишечника человека, вызываемые карликовым цепнем. - Мед. паразитология и паразитар. болезни, 1969, т. 38, № 2, с. 167-169.
4. Ш у л ь ц Р.С., Г в о з д е в Е.В. Основы общей гельминтологии. М., 1972, т. 2. 515 с.
5. A r m e С. Tapeworm - host interactions. - In: Symbiosis. Cambridge, 1975, p. 505-532. (Symp. Soc. Exp. Biol.; N 29).
6. J o n e s A. The morphology of *Bothriocephalus scorpii* from littoral fishes in Britain. - J. Helminthol. 1975, vol. 49, N 4, p. 251-261.
7. J o y e u x C., B a e r J. Class des Cestodes. - In: Traite de Zoologie. Paris, 1961, vol. 4, p. 347-560
8. M a c k i e w i e z J., C o s g r o v e G., G u d e W. Relationship of pathology to scolex morphology among Cariophyllid cestodes. - Ztschr. Parasitenkund, 1972, vol. 39, N 3, p. 233-246.
9. R e e s G.A. A comparison of the structure of the scolex of *Bothriocephalus scorpii* and *Clestobothrium crassiceps* and the mode of attachment of the scolex to the intestine of the host. - Parasitology, 1958, vol. 48, N 3, p. 468-492.
10. S c h e u r i n g L. Studien an fischparasiten: 1. *Triaenophorus nodulosus* und die durch ihn hervorgerufenen pathologischen Veranclerungen. - Ztschr. Fischerei, 1923, N 22, S. 93-204.
11. S l a i s J. Functional morphology of cestode larvae. - Adv. Parasitol., 1973, vol. 11, p. 395-480.
12. V i c a r A.H. The ultrastructure of the parasite - host interface of three tetraphyllidean tapeworms of the elasmobranch *Raja naevus*. - Parasitology, 1972, vol. 65, N 1, p. 77-88.
13. W i l l i a m s H.H. Some observations on *Parabothrium gadipollachii* and *Abothrium gadi* (Cestoda: Pseudophyllidea) including an account of their mode of attachment and of variation in the two species. - Parasitology, 1960, vol. 50, N 3, 4, p. 303-322.
14. W i l l i a m s H.H. Observations on *Echeneibothrium maculatum* (Cestoda: Tetraphyllidea). - J. Mar. Biol., 1961, vol. 41, N 3, p. 631-652.

О ПОГЛОЩЕНИИ РЕАКТИВОВ ТЕЛАМИ
POLYRNEMUS PEDICULUS (L.), CLADOCERA
ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ КИСЛОРОДА МЕТОДОМ ВИНКЛЕРА

Количественные показатели дыхания гидробионтов зависят не только от условий содержания животных в эксперименте, но также от методов, применяемых для определения кислорода, находящегося в опытных респирометрах.

В настоящее время, несмотря на появление новых приборов и способов оценки дыхания гидробионтов, большинство исследователей по-прежнему для установления содержания кислорода, растворенного в воде, пользуются наиболее старым йодометрическим методом Винклера [3, 32, 34] в различных его модификациях. Метод прост, удобен в обращении, однако, имеет ряд особенностей, способных при их недоучете значительно исказить получаемые результаты.

Одна из наименее изученных особенностей данного метода заключается в способности животных адсорбировать на поверхности тела часть реактивов (в частности, йод) при фиксации кислорода в их присутствии.

Судя по литературным источникам, количество реактивов, адсорбируемых животными, установлено лишь для 2 видов пресноводных Cladocera [21] и нескольких видов морских ракообразных [26, 29]. У остальных гидробионтов, чье дыхание было исследовано путем фиксации кислорода по методу Винклера, способность к адсорбции применяемых реактивов осталась невыясненной, не установлены также факторы, влияющие на общую величину поглощения реактивов поверхностью тела подопытных животных.

Многочисленные работы, проведенные с использованием метода Винклера, сделали его в какой-то степени общепризнанным при определении дыхания гидробионтов. Создалось мнение, что способ и условия фиксации кислорода не имеют существенного значения, поскольку ошибка в определении кислорода даже при его фиксации в присутствии значительного количества животных „всегда менее 3%“ [31, с. 364; 26, с. 139; 28, с. 87]. Разнообразие методик постановки экспериментов, фиксации кислорода и получение при этом вполне сравнимых результатов по дыханию у разных систематических групп [10, 16, 33] породило у исследователей пренебрежительное отношение к описанию методических основ проведения опы-

тов, особенно в отношении способа фиксации кислорода. Появилась серия работ, где не указаны условия определения кислорода, либо их описание свелось к простому упоминанию, что авторы пользовались методом или микрометодом Винклера [1, 2, 5, 11, 13-20, 22-30, 35].

Цель данной работы состоит в том, чтобы привлечь внимание исследователей к столь малоизученной, но крайне важной особенности использования метода Винклера при определении дыхания гидробионтов, каковой является величина реактивов, адсорбируемая поверхностью тела животных и органическим веществом, выделенным ими в течение опыта. Поставить вопрос о необходимости выработки единых методических основ проведения экспериментов по дыханию, способных разрешить ряд существующих спорных проблем, и получить действительно сравнимые данные по энергетическому обмену водных животных.

Для определения степени поглощения реактивов, применяемых в методе Винклера, непосредственно телами подопытных животных при условии фиксации кислорода в их присутствии была проведена серия лабораторных опытов с одним из пресноводных *Cladocera - Polyphemus pediculus (L.)* при одной и той же комнатной температуре 20-23 °C. Исходя из цели для экспериментов была подобрана соответствующая специальная методика, исключая из опытов такие побочные факторы, как случайное дыхание подопытных рачков в респирометрах и адсорбция реактивов органическим веществом воды. Исследования проводили только в свежей, полученной перед опытами дистиллированной воде, а реактивы вводили в респирометры почти одновременно с внесением в них рачков. Работа требует быстроты на всех ее этапах (отбора, отлова, переноса животных и фиксации кислорода), поэтому ее проводили одновременно два исполнителя.

Рачков, отловленных из водоема непосредственно перед опытом, просматривали под биноклем, отбирая необходимое количество особей одного типа, размера, содержания и стадии развития половых продуктов. Отобранных животных помещали в бюксы объемом 10 см³, заполненные водой из водоема, профильтрованной через газ № 68, где они находились в течение 30-40 мин и полностью освобождали кишечники от пищи [9]. Заранее оттарированные с точностью до 0.0001 конические респирометры с притертыми пробками объемом 20-22 см³ заполняли свежей дистиллированной водой. Заполнение производили с помощью шланга с таким расчетом, чтобы через опытную склянку прошло не менее 3 объемов воды. Для уменьшения попадания органического вещества в опытные респирометры рачков из бюкса с естественной водой перед помещением в опытные респирометры с дистиллированной последовательно переносили в три таких же бюкса, но заполненные дистиллированной водой. Для быстрого отлова животных из бюксов использовали имеющийся у *P. pediculus* ярко выраженный положительный фототаксис. Большую часть бюкса затемняли. Рачки скапливались в одном месте у ярко освещенной стенки. Это позволяло за 1-2 приема (с интервалом не более 1-2 с) перенести всю массу особей в другой сосуд.

Из последнего бюкса с дистиллированной водой полифемов таким же образом переносили в один из подготовленных респирометров. Вслед за внесением рачков тотчас же (через 1–2 с) производили фиксацию кислорода стандартными реактивами: 32% $MnCl_2$ и 10% KJ + 32% $NaOH$ [32]. Респирометр плотно закрывали притертой пробкой, несколько раз перевертывали и ставили в темное место (ящик стола) на 2 ч. Вслед за этим по такой же методике фиксировали кислород во втором респирометре, лишенном полифемов. Он служил контролем. Таким образом, каждый опытный респирометр имел свой собственный контроль. Всего для каждого типа особей исследовалось от 5 до 30 пар (контроль–опыт) таких склянок (табл. 1, 2).

Осадок, осевший в респирометре за 2 ч, растворяли соответствующим количеством раствора H_2SO_4 1 : 1 [32]. После этого респирометр вновь плотно закрывали притертой пробкой, несколько раз перевертывали и на 30 мин оставляли на столе до начала титрования. Методики постановки эксперимента и фиксации кислорода были строго постоянными для каждого респирометра, с тем чтобы неизбежно возникающие второстепенные погрешности были везде одинаковыми.

Титрование производили в конических колбах раствором гипосульфита натрия ($Na_2S_2O_3$) нормальностью около 0.01 из микробюретки объемом 2 см³. В каждую колбу приливали по 0.3 мл 0.2%-ного раствора рисового крахмала.

Величины гипосульфита, пошедшие на титрование, были переведены соответственно инструкции в эквивалентные количества (мг) кислорода, находящиеся в 20 см³ [3, 32]. Данные по содержанию кислорода в респирометрах без животных (x_1) – контрольных и с животными (x_2) – опытных, подвергнутые соответствующей статистической обработке, представлены в табл. 2. О достоверности их различий судили по величине критерия Стьюдента ($t < 0.01$).

Поскольку фиксацию кислорода в респирометрах производили одновременно с помещением в них животных, можно предположить, что в общем изменении содержания кислорода в опытной склянке дыхание рачков если и было, то составляло такую ничтожную долю, которой вполне можно пренебречь. В таком случае снижение количества кислорода в опытных респирометрах по сравнению с контрольными при фиксации кислорода вместе с рачками мы относим только за счет адсорбции реактивов телами подопытных животных. Дальнейшие математические расчеты с полученными данными произведены по схеме, частично повторяющей предыдущие исследования [21, 26, 29]. По разнице содержания кислорода в контрольной (x_1) и опытной (x_2) склянках каждой поставленной пары определена общая величина реактивов, адсорбированных рачками в опыте. Она выражена в соответствующих количествах кислорода (мг), рассчитанных на всех животных ($x_1 - x_2$), на 1 рачка в респирометре $\left(\frac{x_1 - x_2}{n}\right)$ и на 1 мг массы особей в опыте $\left(\frac{x_1 - x_2}{W \cdot n}\right)$, где W – сырая масса рачков; n – число рачков в опытах. Полученные данные, подвергнутые соответствующей статистической обработке, пред-

ции реактивов в опытных склянках по сравнению с ее содержанием в контрольных $\left(\frac{x_1 - x_2}{x_1} \times 100\right)$ (табл. 3).

Длину тела полифемов измеряли как обычно, по прямой от наружной окружности головы (от „макушки“) до конца брюшка, в месте отхождения от него хвостового придатка, с помощью линейного окулярмикрометра микроскопа „Биолам“ при увеличении 7 x 9 (табл. 1). При таком измерении устанавливается только длина тела рачка, которая остается постоянной на протяжении определенного периода жизни особей. Измерение длины тела полифема от „переднего края глаза до заднего края выводковой сумки“ [4, с. 73] не может считаться правильным, поскольку размеры закрытой выводковой камеры полифемов, особенно у партеногенетических самок, резко меняются не только на протяжении жизни особи, но даже в течение одного дня и зависят от количества и степени развития эмбрионов, находящихся внутри нее [6].

Сырую массу тела отдельных особей полифема, используемых в опытах, определяли по соответствующим степенным уравнениям, рассчитанным на основании имеющихся взвешиваний рачков Рыбинского водохранилища [8]: новорожденных – по уравнению $W = 0.1969 \times l^{1.9180}$, партеногенетических самок с развивающимися зародышами – $W = 0.4460 \times l^{1.9928}$, со зрелыми эмбрионами – $W = 0.6055 \times l^{2.0585}$, гамогенетических самок с латентными яйцами в яичниках – $W = 0.3010 \times l^{1.8144}$, с яйцами в выводковой камере – $W = 0.4831 \times l^{2.1395}$ (табл. 1).

В наших экспериментах наименьший размер имели новорожденные рачки. Они на 82.4 и 88% были короче гамогенетических и партеногенетических самок соответственно.

Взрослых самок для опытов подбирали по возможности приблизительно одинаковой длины, с тем чтобы можно было выявить другие факторы, влияющие на величину адсорбируемых подопытными животными реактивов.

Партеногенетические самки в среднем на 3% были длиннее гамогенетических (табл. 1). Максимальную длину в наших опытах имели партеногенетические самки со зрелыми эмбрионами (с черными глазами) в выводковой камере. Они по длине на 12.7% превосходили самок с незрелыми развивающимися зародышами в камере. Максимальное различие в длине наблюдалось у гамогенетических самок с латентными яйцами в яичниках. Оно достигло 17.8% между опытами с 30 и 100 рачками. Различие между размерами самок в остальных экспериментах составляло 2.1–6.3%. Эта величина незначительна и вряд ли может заметно изменить адсорбцию реактивов особями в опытах.

Соответственно размерам тела менялась и масса рачков (табл. 1). Минимальную массу имели новорожденные особи. Они были в 7.14 раза легче средней массы самок. Среди взрослых рачков выделялись лишь партеногенетические самки со зрелыми эмбрионами в вы-

Т а б л и ц а 1
 Размерно-массовая характеристика особей *Polyrhemus pediculus*

Особи	Количество рачков в опыте, экз.	Длина тела, мм			Сырая масса, мг		
		n	\bar{x}	m \bar{x}	1 особи		в опыте
					\bar{x}	m \bar{x}	
Новорожденные	100	20	0.3780	0.0052	0.0305	0.0008	3.050
Самки партеногенетические с зародышами:							
	развивающимися	30	0.6849	0.0064	0.2098	0.0039	6.294
	зрелыми	100	0.6512	0.0043	0.1897	0.0025	18.970
		30	0.7299	0.0062	0.3167	0.0055	9.501
	60	0.7758	0.0125	0.3591	0.0119	21.546	
Самки гамогенетические с яйцами:							
	в яичниках	30	0.6435	0.0037	0.1353	0.0014	4.059
		60	0.7128	0.0055	0.1629	0.0023	9.774
	100	0.7578	0.0037	0.1820	0.0016	18.200	
в выводковой камере							
		30	0.6600	0.0064	0.1986	0.0041	5.958
	60	0.6738	0.0037	0.2076	0.0024	12.456	

водковой камере. Масса их тела в 1.7 раза превосходила массу самок с незрелыми развивающимися зародышами в выводковой камере и в 1.7–2.1 раза массу гамогенетических самок. Масса тела остальных особей в опытах колебалась незначительно. Максимальные различия в массе наблюдались у гамогенетических самок с латентными яйцами в яичниках и достигали 34.5% между опытами с 30 и 100 особями. Различия в массе самок в остальных экспериментах составляли 4.5–13.4%.

Проведенные исследования показали, что количество адсорбируемых поверхностью тела *P. pediculus* реактивов в опытах крайне вариабельно. Оно меняется от многих причин и прежде всего от размера исследуемых особей. Минимальная адсорбция наблюдалась при фиксации кислорода вместе с новорожденными рачками (табл. 2, 3). В однотипных опытах новорожденные полифемы поглощают реактивов в 13.6–14.7 раз меньше, чем взрослые самки. Эта величина крайне ничтожна и ею, судя по критерию Стьюдента, вполне можно пренебречь даже при наличии в опытах 100 рачков (табл. 2).

Взрослые самки относительно равных размеров и степени развития половых продуктов в условиях однотипных опытов адсорбируют одинаковое количество реактивов (табл. 2, 3).

Величина адсорбции зависит также от типа самок и стадии развития у них половых продуктов, т. е. от особенностей их морфологического строения и площади тела (табл. 3). Адсорбция у партеногенетических самок в 1.5 раза больше, чем у гамогенетических. При равной длине партеногенетические самки, вынашивающие эмбрионов в закрытой выводковой камере, имеют большой объем, а следовательно, и большую площадь тела, которая у одной и той же самки быстро возрастает по мере развития эмбрионов и увеличения выводковой камеры и резко уменьшается после отрождения молоди и сжатия выводковой камеры [6]. В соответствии с этим в 2.1 раза меняется количество реактивов, адсорбируемых поверхностью тела одной и той же особи. Максимальное количество реактивов поглощают самки со зрелыми, готовыми к отрождению зародышами (с черными глазами) в выводковой камере (табл. 3).

Перетекание латентных яиц из яичников в выводковую камеру гамогенетических самок, по-видимому, значительно не меняет площадь их тела. В силу этого гамогенетические самки при любой степени развития и места нахождения у них яиц поглощают в равных опытах приблизительно одинаковое количество реактивов (табл. 3).

Таким образом, степень развития половых продуктов влияет на величину адсорбции реактивов лишь у партеногенетических самок.

Количество поглощаемых реактивов резко меняется в зависимости от численности подопытных животных. При одних и тех же температурных условиях, поле, типе, длине особей, количестве и стадии развития у них яиц величина адсорбции растет вместе с увеличением числа животных, находящихся в респирометре.

У партеногенетических самок с развивающимися зародышами в выводковой камере при увеличении числа подопытных животных в 3.3 раза адсорбция возрастает в 3.4 раза (табл. 3). У самок со

Т а б л и ц а 2

Общее содержание кислорода в респирометрах

Особи	Количество рачков в опыте, экз.	O ₂ , мг в 20 см ³										Критерий Стьюдента t 0.01
		Контроль					Опыт					
		n_1	\bar{x}_1	$m\bar{x}_1$	σ	CV, %	n_2	\bar{x}_2	$m\bar{x}_2$	σ	CV, %	
Новорожденные	100	16	0.1662	0.0004	0.0084	0.58	16	0.1647	0.0004	0.0014	0.85	2.94
Самки партогенетические:												
с развивающимися зародышами	30	17	0.1604	0.0036	0.0149	9.31	17	0.1535	0.0038	0.0155	10.08	1.31
	100	5	0.1421	0.0012	0.0027	1.90	5	0.1186	0.0016	0.0035	2.97	11.85
со зрелыми эмбрионами	30	28	0.1711	0.0017	0.0034	5.79	28	0.1568	0.0022	0.0129	8.22	5.20
	60	14	0.1498	0.0011	0.0041	2.72	14	0.1210	0.0015	0.0056	4.65	15.48
Самки гамогенетические с яйцами:												
в яйчиках	30	13	0.1532	0.0023	0.0085	5.53	13	0.1471	0.0024	0.0088	6.00	1.81
	60	8	0.1645	0.0012	0.0034	2.10	8	0.1506	0.0016	0.0043	2.85	6.76
	100	5	0.1497	0.0012	0.0027	1.82	5	0.1279	0.0013	0.0029	2.29	12.21
в выводковой камере	30	19	0.1603	0.0022	0.0097	6.03	19	0.1534	0.0021	0.0092	6.01	2.24
	60	14	0.1537	0.0013	0.0049	3.19	14	0.1411	0.0015	0.0055	3.91	6.35

Т а б л и ц а 3

Количество реактивов, адсорбированное поверхностью тела *Polyrhemus pediculus* в опытах с дистиллированной водой

Особь	Количество рачков в опытах, экз.	Адсорбция реактивов в опыте, O_2 мг									
		%	на всю массу рачков				на 1 рачка		на 1 мг массы		
			\bar{x}	$m\bar{x}$	σ	$CV, \%$	$\bar{x} \cdot 10^{-3}$	$m\bar{x} \cdot 10^{-3}$	$\bar{x} \cdot 10^{-2}$	$m\bar{x} \cdot 10^{-2}$	
Новорожденные	100	1.28	0.0016	0.0003	0.0004	22.70	0.0160	0.0020	0.0624	0.0099	
Самки партеногенетические:	30	4.27	0.0069	0.0006	0.0024	35.50	0.2282	0.0197	0.1096	0.0029	
	100	16.54	0.0235	0.0008	0.0018	7.69	0.2350	0.0081	0.1239	0.0045	
со зрелыми эмбрионами	30	8.68	0.0143	0.0011	0.0035	34.30	0.4766	0.0144	0.1505	0.0036	
	60	19.20	0.0288	0.0008	0.0046	17.20	0.4794	0.0186	0.1337	0.0035	
Самки гамогенетические с яйцами в яичниках	30	4.02	0.0062	0.0004	0.0013	21.27	0.2051	0.0121	0.1527	0.0030	
	60	8.36	0.0137	0.0007	0.0044	18.94	0.2283	0.0122	0.1402	0.0045	
	100	14.56	0.0218	0.0015	0.0041	17.15	0.2180	0.0154	0.1197	0.0083	
в выводковой камере	30	4.29	0.0069	0.0006	0.0025	36.40	0.2293	0.0191	0.1158	0.0031	
	60	8.15	0.0125	0.0008	0.0029	23.40	0.2078	0.0131	0.1004	0.0039	

зрелыми эмбрионами увеличение количества исследуемых особей в 2 раза изменяет величину адсорбции в 2 раза.

Ту же картину мы наблюдаем и в опытах с гамогенетическими самками. У особей с яйцами в яичниках при увеличении численности подопытных животных в 1.7 раза (с 60 до 100) адсорбция увеличивается в 1.6 раза. При увеличении рачков в опыте в 2 раза (с 30 до 60) адсорбция возрастает в 2.2 раза, а при изменении численности в 3.3 раза – в 3.5 раза (табл. 3).

У более взрослых гамогенетических самок с латентными яйцами, перетекшими в выводковую камеру, увеличение количества особей в опытах в 2 раза (с 30 до 60) влечет за собой возрастание адсорбции в 1.8 раза (табл. 3).

Таким образом, как у партеногенетических, так и у гамогенетических самок наблюдается прямая зависимость между числом подопытных животных и общей величиной реактивов, поглощаемых ими в опытах. Увеличение численности особей в эксперименте вызывает соответствующее и почти прямо пропорциональное увеличение количества адсорбируемых ими реактивов. Данная закономерность говорит о том, что в наших опытах с дистиллированной водой при фиксации и титровании кислорода в респирометрах совместно с рачками методом Винклера, модифицированным для малых объемов воды, изменение содержания кислорода в опытных сосудах происходило только за счет адсорбции реактивов телами подопытных животных. Это подтверждается и расчетом величины адсорбции на 1 рачка (табл. 3).

Количество реактивов, поглощаемых в опытах 1 особью, остается неизменным при любой численности самок определенного размера и типа (табл. 3). При таких расчетах резко подчеркивается зависимость количества адсорбируемых реактивов от размера, типа особей и степени развития у них яиц.

Наименьшую адсорбцию имеют новорожденные рачки, как особи с минимальным размером (табл. 3).

Партеногенетическая самка адсорбирует поверхностью тела в среднем в 1.6 раза больше, чем 1 гамогенетическая особь (табл. 3). Адсорбция реактивов у одной и той же партеногенетической самки колеблется в 2.1 раза по мере увеличения или уменьшения размеров выводковой камеры. Максимальная величина адсорбции наблюдается у самки со зрелыми, готовыми к отрождению зародышами (табл. 3).

Развитие эмбрионов, а следовательно, изменение размеров закрытой выводковой камеры у партеногенетической самки полифема с момента дробления яиц до выхода молоди в водную среду при оптимальных условиях (18–21 °С) происходит за 1–2 дня [6, 7]. В течение этого срока у одной и той же самки при одной и той же длине тела резко меняется размер выводковой камеры, а вместе с ним ее способность к адсорбированию реактивов в опытах. Самка за жизненный цикл дает от 4 до 8 пометов [7]. В соответствии с этим меняются и величины адсорбируемых ею реактивов. Адсорбция у одной партеногенетической самки с зародышами на ранних

стадиях развития в выводковой камере лишь на 6.3% больше, чем у одной гамогенетической особи (табл. 3). Те же самые самки со зрелыми эмбрионами адсорбируют на поверхности тела реактивов в 2.2 раза больше, чем такие же гамогенетические самки.

Адсорбция реактивов одной гамогенетической особью остается практически неизменной при любых условиях опыта. Молодая гамогенетическая самка с относительно мягкими покровами и с развивающимися латентными яйцами в яичниках адсорбирует на поверхности тела такое же количество реактивов, как и старая особь с затвердевшими покровами и крупными твердыми яйцами в закрытой выводковой камере (табл. 3).

Общее количество реактивов, поглощаемых поверхностью тел подопытных животных одного вида, находящихся в равном объеме дистиллированной воды при равных времени экспозиции и температуре опыта, составляет 1.28-19.20% от содержания кислорода в контрольных респирометрах (табл. 3). Процентная величина варьирует в зависимости от тех же факторов, что и абсолютное количество адсорбируемых реактивов: от размера исследуемых особей, типа самок, числа и стадии развития эмбрионов, а наиболее сильно от плотности посадки рачков в опыте.

100 новорожденных рачков адсорбируют реактивов в 11.4-12.9 раз меньше, чем 100 партеногенетических или 100 гамогенетических самок (табл. 2 и 3).

Максимальный процент реактивов поглощают партеногенетические самки со зрелыми, готовыми к отрождению эмбрионами в выводковых камерах. В равных по численности опытах эти самки адсорбируют на поверхности тела реактивов в 2-2.4 раза больше, чем самки с развивающимися зародышами или любая гамогенетическая особь.

Увеличение численности самок в опыте всегда сопровождается соответствующим пропорциональным увеличением процента адсорбции реактивов, применяемых для фиксации, растворения осадка и титрования кислорода в респирометрах методом Винклера. Чем больше рачков находится в опытах, тем больше количество реактивов в абсолютном и, следовательно, процентном отношении оседает на поверхности тел исследуемых особей (табл. 2).

Судя по величине критерия Стьюдента, количество кислорода, находящееся в контрольных (x_1 , без рачков) и опытных (x_2 , с рачками) респирометрах, имеет достоверные различия в опытах с партеногенетическими самками, у которых в выводковой камере находятся зрелые эмбрионы, а также в экспериментах с любыми особями численностью более 30 экз. (60 и 100) (табл. 2). Пренебрегать величиной адсорбируемых реактивов можно лишь при наличии в респирометрах кроме новорожденных 30 гамогенетических самок или 30 партеногенетических самок с развивающимися зародышами в выводковой камере (табл. 2). Адсорбция реактивов телами этих особей незначительна и вряд ли спо-

собна оказать заметное влияние на изменение содержания кислорода в опытных респирометрах, а, следовательно, на конечные результаты расчета скорости потребления кислорода этими особями в опытах (табл. 3).

Во всех остальных случаях при изучении дыхания полифемов другого пола, типа, стадии развития эмбрионов и численности количество адсорбируемых реактивов таково (табл. 1), что необходимо производить фиксацию и титрование либо без животных, либо вносить в получаемые результаты по содержанию кислорода в опытном объеме воды поправки соответствующему размеру, типу и численности исследуемых особей. Использование данных титрования, произведенного непосредственно в присутствии животных, без поправки приводит порою к значительному занижению общего содержания кислорода в опытной склянке и, следовательно, к соответствующему завышению данных по скорости потребления кислорода подопытными животными (поскольку они представляют собой разность между содержанием кислорода в контрольных и опытных сосудах).

Кроме выше перечисленных расчетов нами была установлена также величина адсорбции на 1 мг массы рачков, находящихся в опыте (табл. 3). При данных расчетах менее резко выражена зависимость количества адсорбированных реактивов от морфологических особенностей строения отдельных особей, степени развития половых продуктов у самок и численности рачков в сосуде, т. е. от общей площади адсорбента.

Заметные различия наблюдаются лишь в опытах с новорожденными. Величина адсорбции у них на 1 мг массы в 2.04 раза меньше, чем у половозрелых особей (табл. 3).

Количество реактивов, адсорбируемых самками на 1 мг массы, возрастает на 27-28% при созревании половых продуктов, т.е. при увеличении площади тела и массы особи за счет разросшейся выводковой камеры (табл. 3).

Изменение численности самок, а следовательно, и общей массы рачков в опыте не всегда приводит к соответствующим изменениям в количестве адсорбируемых веществ. Четкой прямой зависимости между этими величинами нет. Так, при увеличении массы тела в 2.1-3 раза величина адсорбции у партеногенетических самок возрастает на 12.6-13.1%, а у гамогенетических самок снижается на 8.9-15.3%. Адсорбция гамогенетических самок возрастает на 10.4% лишь при увеличении их массы в 4.5 раза (табл. 3).

Таким образом, количество реактивов, поглощаемых непосредственно телами животных в дистиллированной воде, значительно колеблется даже в пределах одного вида. При равном объеме воды, экспозиции и температуре среды адсорбция меняется в зависимости от длины и массы тела, типа особей, числа эмбрионов, стадии их развития и численности подопытных рачков. В большинстве случаев она составляет величины, которыми пренебрегать нельзя. Использование непосредственно дан-

ных титрования, проведенных совместно с животными, для расчета величин дыхания приводит к значительному завышению уровня обмена подопытных особей. Исследование дыхания гидробионтов с помощью метода Винклера должно начинаться с определения способности предполагаемых объектов к адсорбции реактивов в тех условиях, в которых будет проходить эксперимент. В противном случае фиксация и титрование кислорода должны проходить без животных.

Величина адсорбции в большей степени зависит от площади адсорбента, чем от его массы [12]. Ее принято выражать величиной адсорбата, приходящейся на единицу удельной поверхности адсорбента, т.е. на площадь адсорбента, отнесенную к его массе, $\text{см}^2/\text{г}$. Однако эти расчеты для биологов представляют значительную трудность. Вычислить площадь адсорбента, куда входит не только площадь тела животного, но все его шетинки I, II, III порядка, не представляется возможным. Исходя из математических уравнений зависимости величины адсорбции от площади адсорбента [12] и учитывая, что величина адсорбции реактивов при изучении дыхания гидробионтов имеет прикладное значение, пригодное лишь для данного опыта и в данных условиях, более правильно ее рассчитывать как количество реактивов, адсорбированных либо всеми особями (O_2 контроль- O_2 опыт), либо одним животным в опыте, чем на единицу массы.

Поскольку количество реактивов, приходящееся на одну особь определенного размера, типа, с одинаковым количеством яиц и стадией развития половых продуктов, остается неизменным при любой плотности посадки рачков в респирометры, его можно использовать при экспериментах с данным видом гидробионтов как поправку к содержанию кислорода в опытных сосудах при его фиксации и титровании в присутствии животных. Однако надо помнить, что это лишь часть необходимой поправки. Данное количество реактивов поглощается только непосредственно телом исследуемой особи, без учета количества реактивов, адсорбируемых органическим веществом, выделенным в опытную воду рачками, за время проведения эксперимента.

Л и т е р а т у р а

1. А б о л м а с о в а Г.И. Скорость обмена у некоторых видов беспозвоночных из Средиземного моря. - В кн.: Биология моря. Киев, 1978, вып. 46, с. 25-29.
2. А л е к с е е в а К.Д., Н е р е ш и в а й л о В.Ф. Уровни стандартного обмена у некоторых морских животных. - В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в июле-августе 1971 г. Киев, 1973, с. 16-25.
3. А л е к и н О.А., С е м е ч о в А.Д., С к о п и н ц е в Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973. 266 с.
4. Б а л у ш к и н а Е.В., В и н б е р г Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных. -

- В кн.: Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979, с. 58-80.
5. Б р а й к о В.Д. Потребление кислорода популяций баянусов (*Balanus improvisus*) на протяжении жизненного цикла. - В кн.: Биология моря. Киев, 1976, вып. 37, с. 48-55.
 6. Б у т о р и н а Л.Г. Об органах размножения *Polyphe-mus pediculus* (L.). - В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с. 41-57.
 7. Б у т о р и н а Л.Г. Биология и жизненный цикл *Polyphe-mus pediculus* (L.). - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 155-179.
 8. Б у т о р и н а Л.Г. Весовая характеристика, особенности роста и определение продукции *Polyphe-mus pediculus* (L.) (*Cladocera*). - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с. 62-106.
 9. Б у т о р и н а Л.Г., С о р о к и н Ю.И. Некоторые особенности питания *Polyphe-mus pediculus* (L.). - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1970, № 7, с. 41-45.
 10. В и н б е р г Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных. - Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 1, с. 56-70.
 11. Г а л к о в с к а я Г.А., Е р е м о в а Н.Г., М о л о т - к о в Д.В., М о р о з о в А.М. Особенности метаболизма и роста дафний при колебании температуры в естественных условиях. - Экология, 1982, № 2, с. 55-60.
 12. Г е р а с и м о в Я.И., Д р е в и н г В.П., Е р е - м и н Е.М., К и с е л е в А.В., Л е б е д е в В.П., П а н ч е н к о в Г.М., Ш л ы г и н А.И. Курс физической химии. М., 1963. 624 с.
 13. И в а н о в а М.Б. Влияние температуры и активной реакции воды на дыхание и скорость фильтрации *Daphnia pulex*. - Гидробиол. журн., 1965, т. 1, № 5, с. 15-20.
 14. И в л е в В.С., С у ш е н я Л.М. Интенсивность водного и атмосферного дыхания некоторых морских ракообразных. - Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 9, с. 1345-1353.
 15. И в л е в а И.В. Скорость потребления кислорода шетинночелюстными (*Chaetognatha*) Атлантического океана. - В кн.: Биология моря. Киев, 1976, вып. 39, с. 3-11.
 16. И в л е в а И.В., А б о л м а с о в а Г.И., Р а к и ц - к а я Л.В. Скорость обмена у массовых видов зоопланктона из умеренных и тропических вод Атлантического океана. - В кн.: Экспедиционные исследования в южной Атлантике и Средиземном море. Киев, 1975, с. 192-208.
 17. И в л е в а И.В., Л и т о в ч е н к о Т.И. Скорость дыхания *Coelenterata* и *Stenophora* в зависимости от температуры среды обитания. - В кн.: Биология моря. Киев, 1978, вып. 46, с. 3-25.

18. К о л у п а е в Б.И. Показатели дыхания у экологически различных видов гаммарид. - Экология, 1982, № 3, с. 80-81.
19. К у з ь м и ч е в а В.И., К у к и н а И.В. Об интенсивности дыхания мизид при разной плотности их посадки в респирометры. - Океанология, 1974, т. 14, № 5, с. 898-902.
20. К у з ь м и ч е в а В.И., Ш а р ф Е.М. Обмен планктонных *Copepoda* при разных сроках экспозиции. - В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М., 1980, с. 199-206.
21. Л и п е р о в с к а я Е.С. Интенсивность дыхания *Claudocera*. - В кн.: Сборник студ. науч. работ МГУ им. М.В. Ломоносова. Зоология, ботаника, 1941, вып. 12, с. 39-50.
22. М а л о в и ц к а я Л.М. Интенсивность дыхания некоторых листоногих ракообразных. - В кн.: Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных. Минск, 1975, с. 184-187.
23. М у р а в с к а я З.А., П а в л о в а Е.В., Ш у л ь м а н Г.Е. О потреблении кислорода и экскреции азота у *Calanus helgolandicus* (Claus) и *Pontella mediterraneis* Claus. - Экология моря, 1980, вып. 2, с. 33-40.
24. М у с а е в а Э.И., В и т е к З. Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана. - В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М., 1975, с. 358-364.
25. О с т а п е н я А.П., П е ч е н ь Г.А., Б а б и ц к и й В.А., П а в л ю т и н А.П. Интенсивность обмена *Diaptomus graciloides* (Lill.) при низкой температуре. - Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 5, с. 121-124.
26. П а в л о в а Е.В. Уровень обмена некоторых копепод тропической Атлантики. - В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М., 1967, с. 138-152.
27. П а в л о в а Е.В. Дыхание планктонных животных Черного моря. - В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. М., 1968, с. 71-75.
28. П а в л о в а Е.В. Потребление кислорода некоторыми планктонными организмами Средиземного моря. - В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в мае-июне 1968 г. Киев, 1970, с. 86-100.
29. П а в л о в а Е.В. Потребление кислорода и подвижность в опытных условиях у некоторых животных тропического планктона. - В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев, 1974, с. 160-175.
30. П а в л о в а Е.В. Метаболизм средиземноморского зоопланктона. - В кн.: Биологическая структура и продуктивность сообществ Средиземного моря. Киев, 1975, с. 124-144.
31. П е т и п а Т.С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia claus* Qiesbr. и *Acartia latisetosa* Kritcz. - Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 3, с. 363-370.

- ское руководство по гидрохимии. М., 1980. 193 с.
33. Сущеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 195 с.
 34. Шарло Г. Методы аналитической химии. М., 1969, т. 2. 1204 с.
 35. Шущкина Э.А., Павлова Е.В. Скорость обмена и продуцирования зоопланктона в экваториальной части Тихого океана. - Океанология, 1973, т. 13, вып. 2, с. 339-345.

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ПЕРСУЛЬФАТНОГО ОКИСЛЕНИЯ
ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОБЩЕГО АЗОТА
В ПРИРОДНЫХ ВОДАХ

Персульфатный метод определения общего азота в природных водах основан на окислении содержащихся в воде азотных соединений кислородом, выделяющимся в процессе разложения персульфата. В щелочной среде окисление соединений азота идет до нитритов и нитратов, которые определяются с реактивом Грисса-Илюсвая после восстановления последних на колонке с омедненным кадмием. Впервые использование персульфатного окисления для определения общего азота в природных водах предложил Королев (цит. по: [4]). Наиболее полные исследования по изучению влияния различных условий на ход окисления проведены Найделом [5]. Однако он, как и другие авторы [4, 6], в своих изысканиях ориентировался на сравнительно низкое содержание в исследуемом материале как азота, так и органического вещества и, как справедливо было им отмечено, не дает универсального метода, готового для использования на всех типах вод.

В нашей практике применение варианта метода, предложенного Д'Илаем с соавторами [4] и очень близкого к методике, описанной Найделом [5], показало хорошие результаты для стандартных растворов аммонийных солей, аминокислот, а также проб атмосферных осадков. Однако образцы природных вод далеко не всегда давали полный выход. Экспериментируя с пробами натуральной нефилтрованной воды, различающимися не только по содержанию и соотношению форм азота, но и по количеству органического вещества и взвесей, мы пришли к выводу, что для вод, формирующихся в лесной зоне, концентрация персульфата должна быть значительно выше. При содержании органического вещества до 20-25 мг С/л для окисления 1 мл пробы необходимо примерно 45 мг $K_2S_2O_8$. При более высокой концентрации органического вещества, что нередко встречается в водах, формирующихся на лесных и болотных водосборах, количество персульфата необходимо увеличить до 90-100 мг на 1 мл пробы.

Помимо увеличения количества персульфата мы увеличили и концентрацию $NaOH$. Согласно исследованиям Солорзано и

разложении персульфата образуется серная кислота, и раствор, естественно, подкисляется, рН исходной смеси (окислительный реактив + проба) должна быть значительно выше этой критической величины. Указанные авторы рекомендуют проводить окисление природных вод при рН 12,6–13,2, хотя и отмечают, что в дистиллированной воде возможно окисление азотных соединений с неплохим выходом и при более низких значениях рН; в водах же с высокой концентрацией солей, в частности в морских, полного выхода при более низких значениях рН им получить не удалось.

Величина рН является очень важной, можно сказать критической, на нескольких этапах этого анализа: помимо процесса окисления при растворении образующихся в щелочной среде гидратов окислов металлов (2,6–3,4), восстановлении нитратов до нитритов на редуцирующей колонке (при использовании в качестве активатора хлористого аммония – 8,0–8,4, при работе с ЭДТА – 9,6), образовании окрашенного комплекса с реактивом Грисса-Илосвая (1,5–1,9).

Окисление проб персульфатом проводится при нагревании и повышенном давлении, (120 °С), для чего вместо автоклава, рекомендованного указанными выше авторами, мы использовали бытовую скороварку, в которую на специальной подставке одновременно помещали до 30 проб. Нитраты, образующиеся в процессе окисления, восстанавливали до нитритов с помощью Cu-Cd-колонки, подготовка которой и процедура восстановления соответствовали методике, описанной в руководстве Стрикленда и Парсонса [7].

Окислительный реактив готовили, растворяя 4,5 г $K_2S_2O_8$ и 2 г $NaOH$ в 200 мл безаммиачной воды. Персульфат калия, используемый для окисления, необходимо перекристаллизовать. Для этого 75 г $K_2S_2O_8$ растворяют в 500 мл безаммиачной воды, нагретой до температуры 60 °С. Если необходимо, раствор фильтруют, затем быстро охлаждают, помещая стакан с раствором в снег или ледяную воду. Кристаллы отсасывают на стеклянном фильтре, промывая ледяной безаммиачной водой, и сушат. Найдел [5] рекомендует сушить в эксикаторе над слоем $CaCl_2$. Мы сушили рассыпанный тонким слоем персульфат в термостате при < 50 °С [1] и затем уже помещали в эксикатор. При необходимости процедуру перекристаллизации повторяют.

Едкий натр для окислительного реактива можно приготовить заранее. Растворить 50 г $NaOH$ в 500 мл бидистиллята, прокипятить, после охлаждения довести до метки безаммиачной водой и хранить в полиэтиленовой бутылке. Для приготовления окислительной смеси к 4,5 г $K_2S_2O_8$ добавить 20 мл раствора $NaOH$ и довести до 200 мл безаммиачной водой.

Имеются сведения, что щелочной раствор персульфата в темной посуде стабилен в течение нескольких дней [6]. Мы этого

не проверяли, используя каждый день свежий реактив, приготовленный из навески $K_2S_2O_8$ и соответствующего объема заранее приготовленной щелочи.

Необходимо напомнить, что для приготовления растворов и проведения анализов можно использовать только свежeweымытую посуду, тщательно сполоснутую безаммиачной водой.

Ход анализа общего азота был следующим. В мерную колбочку на 25 мл вносили 5 мл пробы и 10 мл окислительного реактива (в зависимости от содержания органического вещества или предполагаемого наличия восстановителей объем пробы может быть уменьшен и доведен до 5 мл соответствующим количеством безаммиачной воды). Колбочки с пробой и окислительной смесью плотно закрывали пришлифованными стеклянными пробками, помещали в скороварку и при умеренном нагревании кипятили в течение 2 ч (воду в скороварку лучше наливать дистиллированную). После охлаждения скороварки пробы вынимали, в каждую колбочку вносили 4 мл 0.3 н раствора HCl и встряхивали до растворения гидратов, образовавшихся в щелочной среде. Затем содержимое колбочек количественно переносили, многократно споласкивая их дистиллированной водой, в мерные колбы на 100 мл, нейтрализовали 0.1 н раствором $NaOH$ до слабо-розовой окраски по фенолфталеину (рН 8.2) и доводили дистиллированной водой до метки. Добавляли 2 мл раствора NH_4Cl (350 г/л) или щелочного раствора ЭДТА (38 г/л). Если в качестве активатора используется ЭДТА, рекомендуется довести рН до 9.6 [2]. Обработанную таким образом пробу пропускали через колонку. Высота слоя кадмия в колонке была около 22 см, диаметр примерно 1 см. При таких размерах колонки скорость протекания раствора регулировалась в пределах 6-8 мл в минуту. Первые 40 мл пропущенного раствора отбрасывали, следующие порции по 15 мл использовали для определения нитритов. В одну из порций (пробу) вносили 0.75 мл реактива Грисса, в другую, используемую для сравнения, - 0.75 мл 12%-ного раствора CH_3COOH . Оптическую плотность измеряли через 50 мин на фотоэлектроколориметре ФЭК-56М с зеленым светофильтром ($\lambda = 540$ нм) в кювете длиной 2 см. Вычитали поправку на реактивы и по калибровочному графику, построенному по стандартному раствору $NaNO_2$, определяли концентрацию общего азота в пробе, учитывая разбавление и восстановительную способность колонки.

Для определения поправки на реактивы проводили всю процедуру анализа общего азота, используя вместо пробы 5 мл безазотной воды. Калибровку колонки осуществляли по стандартным растворам KNO_3 , обработанным таким же образом. Каждая серия проб сопровождалась тремя холостыми и тремя стандартами. Часть из них пропускалась в начале серии, другая в конце. При стабильности холостых и стандартов в течение всего дня работы и восстановительной способности колонок, соответствующей >80 %,

Определение общего азота в стандартных растворах
после персульфатного окисления

Соединение	Концентрация, мг N/л	Определено, мг N/л	Выход, %
Аммоний хлористый	1.00	1.00	100
Глицин	1.00	0.99	99
Аланин	1.00	0.99	99
Глутаминат натрия	1.87	1.90	102
Альбумин бычий	0.33	0.34	103
Пирамидон	1.38	1.37	99
Мочевина	1.00	0.99	99

колонку и саму процедуру восстановления можно считать пригодными для серийных анализов.

Так же как и некоторые предыдущие исследователи, мы столкнулись с проблемой снижения редуционной способности $Cu-Cd$ -колонки иногда после пропускания лишь нескольких окисленных проб. Солорзано и Шарп [6], предполагая, что это является результатом засорения колонок соединениями кремния, выделяющимися из боросиликатного стекла в очень щелочных условиях, предлагают устранить эти трудности заменой стеклянных реакционных склянок тефлоновыми. Мы не располагали такой возможностью и попробовали промывать колонки после каждой пропущенной пробы небольшим количеством (10 мл) разбавленной (0.05 M) H_2SO_4 и 20 мл разбавленного раствора NH_4Cl или ЭДТА (2 мл на 100 мл). Это обеспечило постоянство восстановительной способности в течение длительного времени.

Растворы азотных соединений известной концентрации, обработанные таким образом, дали выход, близкий к 100% (табл. 1).

Для оценки персульфатного метода провели также сопоставление его с вариантом метода Кьельдаля, хорошо проверенного и давно применяемого в лаборатории, в котором в качестве катализатора при сжигании используется металлический селен, а окончание - микродиффузионное [3]. Для сопоставления были взяты образцы природных вод с разным содержанием и составом органического вещества и разнообразным соотношением минеральных и органических форм азота. Результаты, полученные разными методами, оказались довольно близкими, различия не превышали ошибки каждого из методов в отдельности (табл. 2).

По литературным данным, персульфатный метод пригоден для определения азота лишь в водах, не содержащих взвешенных веществ. Однако применение изложенного выше варианта позволило получить хорошие результаты для проб с содержанием взвеси до 20 мг/л (табл. 3).

Определение общего азота персульфатным окислением (I) и с использованием сожжения по Кьельдалю (II) в воде с разным содержанием органических веществ

Место отбора проб	Дата	Цветность, градусы	Бихроматная окисляемость, мг О/л	N _{орг} , % от общего	N _{общ} , мг/л	
					I	II
Иваньковское водохранилище						
Городня	20 X 1980	100	40,3	43,6	1,48	1,56
Корчева	17 X 1980	95	45,1	48,3	1,45	1,47
Свердлово	18 X 1980	100	49,6	53,5	1,43	1,42
Шошинский плёс	18 X 1980	100	44,9	82,3	1,17	1,23
Угличское водохранилище						
Выше ГЭС	17 У 1979	77	42,2	42,8	1,59	1,52
	14 X 1980	102	50,8	56,8	1,43	1,48
Калязин	15 X 1980	102	40,9	53,6	1,31	1,38
Рыбинское водохранилище						
Коприно	14 X 1980	95	36,8	53,5	1,44	1,42
Реки:	19 X 1980	95	29,9	55,5	1,18	1,19
Волга	19 X 1980	102	-	64,4	1,17	1,18
Тверца	18 У 1980	310	77,9	65,4	1,90	1,85
Орша	13 У 1979	135	56,2	89,7	1,20	1,16
Жабня	24 У II 1980	180	53,7	72,1	1,80	1,76
Нерль	15 X 1980	68	43,7	52,7	1,08	1,12
Кашинка	15 X 1980	30	29,0	22,7	1,83	1,81
Лесной ручей	9 I X 1980	1000	-	-	2,14	1,98
Сточные воды	20 X 1980	-	56,5	0,0	17,8	17,4
Снег	19 XII 1979	-	5,71	26,0	1,0	0,80
	8 I 1980	-	2,85	11,9	0,42	0,36
Ошибка среднего, %					0-8	1-6,5

Сожжение суспензий ила, соответствующих концентрации взвешенных веществ (до 600-700 мг/л), также дало полный выход, т.е. содержание азота в илу, соответствующее количеству, определенному методом Кьельдаля (табл. 4).

Полученные данные дают основание считать, что предлагаемый вариант персульфатного метода может быть использован для определения общего азота в натуральной нефилътрированной воде, в том числе и с высоким содержанием взвесей и органических веществ гумусовой природы. Следует отметить, что этот метод, давая адекватные результаты, более прост и менее трудоемок, чем различные варианты метода Кьельдаля.

Т а б л и ц а 3

Результаты определения общего азота персульфатным окислением (I) и с использованием сожжения по Кьельдалю (II) в пробах воды с разным содержанием взвешенных веществ

Место отбора проб	Дата	Взвесь, мг/л	N _{общ} , мг/л	
			I	II
Р. Хотча	15 У 1979	10.6	1.92	1.91
Иваньковская ГЭС	17 X 1980	11.2	1.38	1.43
Корчева	26 УII 1980	11.3	1.58	1.57
Р. Нерль	14 У 1979	13.0	1.18	1.07
Р. Дубна	31 УII 1980	18.8	3.02	3.11
Шошинский плёс	30 УII 1980	19.0	1.51	1.41
Шошинский плёс	27 УII 1980	19.5	1.54	1.48
Р. Кашинка	13 У 1979	21.0	1.39	1.26

Т а б л и ц а 4

Определение общего азота в илах

Место взятия проб	Слой ила, см	Персульфатное окисление		
		число определений	навеска ила, мг	N, % сухой массы
Иваньковское водохранилище, Шошинский плёс	0-1	11	1.3-2.9	0.25±0.01
Угличское водохранилище, верхний бьеф ГЭС	0-1	6	1.0-3.4	0.24±0.015
Рыбинское водохранилище, у с. Коприно	1-5	8	0.5-3.9	0.33±0.01

Т а б л и ц а 4 (продолжение)

Место взятия проб	Слой ила, см	Сожжение по Кьельдалю		
		число определений	навеска ила, мг	N, % сухой массы
Иваньковское водохранилище, Шошинский плёс	0-1	3	10.5-15.3	0.23±0.01
Угличское водохранилище, верхний бьеф ГЭС	0-1	3	10.0-11.5	0.25±0.01
Рыбинское водохранилище, у с. Коприно	1-5	2	10.2-11.2	0.33±0.01

Л и т е р а т у р а

1. К а р я к и н Ю.В., А н г е л о в И.И. Чистые химические вещества. М., 1974. 134 с.
2. О р а д о в с к и й С.Г. Руководство по методам химического анализа морских вод. Л., 1977. 208 с.
3. Т р и ф о н о в а Н.А., К а л и н и н а Л.А. Об определении общего азота в воде. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973, № 17, с. 64-66.
4. D'Elia C.F., Stendler P.A., Corwin N. Determination of total nitrogen in aqueous samples using persulphate digestion. - Limnol., Oceanogr., 1977, vol. 22, N 4, p. 760-764.
5. Nydal F. On the peroxodisulphate oxidation of total nitrogen in waters to nitrate. - Water Res., 1978, vol. 12, N 12, p. 1123-1131.
6. Solorzano L., Sharp J.H. Determination of total dissolved nitrogen in natural waters. - Limnol., Oceanogr., 1980, vol. 25, N 4, p. 751-754.
7. Strickland J.D.H., Parsons T.R. A practical handbook of seawater analysis. - Bull. Fish. Res. Board Canada, 1968, N 167, p. 71-76.

	Стр.
Кузнецов С.И., Романенко В.И., Романенко В.А., Карпова Н.С., Кузнецова Н.С. Микробиологические процессы и гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1980 г.	3-15
Елизарова В.А. Интенсивность роста и продукция массовых планктонных синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище	16-23
Минеева Н.М. Первичная продукция фитопланктона озер Северо-Двинской водной системы	24-35
Корнеева Л.Г., Минеева Н.М. Состав и продуктивность фитопланктона в водоемах с высокой мутностью ...	36-41
Корнеева Л.Г. Фитопланктон Сиверского озера	42-64
Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972-1976 гг.)...	65-89
Минеева Н.М., Пырина И.Л. Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища (1977-1979 гг.)	90-104
Кузьмичев А.И. К флоре и растительности озер и болот Северо-Двинской водной системы	105-112
Лапиров А.Г. Онтоморфогенез рдеста гребенчатого (<i>Potamogeton pectinatus</i> L.) на Угличском водохранилище	113-121
Величко-Горобий А.Н. Годовая динамика биомассы летнего зоопланктона Ивановского водохранилища и прогноз ее колебаний	122-136
Поддубная Т.Л. Фауна дна и зарослей оз. Неро	137-153
Житенева Т.С., Краснопер Е.В., Сеитова А.И. Исследование внутривидовой структуры леща <i>Abramis brama</i> (L.) методом многомерного статистического анализа ...	154-172
Житенева Т.С., Сеитов В.П. К методике установления этапов развития в позднем онтогенезе леща <i>Abramis brama</i> (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища	173-184
Жарикова Т.И. Влияние скорости течения на численность и локализацию паразитов рода <i>Dactylogyrus</i> Dies., 1850 (<i>Monogenea</i>)	185-194
Лапкина Л.Н. Биолого-экологические особенности рыбных пиявок <i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein) и <i>Piscicola geometra</i> (L.)	195-207
Поддубная Л.Г., Давыдов В.Г., Куперман Б.И. Морфофункциональное изучение некоторых представителей цестод отряда <i>Caryophyllidea</i> (Cestoda)....	208-217

Д а в ы д о в В.Г. Сравнительное изучение реакции тканей кишечника рыб при разных способах прикрепления ленточных червей	218-227
Б у т о р и н а Л.Г. О поглощении реактивов телами <i>Polyphe- mus pediculus</i> (L.), <i>Cladocera</i> при определении кислорода методом Винклера	228-241
Т р и ф о н о в а Н.А., К а л и н и н а Л.А. Об использо- вании персульфатного окисления для определения общего азота в природных водах	243-249

УДК 579.809.56:541.132

Микробиологические процессы и гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1980 г. Кузнецов С.И., Романенко В.И., Романенко В.А., Карпова Н.С., Кузнецова Н.С. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 3-15.

С мая по ноябрь через каждые 15 дней на 6 станциях основной акватории производились анализы численности микроорганизмов и интенсивности процессов продукции и деструкции органического вещества. Библиогр. 5 назв. Ил. 2. Табл. 10.

УДК 574.583 (285.2) : 581

Интенсивность роста и продукция массовых планктонных синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище. Елизарова В.А. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 16-23.

В условиях, максимально приближенных к природным, получены данные о скорости роста и эффективной продукции массовых синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище. Библиогр. 10 назв. Табл. 2.

УДК 574.55 + 574.583 (28) : 581

Первичная продукция фитопланктона озер Северо-Двинской водной системы. Минева Н.М. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 24-35.

Рассматривается содержание фотосинтетических пигментов, величины первичной продукции, ассимиляционные числа и эффективность утилизации солнечной энергии фитопланктоном 6 озер Северо-Двинской водной системы по данным наблюдений 1976-1977 гг. Библиогр. 20 назв. Ил. 5. Табл. 5.

УДК 574.55 + 574.583 (28) : 581

Состав и продуктивность фитопланктона в водоемах с высокой мутностью. Корнева Л.Г., Минева Н.М. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 37-42.

Приводятся данные о составе и продуктивности фитопланктона Вытегорского и Новинкинского водохранилищ и р. Ковжи - водоемов с низкой прозрачностью воды, обусловленной повышенным содержанием минеральных взвесей. Библиогр. 15 назв. Табл. 3.

УДК 574.583 (28) : 581

Фитопланктон Сиверского озера. Корнева Л.Г. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 43-65.

Впервые представлены сведения о видовом составе, сезонной динамике, сезонных и суточных особенностях вертикального распределения фитопланктона Сиверского озера, входящего в состав Северо-Двинской водной системы. Отмечено высокое видовое богатство фитопланктона. Библиогр. 22 назв. Ил. 6. Табл. 1.

УДК 574.583 (285.2) : 581

Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972-1976 гг.).

Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 66-90.

Рассматриваются данные по содержанию хлорофилла „а“, „в“, „с“, общих растительных каротиноидов и феопигментов в фитопланктоне Рыбинского водохранилища за 5-летний период (1972-1976 гг.). Анализируются особенности сезонной динамики и соотношения пигментов в разные годы в связи с ветровым, термическим и радиационным режимом. Средние за безледный период концентрации хлорофилла „а“ (6,9-10,6 мкг/л) характеризуют Рыбинское водохранилище как типично мезотрофный водоем. Библиогр. 41 назв. Ил. 7. Табл. 5.

УДК 574.583 (28) : 581

Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища (1977-1979 гг.) М и н е е в а Н.М., Пырина И.Л. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 91-105.

Приводятся данные о составе и содержании пигментов фитопланктона Волжского и Главного плесов водохранилища, продолжающие ряд многолетних наблюдений. Рассматривается сезонная динамика хлорофилла. Библиогр. 26 назв. Ил. 4. Табл. 3.

УДК 581.9/204

К флоре и растительности озер и болот Северо-Двинской водной системы. Кузьмичев А.И. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 106-113.

Анализируется прибрежно-водная флора озер Северо-Двинской системы на юге Вологодской области и прилегающих к ним болот. Настоящая водная растительность представлена 35 видами, водно-болотная 40. Из состава луговой флоры соответственно отмечено 22 и 23 вида. В ареалогическом отношении преобладает группа широкоареальных видов - евразийских, голарктических и пюврирегиональных 96. Видов с европейским ареалом 24. Флора озер, особенно небольших по площади, находится под интенсивным влиянием хозяйственной деятельности. Библиогр. 9 назв.

УДК 581.44:581.522 + 582.532

Онтоморфогенез рдеста гребенчатого (Potamogeton pectinatus L.) на Угличском водохранилище. Лапиров А.Г. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 114-122.

Прослежен частный онтогенез *Potamogeton pectinatus* L. Выделены возрастные состояния и фазы морфогенеза, приведены их морфологические характеристики. Сделан вывод, что рдест гребенчатый имеет наиболее совершенный тип вегетативного размножения - юношескую партикуляцию. Библиогр. 12 назв. Ил. 6.

Годовая динамика биомассы летнего зоопланктона Иваньковского водохранилища и прогноз ее колебаний. В е л и ч к о - Г о р о б и й А.Н. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с.123-137.

Сопоставление биомассы летнего зоопланктона Иваньковского водохранилища за многолетний период с элементами гидрологического и гидробиологического режимов показало, что они функционально связаны. Приводятся уравнения множественной регрессии, позволяющие рассчитать биомассу зоопланктона по метеоусловиям сезона, а также уровень ее возможных колебаний при существующем режиме эксплуатации водохранилища. Библиогр. 38 назв. Ил. 3. Табл. 4.

УДК 595.142.3(285.2)

Фауна дна и зарослей озера Неро. П о д д у б н а я Т.Л. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 138-154.

Изучен видовой состав, распределение, сезонная динамика численности и биомассы макрозообентоса оз. Неро (Ярославская обл.). В открытой части озера найдено 34 вида донных гидробионтов: 17 видов хирономид, 6 олигохет, 5 пиявок, 4 моллюсков, 2 нематод. Фауна зарослей представлена личинками хирономид (35 видов), моллюсками (30 видов), в меньшей степени олигохетами (18 видов) и пиявками (10 видов). При современном состоянии оз. Неро по степени кормности можно отнести к выше средним, с летней минимальной биомассой - 4 г/м². Библиогр. 8 назв. Ил. 3.

УДК 597-13.08

Исследование внутривидовой структуры леща *Abramis brama* (L.) методом многомерного статистического анализа. Ж и т е н е в а Т.С., К р а с - н о п е р Е.В., С е и т о в а А.И. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с.155-173.

Для выявления этапов развития и переходов с этапа на этап в позднем онтогенезе леща от 1+ до 17+ на основании морфометрических признаков использован метод главных компонент. Изменения в значении главных компонент свидетельствуют об изменении соотносительного роста пластических признаков на отдельных этапах онтогенеза рыбы. Установлены границы этапов развития и переходов с этапа на этап. Описано строение леща на этапах J_1 (2-4-летки), J_2 (5-7-летки) и К (8-15-летки). Библиогр. 48 назв. Ил. 5. Табл. 3.

УДК 597-13.08

К методике установления этапов развития в позднем онтогенезе леща *Abramis brama* (L.) (Cyprinidae) Рыбинского водохранилища. Ж и т е н е - в а Т.С., С е и т о в В.П. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 173-184.

Данные по индексам пластических признаков 277 экз. леща длиной от 61 (1+) до 410 (17+) мм обработаны методом главных компонент (ГК). Установлены изменения в значении первой и второй ГК по мере роста и развития ры-

бы. Изменения отражают различный соотносительный рост пластических признаков в онтогенезе леща. Определены границы этапов развития по длине рыб и переходов с этапа на этап. В границах этапов развития J₁ (2-4-летки), J₂ (5-7-летки) и К (8-15-летки) описано строение леща. Библиогр. 26 назв. Ил. 1. Табл. 8.

УДК 591.69-7-512

Влияние скорости течения на численность и локализацию паразитов рода *Dactylogyrus* Dies., 1850 (Monogenea). Ж а р и к о в а Т.И. -
В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 185-194.

Приводятся сведения о численности и локализации дактилогирид карпа, карася и синца в зависимости от скорости течения. Показано, что паразиты карпа и карася, так же как и хозяева, приспособлены к существованию в отсутствии проточности. Для паразитов синца проточность - оптимальные условия для размножения и существования. Библиогр. 5 назв. Ил. 3. Табл. 2.
УДК 595.143(28) + 591.69-7-51(28)

Биолого-экологические особенности рыбьих пиявок *Caspiobdella fadejewi* (Erstein) и *Piscicola geometra* (L.). Л а п к и н а Л.Н. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 195-207.

В Рыбинском водохранилище репродукционный период пиявок *C. fadejewi* и *P. geometra* наступает в мае, когда температура воды достигает 6-8 °С. У *P. geometra* он длится 1-1.5 мес., а у *C. fadejewi* вплоть до середины осени, пока вода не охладится ниже 8 °С. Рыбьи пиявки полициклические, продолжительность цикла размножения и количество отложенных за этот период яиц зависят от массы червей. Относительная плодовитость у *C. fadejewi* выше по сравнению с *P. geometra*. Эмбриональный период у пиявок *C. fadejewi* продолжительнее, чем у *P. geometra* и составляет 510 градусо-дней. Библиогр. 14 назв. Ил. 2. Табл. 6.

УДК 576.895.121 + 591.69-7-51

Морфофункциональное изучение некоторых представителей цестод отряда *Caryophyllidea* (Cestoda). П о д д у б н а я Л.Г., Д а в ы д о в В.Г., К у п е р м а н Б.И. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 208-217.

Проведено сравнительное гистологическое, гистохимическое и ультраструктурное исследование покровов, паренхимы, половой системы, фронтальных желез и экскреторной системы у 3 видов цестод отряда *Caryophyllidea*. Показано, что основные черты организации этой группы червей характерны для представителей класса цестод. Библиогр. 16 назв. Ил. 2. Табл. 1

УДК 576.895.121 + 591.69-7-51

Сравнительное изучение реакции тканей кишечника рыб при разных способах прикрепления ленточных червей. Д а в ы д о в В.Г. - В кн.: Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 218-227.

Изучены особенности прикрепления к тканям кишечника рыб 16 видов ленточных червей, относящихся к 5 отрядам. Показано, что интенсивность ответной реакции дефинитивных хозяев на фиксацию цестод не имеет прямой

зависимости от морфологической сложности сколексов паразитов Наибольший патологический эффект связан с воздействием на ткани кишечника продуктов жизнедеятельности всего организма червей и определяется уровнем взаимной адаптации в системе паразит-хозяин Библиогр 14 назв. Ил 2. Табл 1

УДК 574 5 : 591.12 08

О поглощении реактивов телами *Polyphemus pediculus* (L.), *Cladocera* при определении кислорода методом Винклера Б у т о р и н а Л Г -
В кн.: Биология и экология водных организмов Л Наука, 1986, с.228-241.

Величина адсорбции реактивов Винклера поверхностью тела *Polyphemus pediculus* в дистиллированной воде зависит от длины, массы, пола, типа особей, числа и стадии развития яиц, а также от численности подопытных рачков. Количество реактивов, поглощаемое телом одной особи определенного типа, остается неизменным при любой плотности посадки животных в респирометры Эта величина может служить частью поправки к содержанию кислорода в опытных сосудах при его фиксации и титровании в присутствии рачков. Библиогр 35 назв Табл 3

УДК 556 114 08

Об использовании персульфатного окисления для определения общего азота в природных водах Т р и ф о н о в а Н А , К а л и н и н а Л.А. - В кн .
Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986, с. 242-248,

Сопоставляются два метода разрушения органического вещества для определения общего азота в природных водах Приводится модификация персульфатного метода, позволяющая проводить определение общего азота в водах с высоким содержанием растворенных органических веществ и взвеси Библиогр 7 назв Табл 4.