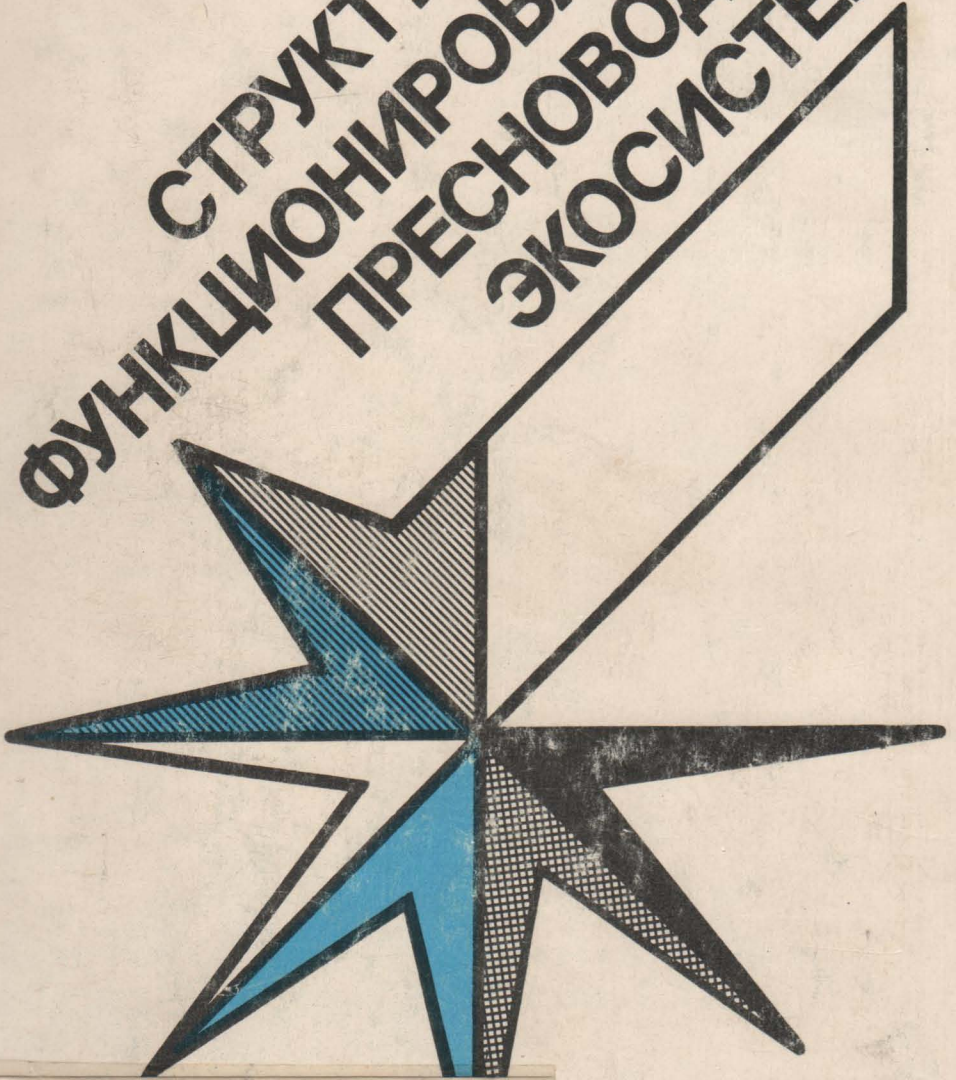


06
И-71

ISSN 0320-3557

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**СТРУКТУРА И
ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
ПРЕСНОВОДНЫХ
ЭКОСИСТЕМ**



STRUCTURE AND FUNCTIONING
OF FRESHWATER ECOSYSTEMS

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
Труды 55 (58)

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Ответственный редактор
А. В. МОНАКОВ

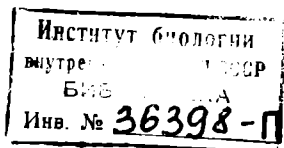


Ленинград
„НАУКА“
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

В сборнике рассматриваются особенности гидролого-гидрохимического и гидробиологического режимов водоемов разных типов. Обсуждаются результаты многолетних исследований микрофлоры, планктонных и донных сообществ, а также теоретические основы управления рыбопродуктивностью, вопросы влияния закисления среды на гидробионтов и биохимического полиморфизма рыб.

Сборник рассчитан на биологов широкого профиля, работающих в области биологии и экологии пресноводных сообществ.

Ответственный редактор А. В. МОНАКОВ
Рецензенты: В. М. ГОРЛЕНКО, В. Р. МИКРЯКОВ



С 2001050100-634-248-88 — //
042 (02) -88

© Издательство „Наука“, 1988 г.

РАЗВИТИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ СТРУКТУРЫ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В предвоенные и, особенно, в послевоенные годы в Советском Союзе началось интенсивное строительство гидроэлектростанций, в том числе на Средней и Нижней Волге. Оно сопровождалось созданием крупных водохранилищ — водоемов со специфичным гидролого-гидрохимическим и гидробиологическим режимами, требующими регулярных наблюдений за их становлением и жизнью. В связи с этим возникла насущная потребность в создании научных учреждений нового типа в непосредственной близости от объектов исследований. С этой целью в начале 1952 г. специальная комиссия Президиума АН СССР выехала в Ярославскую область, в местечко Борок, где в старых постройках усадьбы Н. А. Морозова размещалась небольшая биологическая станция, носящая имя этого замечательного человека. В то время при общем штате 30 единиц ее научный персонал состоял из 12 человек. Для работы на Рыбинском водохранилище площадью в 4,5 тыс. км² станция располагала единственным фанерным катером.

Комиссия приняла решение о создании на базе биологической станции крупного научного учреждения нового типа. Успех начинаемого дела был определен назначением директором биостанции и уполномоченным Президиума АН СССР по ее реорганизации дважды Героя Советского Союза Ивана Дмитриевича Папанина — человека удивительной энергии и феноменальных организаторских способностей. Начался новый период в жизни Борка. В результате интенсивного строительства, технического оснащения современным оборудованием и широкого привлечения специалистов высокой квалификации за 4 года на базе биостанции в 1956 г. был создан крупный институт Академии наук СССР, который в сентябре 1986 г. отметил свой 30-летний юбилей.

Сегодня на месте старой помещицкой усадьбы вырос благоустроенный научный городок. В неприкосновенности остался лишь ставший мемориальным домик, в котором жил и работал Н. А. Морозов — инициатор создания в Борке научного учреждения. Построены лабораторные корпуса, жилой поселок, средняя школа, гостиница, клуб-лекторий, больничный городок и детский комбинат, проведена асфальтированная дорога, связывающая Борок с железнодорожной станцией. Лаборатории института оснащены современным оборудованием и приборами;

олевые исследования обеспечиваются экспедиционными судами различного назначения, для стоянки которых построен порт, и специально оборудованным автотранспортом.

В непосредственной близости от института сооружена экспериментальная база, включающая свыше 70 прудов и бассейнов разных размеров, а также лабораторные и подсобные помещения, интенсивно используемые сотрудниками института и специалистами других учреждений Академии наук.

Генеральное направление научных исследований института — изучение структуры и функционирования пресноводных экологических систем. В рамках этого направления ведется разработка трех узловых проблем. 1. Закономерности биологического круговорота и биология пресноводных организмов. 2. Научные основы рационального использования и прогнозирования продуктивности водных экосистем. 3. Биологическая оценка качества воды.

В первые годы существования основное внимание институт уделял получению данных для характеристики жизни в водохранилищах, постепенно переходя к решению более сложных задач, связанных с выявлением своеобразия биологических процессов. Это требовало не только усиления работ по различным вопросам биологии, экологии и физиологии водных организмов, но и сравнения изучаемых биологических процессов, протекающих в водохранилищах, с таковыми в реках и озерах.

Успех научных исследований определяется технической оснащенностью учреждения и уровнем применяемых методов. Поэтому в институте постоянное внимание уделялось и уделяется разработке новых и совершенствованию существующих методов гидробиологических исследований, приборов и оборудования.

В результате изучения жизненных циклов массовых видов, их размножения, питания, экологии, физиологии, поведения и систематики было получено много новых данных о гидробионтах, относящихся к разным группам животных и растений, их биологических особенностях и механизмах адаптации к факторам среды. Одновременное изучение процессов продуцирования органического вещества и его деструкции позволило внести существенные изменения в сложившиеся представления о круговороте веществ и о трофических связях организмов в водоемах.

Основные результаты научных исследований института за 30-летний период опубликованы в 49 монографиях, 56 выпусках тематических сборников и в 76 номерах информационного бюллетеня. В конце статьи приводятся сведения об их числе за последнюю пятилетку. В последние годы в работах института особое внимание уделялось исследованиям, направленным на разработку научных основ охраны окружающей среды в районах ее интенсивного освоения и на реализацию Продовольственной программы. Ниже приводятся некоторые результаты работ, выполненных коллективом сотрудников Института в прошедшей пятилетке.

При изучении абиотических факторов круговорота веществ в водоемах замедленного водообмена выявлены особенности трансформации

вод в верхневолжских водохранилищах. В результате обобщения результатов многолетних исследований этих водоемов установлено, что их строительство на Верхней Волге привело к увеличению площади водного зеркала более чем в 40 раз и увеличению объема водной массы более чем в 80 раз. Это повлекло за собой перестройку всей экологической системы Верхней Волги.

По многолетним данным уточнены элементы водного баланса верхневолжских водохранилищ и выявлены две фазы водности этих водоемов за время их существования: многоводная (1948–1962 гг.) и маловодная (1963–1976 гг.). Начиная с 1977 г. снова наблюдается положительная аномалия водности в бассейне Верхней Волги.

Для Рыбинского водохранилища впервые установлены особенности горизонтальной циркуляции вод при неравномерном поле ветра. Основные структурные элементы крупномасштабной циркуляции представляют собой вихревые образования эллиптической формы с соотношением большой и малой осей как 3 : 1, которые ориентированы вдоль продольной оси водохранилища. Диапазон скоростей интегрального переноса в них составляет 0.1–6.3 см/с, а в зонах расхождения – 0.1–1.2 см/с.

Особенности циркуляции вод обуславливают неоднородности температурного поля. Впервые для водохранилищ получены данные, характеризующие микроструктуру поля температуры. Они показали, что мелкомасштабные неоднородности (от 4 до 120–160 м) в распределении температуры воды могут наблюдаться при достаточно широком диапазоне средних температур поверхностного слоя. Исследован и спектр колебаний термоклина.

Пополнены сведения о процессах осадконакопления в водохранилищах Средней Волги. Установлено, что в Горьковском водохранилище граница распространения вторичных отложений по руслу Волги переместилась на 100, на пойме – на 150 км к верховьям водоема. Средняя скорость осадконакопления составляет 2.4 мм/год. За 25-летнее существование водохранилища в его донных отложениях накопилось 1.2 млн. т $S_{орг}$ и 0.14 млн. т $S_{общ}$ при среднегодовой скорости их аккумуляции 31 г/м² и 3.5 г/м² соответственно.

Куйбышевское водохранилище по сравнению с первоначальным периодом его существования характеризуется пониженным темпом осадконакопления – 4.7 мм/год, но более высоким, чем водохранилища Верхней Волги.

На примере Рыбинского водохранилища показано, что типы донных отложений существенно различаются по содержанию органического вещества, суммы свободных сахаров, азота, фосфора, углеводородных соединений и их легкоусвояемых форм. Это важно для оценки трофической ценности донных отложений.

При изучении закономерностей круговорота биогенных элементов наиболее интересные результаты получены по фосфатазной активности. В водохранилищах Верхней Волги ферменты фосфатазной группы присутствуют и активны большую часть года. В русловых частях Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ константы

корости оборота фосфатов, участвующих в обмене, за единицу времени час) составляют 0.02—0.4, что на один-два порядка ниже их значений мелководных зонах водоемов, характеризующихся высокой интенсивностью продукционно-деструкционных процессов. В Горьковском водохранилище кинетика фосфатного обмена также отражает активность иологических процессов. Максимальные значения активности характерны для весны и лета — периода массового развития водорослей. Весной онстанты скорости оборота в час составляют 0.016—0.028, летом — изменяются от 0.0034 до 3.3. Широкий диапазон кинетических параметров свидетельствует о высокой способности экосистемы поддерживать авновесный фосфатный уровень, недостаток фосфора в воде компенсируется за счет энзимной регенерации фосфатов. Содержание этого элемента, по-видимому, не лимитирует развитие фитопланктона в исследованных водоемах.

Большая часть активности обусловлена щелочной фосфатазой и связана со взвесью, преимущественно с фитопланктоном, и значительно меньше с микрофлорой. Тем не менее четкая связь фосфатазной активности с биомассой фитопланктона и концентрацией фосфатов не выявляется. Фосфатазы природных вод представляют собой весьма изменчивую иохимически группу энзимов, способных подвергать гидролизу фосфорорганические соединения и обеспечивать регенерацию фосфатов о скоростью 0.5—5 мкг P/ (л · ч) .

Многолетние стандартные наблюдения за бактериопланктоном Рыбинского водохранилища показали, что средняя численность микроорганизмов с мая по октябрь колеблется по годам в пределах 1.5—млн. кл./мл. Заметные изменения численности бактерий наблюдаются примерно раз в 10 лет.

Интенсивность деструкции органического вещества в воде зависит т температуры. При ее низких значениях недоокисление органического ещества в водоемах умеренных широт составляет значительную велиину. С осенним похолоданием взвешенное органическое вещество отстует в донные отложения и разлагается с запозданием. Суммарная еструкция органических веществ в илах озер Северо-Двинской системы летний период колеблется в пределах 0.05—1.2 г C/ (м² · сут) ; в Рыинском водохранилище и оз. Плещеево — 0.1—0.7 г C/ (м² · сут) . то составляет 0.06—1.6 % от содержания органического углерода в поерхностном слое отложений.

В голомиктических эвтрофных и в близкил к ним мезотрофных одоемах с илами, богатыми легкоусвояемыми органическими соединениями, и с благоприятными кислородным и температурным режимами еструкция органического вещества ·максимальная. В поверхностном лое таких илов энергично развивается аэробная микрофлора, а глубее — многочисленные анаэробные бактерии. Таким образом, разрушение рганического вещества происходит как за счет аэробных, так и наэробных процессов.

В эвтрофных стратифицированных и в мезотрофных перемешиваемых водоемах суммарная деструкция органического вещества существенно меньше и составляет 0.25—0.4 г C/ (м² · сут) . В водоемах

подобного типа преобладают либо аэробные, либо анаэробные процессы.

Наиболее низка деструкция ($0.05-0.16 \text{ г С/ (м}^2 \cdot \text{сут)}$) в олиготрофных и, особенно, дистрофных озерах с малым содержанием органического вещества или с преобладанием в нем трудноусвояемых фракций. В таких водоемах слабо выражены аэробные и анаэробные процессы. Таким образом, интенсивность деструкционных процессов в донных отложениях определяется температурным и кислородным режимами, а также составом и количеством органического вещества.

Исследованы интенсивности редукции сульфатов и содержание сульфатовосстанавливающих бактерий в илах водоемов различных типов. Численность этих микроорганизмов в большинстве водоемов составляет $0.1-50$ тыс. кл./г сырого ила, достигая максимума (100 тыс.— 1 млн. кл.) в эвтрофных озерах. Интенсивность редукции сульфатов в сыром иле колеблется от 0.1 до 50 мкг S/(кг · сут). Наибольшие величины (до 200 мкг S) зарегистрированы в Рыбинском водохранилище и в оз. Сиверском, наименьшие — в оз. Байкал. В поверхностном слое иловых отложений большинства озер содержание сульфидов не превышает десятков миллиграммов, в некоторых озерах Латвии и Северо-Двинской системы — сотен миллиграммов на килограмм сырого ила в сутки.

Исследовано содержание метана в донных отложениях водоемов бассейна Волги. В озерах Северо-Двинской системы в поверхностном ($0-2$ см) слое ила содержание растворенного метана составляет $4.9-7.8$ мл/л, в слое $7-10$ см — $5.4-17$ мл/л. В Рыбинском водохранилище эти величины (в среднем по водоему) колеблются от 1 до 4.4 мл/л в поверхностных слоях, а в слое $7-10$ см они в $1.5-2$ раза выше. Наибольшие концентрации метана зарегистрированы в илах оз. Плещеево: весной, летом и осенью соответственно 3.5 , 20 и 34.6 мл/л.

Подробно изучена микрофлора поверхностной (толщиной в несколько миллиметров) пленки донных отложений, где активную роль играют гетеротрофные бактерии. Общая численность в ней микроорганизмов обычно в $1.5-2.5$ раза, а величина темновой ассимиляции углекислоты в $1.5-11$ раз выше, чем в слоях $2-3$ см от поверхности дна. Численность и активность микрофлоры поверхностной пленки нарастают по мере увеличения трофности водоемов. Наибольшая численность микроорганизмов наблюдается в середине и конце лета, а максимальная ее активность — в конце весны (май) и в конце лета (август).

В истекшей пятилетке велись работы по выяснению групп водных организмов, участвующих в процессах фиксации молекулярного азота. Важная роль в пополнении водоемов связанным азотом принадлежит синезеленым водорослям (гетероцистным цианобактериям) родов *Aphanizomenon* и *Gloeotrichia*. Поступление азота в мезотрофные и эвтрофные озера за счет азотфиксации оценивается в $0.04-1.04$ кг N/(км² · год), что составляет $0.5-50$ % от его общего прихода. Синезеленые водоросли в поверхностных слоях способны в течение вегетационного сезона обеспечивать свои потребности в азоте за счет его фиксации из воздуха. В кратковременные периоды максимальное количество фиксируемого азота может достигать $3-10$ % от его общего

удержания в водоеме. Это, по-видимому, отражает потенциальные возможности азотфиксаторов. В илах азотфиксация осуществляется асплянокислыми, сульфатвосстанавливающими, метан- и водородокисляющими бактериями и азотобактером. В иловых отложениях озер в год иксируется от 0.003 до 1.43 кг N/км², что в максимуме составляет 10–2 % от его общего поступления в грунты за этот период.

С помощью разработанного метода выделения факультативных лигокарбофильных бактерий эта группа микроорганизмов исследована в озерах разной трофности. Показано, что в различных водоемах постоянно доминируют бактерии рода *Pseudomonas*, составляющие 25 % от общей численности микробов. В мезотрофных озерах преобладают представители рода *Caulobacter*, численность которых может достигать млн. кл./мл. В олиготрофных озерах постоянно встречаются виды рода *thgobacter*, а также *Caulobacter*, не входящий, однако, в число доминирующих. Для дистрофных озер характерно присутствие *Flavobacterium* и *licrococcus*. Изучены эколого-физиологические свойства широко распространенных бактерий рода *Caulobacter* и выделены редкие виды, относящиеся к различным родам.

Исследовано распространение микроорганизмов, разлагающих целлюлозу. Они встречаются повсеместно в воде и донных отложениях различных водоемов. Наибольшая их численность зарегистрирована в заросших мелководьях Ивановского водохранилища в обрастаниях поверхности вегетативных органов макрофитов. Потенциальная способность микрофлоры к окислению клетчатки достигает нескольких миллиграммов кислорода на литр воды в сутки и нескольких десятков микрограммов углерода ассимилируемой бактериями углекислоты. Высокая численность бактерий, обладающих амилотическими свойствами, отмечена в микробиальных ценозах, на мацерированных стеблях макрофитов. При разложении клетчатки на среде с натуральной одой образуются жирные кислоты — муравьиная, уксусная, пропионовая, валериановая. При аэробном разложении при температуре 18–20 °C максимальное образование кислот, из которых 90 % приходится на уксусную, происходит на 13-е сутки; при анаэробных условиях этот процесс продолжается до 40 сут.

Исследована микрофлора водоемов бассейна Волги, включающая более 200 видов водных грибов, численность диаспор которых увеличивается по мере продвижения вниз по течению реки, но значительно выше она в прибрежных мелководных участках. Показана возможность использования микрофлоры при оценке качества воды. Впервые установлено существование сопутствующей неспецифичной микрофлоры пресноводных рыб, представленной 160 видами, относящимися к 57 родам. Среди них выявлены новые и редкие для СССР виды и описан новый для науки вид *Hormonema macrospora* L. Voronin. Исследована протеиназная активность 38 видов грибов.

Обобщены многолетние исследования фауны, биологии и систематики оротничковых жгутиконосцев отряда *Choanoflagellida*, динамика их численности и взаимоотношения с другими компонентами обрастаний, проживавшие основой первой монографической сводки по этой группе

перифитона Рыбинского водохранилища и озер Карелии. На искусственных субстратах в начальной стадии обрастания доминируют две группы — Choanoflagellida и Kinetoplastida. Характер изменения их численности служит показателем состояния качества воды.

Исследована фауна бесцветных жгутиконосцев очистных сооружений, насчитывающая свыше 90 видов из 7 отрядов. Преобладают представители кинетопластид, протомонадид и дипломонадид. Создан определитель этой группы простейших. Разработана методика культивирования 32 видов аэробных и 9 анаэробных жгутиконосцев. Изучены их отношения к факторам среды и механизмы питания.

Жизненный цикл жгутиконосцев из группы церкомонадид включает трофическую стадию (однойдерная двужгутиковая особь) и стадии размножения, плазмодия и цисты. Плазмодии образуются за счет многократного деления ядер и задержки цитотомии и характеризуются многоядерностью, многожгутиковостью и способностью к фрагментации.

Жизненный цикл *Thaumatomonas lauterborni* включает ряд последовательных стадий: 1 — однойдерная, двужгутиковая подвижная, чередующаяся с малоподвижной стадией питания, при которой организм теряет жгутики и переходит в амебоидное состояние; 2 — стадия слияния отдельных клеток; 3 — стадия мелкого плазмодия; 4 — стадия агрегации отдельных подвижных клеток и мелких плазмодиев; 5 — стадия крупного синцитиального плазмодия; 6 — стадия фрагментации плазмодия и образования однойдерных, двужгутиковых подвижных особей; 7 — стадия цисты. Электронно-микроскопическое исследование организмов с использованием данных по их биологии позволили упорядочить систематику отдельных групп простейших.

В исследованиях, посвященных взаимоотношениям в системе „водоросли—бактерии—простейшие“, выявлено, что простейшие и водоросли могут как ускорять, так и замедлять деструкцию органического вещества (ОВ) бактериями главным образом в зависимости от обеспеченности биогенами. Для интенсивной минерализации ОВ бактериями нужны биогены (обычно соли азота и фосфора). При благоприятных условиях их поступления бактерии быстро минерализуют ОВ без участия простейших. Последние в этих условиях могут лишь замедлять этот процесс, выедавая микрофлору. При недостатке биогенов деструкция ОВ одними бактериями идет медленно, так как их лизис, при котором высвобождаются биогены, — процесс относительно медленный. В присутствии простейших круговорот биогенов ускоряется, поскольку последние выделяются инфузориями быстрее, чем при лизисе бактерий. Выедавая живых и мертвых бактерий, простейшие способствуют быстрой регенерации биогенов из тел бактериальных клеток.

Водоросли в отличие от простейших ускоряют минерализацию ОВ при достаточном количестве биогенов, предоставляя бактериям кислород. На границе раздела „грунт—вода“ они способствуют также окислению метана. При этом слой фитобентоса может предотвратить проникновение в воду метана, выделяющегося со дна. При дефиците биогенов возникает конкуренция за них между водорослями и бактериями; в присутствии простейших создается круговорот биогенов, ускоряющий

процессы продукции и деструкции ОВ. Таким образом, простейшие юсобствуют устойчивому сосуществованию водорослей и бактерий при ычно наблюдаемом в природе дефиците биогенов.

Аналогичные данные получены по участию водорослей, бактерий простейших в процессе окисления водорода, выделяющегося из донных отложений.

Исследована внутривидовая изменчивость массового вида тубицид *Pothamoithrix hammoniensis* на примере 10 его популяций из различных водоемов СССР. Выявлены две экологические формы вида, четко зличающиеся морфологией и экологией. Установлена видовая и сезонная специфика пространственного распределения олигохет. Для *Isochaetides newaensis* и *Psammorychitides barbatus* характерна агрегированность, а распределение *Tubifex tubifex*, *Pothamoithrix hammoniensis* и *Limnodrius hoffmeisteri* близко к равномерному. В центре агрегаций, как правило, находятся половозрелые особи, на его периферии — молодь. Тубициды встречаются в толще иловых отложений до глубины 30 см, а их наибольшая плотность зарегистрирована в слоях 0—15 см. Основу биомассы донных сообществ Рыбинского водохранилища в многолетнем аспекте составляет *Isochaetides newaensis*.

На примере представителей 6 отрядов низших цестод выявлены основные закономерности становления и развития их покровных тканей, железистых аппаратов, протонефридиальной и нервной систем в онтогенезе. Характерная особенность поверхностных структур низших цестод — появление на них микроворсинок (на начальном этапе развития зоцеркоида) с последующей их заменой специализированными образованиями — микротрихиями — на конечном этапе. Подобная смена происходит в результате глубокой адаптации цестод к паразитированию в кишечнике позвоночных животных. Tegument ленточных червей помимо защитной и опорной функций осуществляет процессы осморегуляции экскреции. Сравнительное изучение мембранного пищеварения на поверхности тела цестод и кишечного эпителия их хозяев (рыб) показало сходство пищеварительно-абсорбционных характеристик.

Ультраструктура железистых аппаратов цестод и способ выведения экрета из организма меняется в процессе онтогенеза. Выделены две группы железистых образований: железы проникновения у корацидиев, зоцеркоидов и плероцеркоидов, проникающих в полость тела и в внутренние органы хозяина (их функция рассматривается как адаптация к паразитизму на уровне ценогенеза), и железы, характерные для цестод, обитающих в кишечнике хозяина во взрослой и плероцеркоидной стадиях. Этот тип обеспечивает защиту цестод от воздействия энзимов хозяина.

Впервые составлен каталог пресноводных турбеллярий СССР, в котором сведены данные о 258 видах, относящихся к 12 семействам из отрядов. В бассейне Волги зарегистрировано 88 видов.

Выполнены морфофункциональные исследования механизмов всасывательного питания основных представителей пресноводных бесзавоночных. Показано, что многочисленные способы „фильтрационного“ питания представляют собой два принципиально различных типа

концентрирования диспергированных частиц: фильтрацию через тонкоячеистые фильтры (ветвистоусые и листоногие ракообразные) и питание с использованием центробежных сил в скоростном потоке суспензии (простейшие, губки, коловратки, гастротрихи, веслоногие, моллюски, мшанки). На основе анализа склеритных структур челюстного аппарата коловраток выявлены основные направления его эволюции. Получены данные о частоте работы ресничных полей примитивных многоклеточных (9–11 Гц). В процессе эволюции частота ресничного биения повышается у коловраток, олигохет, мшанок.

Исследован термопреферендум у 10 видов ветвистоусых ракообразных. Обнаружено, что особи одного размера и сходного физиологического состояния предпочитают определенные значения модальных температур; видоспецифичных и стабильных в течение сезона. Выдвинута гипотеза о полимодальности энергетических состояний водных организмов, согласно которой на каждом уровне избираемой температуры скорость потребления животными кислорода определена и постоянна. На основе экспериментов с *Bosmina longirostris* разработана методика ее массового культивирования в качестве стартового живого корма для личинок рыб. Продуктивность массовой культуры босмин — $180 \text{ г}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$. Методика прошла промышленную проверку и намечена к внедрению в 12-й пятилетке.

Продолжались исследования систематики и биологии листоногих раков подотряда конхострака. Составлены (отсутствующие до сего времени) определительные таблицы семейства *Cyzicidae* и выполнена ревизия рода *Eocycticus*. Получены данные о репродуктивности 4 широко распространенных видов. В культурах их индивидуальная плодовитость варьирует от 400 яиц до 2000, в природных популяциях может достигать 3000. Получены данные о продолжительности эмбриогенеза в широком диапазоне температур (от 5 до 40 °C). С повышением температуры сроки развития яиц уменьшаются с 15 сут до 10 ч. Температурный оптимум лежит в градиенте 15–30 °C.

Исследованы основные каналы связи коммуникативной системы — зрительный, химический и вибротактильный, определяющие стайное поведение хищной клadoцеры *Polyphemus pediculus*. В дневное время доминирует зрительный, ночью — химический; лишь одновременное действие указанных каналов обеспечивает в природе создание организованной группы взаимосвязанных особей. Освещенность среды, продукты обмена ракообразных и вибрационного тока оказывают не менее существенное влияние на агрегированность и поведение ракообразных, чем температура, прозрачность.

Даны экологические характеристики 60 видов остракод водохранилищ Верхней Волги с указанием основных мест обитания ракообразных, их фенологии, распределения, цикличности и плотности популяций. Изучены число генераций и особенности размножения 40 видов остракод, что позволило выделить три экологические группировки, характеризующиеся цикличностью и периодами массового развития в водоемах. В природе и эксперименте получены данные по структуре популяций и продолжительности стадий развития 9 массовых видов ракообразных.

Завершена обобщающая работа по систематике и биологии ортокладин рода *Psectrocladius*. Проведена ревизия рода, составлены определительные таблицы, даны диагнозы 15 видов и их биологическая характеристика: фенология, жизненные циклы, поведение, распределение и распространение, сезонная динамика и значение в донных сообществах.

Исследована фауна хирономид водоемов Калининградской и Астраханской областей, Армении, Грузии и высокогорного района Памира. зарегистрировано 270 видов, из которых около 70 впервые встречены на территории СССР и 10 — новые виды для науки.

Изучено распределение *Chironomus plumosus* в Рыбинском водохранилище, выяснена его роль в донных биоценозах, исследованы вертикальное распределение в грунтах, поведение, питание, а также возрастная и внутри- и межпопуляционная изменчивость вида.

Многолетние стандартные наблюдения за фитопланктоном пелагиали Рыбинского водохранилища позволяют констатировать, что средняя численность и биомасса его за истекший период близки к уровню 50-х годов (0.7—3.2 мг/л). Это указывает на относительную стабильность экосистемы водоема. Не изменился состав доминирующих видов форм водорослей. По-прежнему весной и осенью преобладают диатомовые, а летом — синезеленые водоросли. Среднее содержание хлорофилла *a* в фитопланктоне Волжского и Моложского плёсов Рыбинского водохранилища за вегетационные периоды 1969—1984 гг. колеблется в пределах 7—17 мкг/л, в Шекснинском и, особенно, в Главном плёсах установлено его достоверное возрастание (до 19 мкг/л) в последние лет. Подобное увеличение происходит независимо от естественных эволюционных гидрологических условий разных лет, что позволяет думать об антропогенном характере вызывающих его причин.

Исследована скорость деления клеток доминирующих видов фитопланктона. В Рыбинском водохранилище эта величина (в среднем за сезон) составляет 0.8 делений/сут, с летним максимумом — 1.2 и осенним минимумом — 0.6 делений/сут. Синезеленые и зеленые водоросли начинают расти при 7—8 °С, диатомовые способны к размножению при 2 °С. Некоторые синезеленые водоросли (в частности, *Microcystis rugiposa*) длительное время могут поддерживать высокий темп роста — 5—4 делений/сут. Показано, что суточная продукция (в сырой массе) большинства видов синезеленых водорослей составляет 0.7—1.3 г/м³, диатомовых — 0.1—0.6 г/м³. Таким образом, за время вегетации синезеленые водоросли продуцируют 50—90 г/м³, не уступая более продуктивным диатомовым.

В отличие от альгофлоры пелагиали водохранилища фитопланктон открытого побережья характеризуется видовым богатством альгоценозов, полидоминантностью сообществ и более высокой продуктивностью. До 50 % его биомассы составляют жгутиковые формы. За годы существования водохранилища в фитопланктоне побережья заметно изменился состав доминирующих видов, однако показатели его обилия и продуктивности остались на уровне 50-х годов, что также свидетельствует об относительной стабильности альгоценозов.

Завершены исследования сукцессии растительности литорали Ивань-

ковского водохранилища. Установлено, что в первые два десятилетия его существования происходило интенсивное (2% в год) заселение мелководий макрофитами. К концу этого этапа до 35% их площади зарастает прибрежно-водной и водной растительностью. Через 30 лет существования водохранилища в нем начинают преобладать эндогенные смены, вызванные изменением биотопов самой растительности. Между тем скорость заселения новых площадей водоема снижается до 1% в год, и около 50% мелководий занимают фитоценозы гидрофитов. Через 40 лет наступает старение водоема и интенсивность зарастания свободных участков мелководий падает до 0,3% в год. Одновременно бурно протекает процесс эндогенных сукцессий, приводящий к господству болотных группировок. Для эндогенных сукцессий характерно возникновение травянистых сплавинных фитоценозов с последующей их сменой кустарниковой и древесной растительностью. В обобщенном виде смену растительных сообществ можно представить схемой: воздушно-водная растительность → воздушно-водная растительность с пятнами сплавин → сплавины → сплавины с отдельными кустами ив → ивняки → березовые леса → еловые леса. На стадии ивняков участки мелководий превращаются в сушу. В Иваньковском водохранилище к 40-му году его существования в результате эндогенных сукцессий 14% (13 км²) зарослей литорали стало занято сплавиной, а 3% (11 км²) площади всего водоема превратилось в сушу. Этот процесс сопровождается неуклонным ростом годовой продукции макрофитов и увеличением их роли в биотическом круговороте.

Исследованы флора и растительность озер Северо-Двинской системы и Шекснинского водохранилища. В озерах зарегистрировано 168 видов водных и прибрежно-водных растений, а также 10 видов мхов, папоротников и хвощей. Флора озер носит черты гидрофильных флор бореальных областей Евразии. Степень зарастаемости озер колеблется от 5–10 до 30–35%. Погруженная и с плавающими листьями растительность представлена кубышкой, кувшинкой, рясками и рдестами; воздушно-водная — сообществами тростника, камыша, рогоза и манника. На Шекснинском водохранилище (включая Белое озеро) обнаружено 122 вида растений. Флора водохранилищ к настоящему времени стабилизировалась, а растительность находится в процессе становления. Ее формирование сдерживается разнообразием экологических условий литорали, что приводит к пестроте растительного покрова и значительной доли в нем видов вторичных местообитаний (рогоз широколистный, вех ядовитый и др.).

Обобщены 25-летние исследования динамики зоопланктона Рыбинского водохранилища в вегетационные периоды. Установлено, что его численность связана с циклами колебаний гидрологического режима водоема, определяющимися атмосферными циркуляциями. За период наблюдений зарегистрировано три отрицательных и два положительных отклонения численности от среднемноголетнего уровня, что совпадает с цикличностью атмосферных процессов. За последние 10–15 лет намечалась перестройка структуры зоопланктонного сообщества. Олигосапробные виды коловраток уступили место α - и β -мезосапробным фор-

ам, характерным для эвтрофных водоемов. В биомассе сократилась доля коловраток и возросла роль ракообразных. Общая биомасса юпланктона в последнее десятилетие увеличилась в 1.5 раза и колеблется в пределах 0.7–1.5 м³.

Исследованы зимние (подледные) сообщества зоопланктона водохранилищ Верхней Волги и озер Пено, Вселуг, Селигер, Плещеево, Белое. Явлены характерные для зимнего периода виды, изучены их биология, распределение и обилие. Наиболее богат зимний зоопланктон в водоемах и на их отдельных участках, лишенных проточности, с большим удержанием органического вещества в грунтах, где наблюдается заметный подледный прогрев. Глубокие стратифицированные водоемы зимой характеризуются устойчивой вертикальной неоднородностью. В их прибрежных горизонтах обнаружены скопления зоопланктона с биомассой до 3 г/м³ (оз. Плещеево), в котловинах Рыбинского водохранилища встречаются и еще большие величины — до 60 г/м³. Функционирование этих сообществ обеспечивается поступлением тепла и органических веществ из иловых отложений.

Постоянные многолетние наблюдения за донной фауной Рыбинского водохранилища показали, что наметившаяся в середине 70-х годов тенденция роста биомассы на всех типах грунтов сохранилась. В настоящее время средняя биомасса бентоса на серых илах составляет 15 г/м², в песках — 4, на переходных илах — 2.5, на затопленных почвах — 5 г/м²; в Главном плесе водохранилища по сравнению с периодом 1952–1968 гг. она возросла более чем в 2 раза и стабильна в последние лет.

В закрытом побережье основную долю биомассы обрастателей (86%) составляет дрейссена — до 800 г/м². Полученные данные подтвердили гипотезу о сокращении численности этого моллюска в результате исчезновения затопленных лесов.

Разработан метод прогнозирования распределения в водоеме зон устойчивых скоплений гидробионтов. В качестве элементов прогноза использованы рельеф дна, характеристики водных масс, распределение рыб и их кормовых объектов в типичных биотопах речных и озеровидных участков водоема. По зависимости плотности рыбного населения от условий его обитания в сезонном и годовом аспектах оценена степень равномерности распределения и рассчитана периодичность образования скоплений рыб. На этой основе установлена 3–4-летняя периодичность явления в Рыбинском водохранилище урожайных поколений корюшки, подтвержденная опытно-промышленной проверкой: 450 кг по прогнозу, 350 кг по фактическому вылову на час прицельного траления.

С помощью комбинированного эхометрического метода определена плотность ихтиофауны в пелагиали водохранилищ Волги, Дона и в ряде других водоемов территории СССР и за его пределами. В волжском бассейне наиболее высокие показатели плотности рыб зарегистрированы в Иваньковском, Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. В большинстве обследованных полигонов основу биомассы в придонных горизонтах (80–99%) составляет лещ. В южных водоемах ему сопутствуют сом, густера, стерлядь, плотва; в северных — плот-

ва, ерш, налим. В пелагиали верхневолжских водохранилищ преобладают лещ, плотва, молодь окуня, синец, корюшка и ряпушка; на Средней Волге (особенно в Цимлянском водохранилище) — тюлька.

Изучено развитие половых желез в раннем онтогенезе густеры, синца и леща. Аналитическая дифференцировка пола у синца происходит в возрасте 45–50 сут после вылупления эмбриона, у густеры — на 53–63-е сутки, у леща — в возрасте 4–5 мес. Цитологическая дифференцировка пола (в женском направлении) у густеры и синца осуществляется в близкие сроки: в возрасте 73–84 и 110–120 сут соответственно, у леща перед первой зимовкой она наблюдается лишь у отдельных быстрорастущих самок. Аналогичная дифференцировка в гонадах самцов всех 3 видов происходит значительно позже, чем у самок, — в конце второго лета. Разновременность развития половых желез коррелирует со сроком созревания рыб. Густера и синец становятся половозрелыми на 4–7-м, лещ — на 7–10-м году жизни. У будущих самок густеры при нормальной температуре конец деления первичных половых клеток и образование ооцитов наступает одновременно с анатомической дифференцировкой пола, а при пониженных температурах — на 20 сут позже. У будущих самцов (при низкой температуре) вдвое меньше диаметр ооцитов и на 1.5 мес запаздывает образование сперматогоний. Это может быть одной из причин растянутости сроков полового созревания в природе особей одного поколения. Исследовано влияние температуры и рН на соотношение полов в потомстве густеры и леща. Среди сеголетков густеры, вышедших из икры, инкубируемой при повышенной температуре, численно преобладают самки, а при низкой температуре — самцы. У леща в „теплом“ варианте соотношение полов равно 1, а в „холодном“ — доминируют самки. Показано, что в Рыбинском водохранилище весенненерестующие рыбы более адаптированы к развитию в щелочном диапазоне рН.

Разработан метод выявления этапов развития леща в позднем онтогенезе. Определены их границы: до полового созревания, половой зрелости, старости в зависимости от температуры и состояния кормовой базы.

Изучено формирование склеритной структуры чешуи рыб в зависимости от скорости их роста. Чем выше последняя, тем больше разница между наблюдаемыми и расчисленными размерами рыб. Сезонные показатели скорости роста чешуи широко варьируют. У сеголеток синца, выращенных при разной скорости посадки, они различаются в 1.5–6.5 раз, у двухлеток — в 1.3–2.4 раза. Скорость роста чешуи карпа в период компенсационного роста (после голодания разной длительности) может различаться в 3–22 раза. Особенности роста коррелируют с активностью щелочной фосфатазы в чешуе рыб, ответственной за фосфорно-кальциевый обмен.

В ходе анализа многолетней изменчивости популяционного роста синца и леща установлено, что для обеих популяций Рыбинского водохранилища характерны достоверное снижение его к началу 60-х годов и последующая стабилизация, сохраняющаяся до настоящего времени. Выявлены периоды преобладающих цикличностей роста рыб, которые составляют у леща 5–7 лет, а у синца 4–6 и 9–10 лет и обусловлены

зависимостью от температуры и условиями питания. Коэффициенты линейной корреляции данных факторов во всех случаях не превышают 0.75, что указывает на существенное влияние и других причин. Параметры этой периодичности по значению близки к изменениям солнечной активности в 10–11-летнем цикле с полупериодом в 5–6 лет. Подобная общность указанной ритмики имеет характер биологической закономерности.

Исследовано питание планктофагов Рыбинского водохранилища при высокой и низкой биомассе зоопланктона. Чем выше биомасса кормовых объектов, тем меньше их агрегированность и четче выражена эффективность питания рыб: при биомассе планктона более 2 г/м³ она максимальна (близка к 1), при 0.5–2 г/м³ — колеблется от 0.2 до 0.6. В водоемах с биомассой планктона менее 0.5 г/м³ зарегистрированы высокие индексы агрегированности Ллойда (> 4).

В экспериментах изучена динамика пищеварительного процесса у леща. Скорость выведения содержимого кишечника определяется температурой и степенью его наполнения. Усвояемость естественных кормов составляет: олигохет — 86–90%, личинок хирономид — 83–88%, моллюсков — 77–86%. В интервале 7–30 °C величина усвояемости стабильна. Анализ методов расчета суточных рационов показал, что индиректный метод (по динамике наполнения кишечника) имеет случайную ошибку 15–30%, косвенный (по балансовому равенству) — 15–50%. Величина суточного рациона леща определяется преимущественно температурой и массой тела. Его максимальные величины наблюдаются при 10–25 °C. Эффективность превращения энергии (К₂) пищи на прирост леща в возрасте 1–16⁺ практически постоянна и составляет 12–16%. Установлена разнокачественность сеголетков щуки в потомстве одной пары производителей, проявляющаяся в эффективности охоты, интенсивности питания и прироста, в сроках перехода на потребление более крупных объектов. Показано, что относительная численность быстрорастущих рыб в высококормных водоемах (23%) выше, чем в малокормных (11%). Быстрорастущие особи раньше достигают половозрелости и нерестятся на 2–3-м году жизни, продолжительность которой у них короткая (4–5 лет). Величины суточных рационов, массовых и линейных приростов по мере роста рыб повышаются ступенчато.

Выявлена корреляция между активностью секреторируемых и инкрементируемых ферментов рыб и состоянием кормовой базы на биотопах. Низкие значения ферментативной активности и высокие величины коэффициента вариации зарегистрированы на участках с низкой биомассой кормов; обратная картина наблюдается на высококормных биотопах. Установлен различный характер воздействия одного и того же модификатора на одноименные ферменты рыб разных видов. В частности, жирная кислота ингибирует активность ряда карбогидраз у бентофагов (леща и плотвы) на 50–70% и стимулирует активность щелочной фосфатазы на 100–200%, у хищников (щуки и налима) он вызывает противоположный эффект.

С помощью малогабаритных ультразвуковых передатчиков (меток) исследованы скорость и ритмика движения рыб, степень посещаемости

ими однотипных биотопов в зависимости от плотности ихтиофауны и количества корма. В водоеме площадью 0,3 км² сложные траектории перемещения леща на предварительно избранной и сохраняемой станции нагульного биотопа характеризуются низкой (0,7–2,5 см/с) скоростью. В оз. Плещеево (50 км²) каждая особь этого же вида в пределах своего нагульного участка перемещается со скоростью 1,5–21 см/с, а в Рыбинском водохранилище скорость перемещения лещей еще выше — 0,3–50 см/с. Выделены две категории особей: рыбы „оседлые“ (жилые) — 45 %, в течение длительного времени перемещающиеся в пределах небольшого высококормного участка с четко выраженным суточным ритмом (в 5–7 ч и 19–20 ч), и остальные — 55 % — мигрантные (проходные), характеризующиеся повышенной двигательной активностью, отсутствием ее суточного ритма и обычным чередованием кратковременных периодов кормления с длительными перемещениями в озерный плёс вдоль затопленных русел рек. Результаты исследований использованы при проектировании рыбозащитных сооружений и в организации промысла.

Осуществлены комплексные исследования сукцессии оз. Плещеево, направленные на выяснение состояния его экосистемы и разработку мероприятий по сохранению биологических ресурсов этого уникального водоема.

Показано, что за последние годы мощного развития достигли сине-зеленые водоросли, значительно (в 2,5–3,7 раза по сравнению с 1930 г.) возросла биомасса зоопланктона, в особенности в литорали озера, что создает благоприятные условия для нагула молоди рыб и взрослых планктофагов. В последнее десятилетие произошло резкое разделение акватории на зону, богатую донными организмами (средняя биомасса около 30 г/м²) и бедную ими (биомасса бентоса не выше 2 г/м²). В настоящее время практически вся центральная глубоководная часть озера, ограниченная изобатами 17–18 м, бедна донными беспозвоночными. В последние годы изменилось соотношение обитающих в озере 16 видов рыб. Выпал из промысла ерш, резко возросла добыча уклей. Биомасса рыб-планктофагов составляет 60–70 % от общей. Доля бентофагов в уловах не превышает 20–30 % при 66 % в прежние годы. Вылов эндемичной формы переславской ряпушки составляет около 10 % от общего. Существенным показателем ухудшения состояния ее популяции служит уменьшение размера и массы вылавливаемых рыб, годовые приросты которых за последние 50 лет уменьшились вдвое. Промысловая рыбопродуктивность к настоящему времени снизилась до 0,06–0,08 кг/км² и достаточно стабильна.

По состоянию фито-, зоопланктона и бентоса оз. Плещеево можно считать умеренно эвтрофным, а качество его воды, судя по индексу сапробности, — вполне удовлетворительным. В ходе исследований обоснована необходимость создания вокруг озера водоохранной зоны с целью предотвращения поступлений в него с водосборной площади стоков с сельскохозяйственных угодий. Увеличение численности ценных видов рыб может быть достигнуто созданием рыбоводного завода с выращиванием ряпушки, леща и щуки. Проведение акклиматизационных мероприятий целесообразно, поскольку они могут вызвать необра-

ливые и пожелтительные изменения уникальной экосистемы.

Материалы комплексных гидробиологических исследований озера ослужили предпосылкой создания математической модели его экосистемы. Разработана структура модели, обоснован выбор компонентов определена их взаимосвязь. Результаты имитации биологических процессов, проведенной с помощью модели, показали, что она на качественном уровне правильно отражает ход этих процессов.

Исследована степень гетерогенности гемоглобина у особей 6 популяций стерляди бассейна Волги. Выявлены 3 новых минорных компонента, асположенных в зоне подвижности умеренно движущейся фракции (УДФ). Показано, что фракционный состав гемоглобина по трем параметрам — общее число компонентов гемоглинограммы, относительная подвижность и относительное содержание белка — практически идентичен у 3 популяций туводной (верхне-, средне- и нижеволжской) стерляди. У полупроходной дельтовой популяции он отличается соотношением относительного содержания белка,приходящегося на 2 основных компонента гемоглобина. Впервые описан полиморфизм гемоглобина стерляди кской популяции.

Гемоглобин крови осетровых, характеризующийся высокой гетерогенностью, представлен 34—45 компонентами с изоэлектрическими точками от 7 до 9.5. На долю 20—25 компонентов приходится около 0% белка гемоглобина. Установлен полиморфизм фракционного состава гемоглобина у каждого из обследованных видов осетровых. У шипа выявлены 2 фенотипа, у севрюги — 3. У русского осетра практически каждая особь имеет индивидуальные особенности фракционного состава.

Исследована устойчивость гемоглобина в различном диапазоне температуры и pH, она максимальна при pH 8. Снижение pH до 6 приводит к нелинейному нарастанию метгемоглобина (Met Hb H₂O), а увеличение pH до 10 — к постоянному накоплению метгемоглобина (Met Hb OH). Первоначальное изменение спектров поглощения всех юрм гемоглобина осетровых рыб (кроме русского осетра) происходит при 30 °C; повышение температуры до 40—50 °C приводит к общей депрессии спектра его поглощения.

Получены данные о степени гетерогенности сывороточных белков олжской стерляди различных ее популяций. Суммарно выявлено до 50 лектрофоретических самостоятельных компонентов. У особей верхнеолжской популяции их число колеблется в пределах 21—38, у среднеолжской — 25—35, у окской — 25—33. Установленные гетерогенность полиморфизм сывороточных альбуминов позволили выдвинуть гипотезу о малолokusном, трехаллельном, кодоминантном наследовании альбуминов стерляди. Наиболее высокая гетерозиготность по альбуминому locusу обнаружена у особей средневолжской популяции — 0.452, атем у нижеволжской — 0.417, верхневолжской — 0.389 и дельтовой .333. Таким образом, выявлена четкая дифференциация волжской стерляди на 3 популяции. Это подтверждается данными по неспецифическим эстеразам сыворотки крови, согласно которым средний уровень гетерозиготности у особей средневолжской популяции — 0.206, ерхневолжской — 0.708 и нижеволжской — 0.599, а также результатами

изучения антигенного состава сывороточных белков, свидетельствующими о высокой гетерогенности последних и присутствии специфических антигенов, характерных для той или иной популяции. Подтверждена внутрипопуляционная дифференциация нижеволжской стерляди на две экологические расы: речную (туводную) из Волгоградского водохранилища и полупроходную из дельты Волги. Иммунохимические различия между полупроходной и разными популяциями туводной (верхне-, средне- и нижеволжской) более выражены, чем между популяциями туводной.

Из 3 популяций волжской стерляди особого внимания заслуживает средневолжская как возможный объект пастбищного рыбоводства, акклиматизации и товарного осетроводства.

Завершен многолетний цикл исследований по проблеме продукции осетровых заводов. Совокупность полученных данных положена в основу возрастно-массового стандарта заводской молоди белуги, осетра и севрюги.

Исследованы промысловые популяции леща и плотвы рек и озер бассейнов Балтийского, Белого, Азовского, Черного, Каспийского и Аральского морей и бассейна оз. Балхаш. Для популяций определены параметры генетического разнообразия по 7 локусам и морфологического разнообразия по хорошо наследуемым признакам и частотам скелетных аномалий. Описана внутривидовая структура популяций леща, представленная на территории СССР тремя большими географическими расами, внутри которых выделяются хорошо выраженные популяционные системы или локальные расы. В бассейне Волги идентифицировано пять таких систем, в бассейне Камы — три. В пределах бассейна наблюдаются четкие границы между популяционными системами, характеризующиеся высокими частотами аномалий и нарушением морфогенетических корреляций. В целом частоты наследственных аномалий коррелируют с уровнем антропогенных воздействий. Они высоки в западных и центральных регионах и резко снижаются на слабо освоенных акваториях Северо-Востока. Низкий уровень морфогенетического гомеостаза и высокие частоты аномалий характерны для недавно акклиматизированных популяций рыб в водоемах Казахстана и Средней Азии.

Исследовано субмикроскопическое строение ядра и цитоплазмы иммуноцитов под влиянием антигенных раздражителей. Повышение функциональной активности иммунной системы иммунизированных особей карпа происходит в результате модификационной изменчивости клеточных и гуморальных факторов иммунитета. У таких рыб повышается доля специфически реагирующих с антигеном иммуноцитов, возрастают показатели фагоцитарной активности антигенразрушающих клеток, бактерицидных свойств сыворотки крови и уровень специфических антител. После внутрибрюшинных инъекций антигена иммунная система карасей и карпов реагирует в 2–3 раза быстрее и активнее, чем после иммунизации рыб методами иммерсии и гиперосмотической инфльтрации. У иммунизированных инфльтрационными методами вакцинаций появляются секреторные антитела и повышается бактерицидная актив-

сть слизи, тогда как у рыб, подвергнутых воздействию антигена перентально, эти показатели не изменяются.

У рыб распознавание чужеродных тел осуществляется малыми мфоцитами, характеризующимися гетерогенностью антигенреагирующих рецепторов. Между динамикой изменения распознающих клеток появлением антигенразрушающих макрофагов существует прямая связь. Функциональные показатели иммунитета леща определяются главным образом сочетанием белковых фракций и аминокислот в сыворотке крови.

Анализ распространения паразита *Cotylurus plathycephalus* в тканях леща показал, что индивидуальная устойчивость рыб к тканевым паразитам определяется полиморфизмом тканевых белков, а динамика численности паразитов зависит от исходного состояния хозяина. Выявлены закономерности функционирования иммунной системы рыб разных видов в сезонном аспекте. У зимне-нерестующих рыб (налим) показатели иммунитета падают зимой, у весенне-нерестующих (карповые, укловые) — весной и в начале лета. Полученные материалы рекомендованы к использованию в рыбоводном хозяйстве.

Многолетними исследованиями зараженности леща Рыбинского водохранилища паразитами рода *Dactylogyrus* установлено наличие трех его поколений: ранневесенней (март), поздневесенней (конец апреля—май) и позднелетней. Продолжительность жизни червей первых двух поколений составляет 2—3 мес; паразиты третьего поколения живут 7 мес более, они перезимовывают на жабрах рыб и погибают весной после откладки яиц.

Патологические процессы, вызываемые веществами различной химической природы (фенолы, хлор-, фосфорорганические пестициды), аходятся под контролем центральной нервной системы и характеризуются общими и специфическими чертами проявления интоксикации. Последние зависят от вида организма и класса токсических веществ. Фенол, действуя как разобщитель окислительного фосфорилирования, угнетает активный транспорт натрия и процессы, связанные с использованием макроэргических соединений. В результате у животных нарушается проведение нервного возбуждения в мионервальном синапсе.

Хлорорганические пестициды (полихлорпинен, гексахлоран) нарушают внутренние синаптические связи головного мозга гидробионтов, что приводит к потере химического общения у животных, ориентации и утрате способности к реакции избегания. Эти вещества не влияют на процессы транспорта ионов, но действие полихлорпинена приводит к увеличению скорости пассивной диффузии основных катионов из организма.

Устойчивость водных животных к действию фосфорорганических пестицидов определяется преимущественно чувствительностью холинэстераз к этому классу токсикантов. Наиболее устойчивые виды обладают наименее чувствительным ферментом. Так, устойчивость к ФОС повышается, а чувствительность холинэстераз падает в ряду *Daphnia magna*, *Asellus aquaticus*, *Limnea stagnalis*, *Planorbis corneus*. В организм окуня оксиканты проникают быстрее и гораздо медленнее подвергаются

детоксикации, чем у карпа. Именно это определяет меньшую устойчивость окуня к фосфорорганическим пестицидам, поскольку чувствительность холинэстераз мозга и плазма крови у этих рыб одинаковы.

На основании изучения механизма действия токсикантов предложены новые биотесты для определения токсичности водной среды. Для установления предельно допустимых концентраций веществ в водоеме — метод групповых двигательных-пищевых условных рефлексов. При выявлении качества воды предложено использовать сложные формы строительно-поведенческого личинок ручейников. Наличие полихлорпинена можно определить по изменению адгезионных свойств клеточных мембран рыб. Разработан метод обнаружения фосфорорганических и карбаматных соединений с помощью медицинской пиявки. По изменениям солевого обмена у рыб и ракообразных под влиянием концентраций ионов водорода и аммония предложен экспресс-метод оценки токсичности последних по изменению электропроводности воды. Пороговые величины рН уменьшают электропроводность среды за счет поступления ионов водорода из раствора в организм; токсические концентрации аммония увеличивают ее вследствие избыточной утечки из организма ионов натрия, кальция, калия и хлора.

Установлено, что гибель рыбы при снижении рН воды обусловлена нарушением процессов ионной и кислотно-щелочной регуляции, в результате которой развивается асфиксия. В кислой среде обмен натрия, хлора, кальция и калия между организмом и средой смещается в сторону избыточной утечки этих ионов во внешнюю среду, сопровождающейся несбалансированным поступлением H^+ в организм через жабры. Снижение рН ингибирует поглощение ионов натрия и хлора в жабрах рыб. В результате увеличения потери ионов и подавления транспорта натрия и хлора снижается концентрация ионов в крови и наступает ацидоз.

Токсический эффект низких рН зависит от концентрации кальция в воде. Защитная роль его ионов заключается в стабилизации межклеточных контактов, нормализации проницаемости жабр для ионов натрия, калия, хлора и водорода и в усилении сцепления между клетками жаберного эпителия.

Адаптация рыб к низким значениям рН характеризуется частичным или полным восстановлением транспорта натрия и хлора и уменьшением проницаемости жабр для этих ионов. В результате акклимации рыб к закислению среды обитания обмен ионов натрия между средой и организмом устанавливается на более низком уровне. Восстановление активного транспорта натрия и хлора коррелирует с увеличением метаболической активности и синтетической деятельности хлоридных клеток жаберного эпителия. Заключительный этап адаптации систем ионной регуляции (7–10-е сутки) характеризуется перестройкой структуры межклеточных контактов. Закисление водной среды нарушает также обмен натрия у ракообразных и моллюсков, у которых в большей степени проявляется нарушение обмена кальция, что представляет серьезную опасность для нормального формирования наружного скелета этих животных.

ПУБЛИКАЦИИ

Труды

- Вып. 43 (46). Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. 288 с.
- Вып. 44 (47). Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980. 147 с.
- Вып. 45 (48). Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982. 208 с.
- Вып. 46 (49). Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., 1982. 145 с.
- Вып. 47 (50). Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981. 160 с.
- Вып. 48 (51). Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983. 256 с.
- Вып. 49 (52). Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982. 167 с.
- Вып. 50 (53). Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982. 139 с.
- Вып. 51 (54). Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. 180 с.
- Вып. 52 (55). Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985. 244 с.

Монографии

- Буторин Н. В., Курдина Т. Н., Бакастов С. С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982. 224 с.
- Гагарин В. Г. Пресноводные нематоды европейской части СССР. Л., 1981. 248 с.
- Иванова М. Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск, 1982. 145 с.
- Жуков Б. Ф., Карпов С. А. Пресноводные воротничковые жгутиконосцы. Л., 1985. 120 с.
- Куйбышевское водохранилище. Л., 1983. 216 с.
- Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л., 1983. 207 с. (Переведена на английский язык в США).
- Лукьяненко В. И. Общая ихтиотоксикология. М., 1983. 320 с.
- Лукьяненко В. И., Касимов Р. Ю., Козога А. А. Возрастно-весовой стандарт заводской молоди каспийских осетровых. Волгоград, 1984. 229 с.
- Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985. 300 с.

Информационные издания

Биология внутренних вод. Информационный бюллетень.

№ 49. Л., 1981. 72 с.	№ 59. Л., 1983. 71 с.
№ 50. Л., 1981. 72 с.	№ 60. Л., 1983. 68 с.
№ 51. Л., 1981. 76 с.	№ 61. Л., 1984. 64 с.
№ 52. Л., 1981. 79 с.	№ 62. Л., 1984. 72 с.
№ 53. Л., 1982. 76 с.	№ 63. Л., 1984. 72 с.
№ 54. Л., 1982. 76 с.	№ 64. Л., 1984. 65 с.
№ 55. Л., 1982. 71 с.	№ 65. Л., 1985. 72 с.
№ 56. Л., 1982. 67 с.	№ 66. Л., 1985. 71 с.
№ 57. Л., 1983. 68 с.	№ 67. Л., 1985. 76 с.
№ 58. Л., 1983. 72 с.	№ 68. Л., 1985. 72 с.

Материалы симпозиумов, конференций, сборники

Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984. 247 с.

Биологические ресурсы водохранилищ серии „Биологические ресурсы гидросферы и их использование“. М., 1984. 280 с.

Взаимодействие между водой и седиментами в озерах и водохранилищах. Материалы школы-семинара. 28 июня—5 июля 1982 г. Борок, СССР. Л., 1984. 272 с.

Теоретические вопросы биотестирования. Волгоград, 1983. 194 с.
Теоретические вопросы водной токсикологии. Материалы 3-го советско-американского симпозиума. 2—6 июня 1979 г. Борок, СССР. Л., 1981. 216 с.

Брошюры

Биологические процессы во внутренних водоемах. Борок, 1981. 44 с.

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ КАЧЕСТВА ВОДЫ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

В условиях научно-технического прогресса в связи с развивающимся строительством мощных атомных и тепловых электростанций, увеличением грузовых и пассажирских перевозок, сооружением новых промышленных и сельскохозяйственных комплексов, мелиорацией земель и ростом рекреационного использования водоемов увеличивается антропогенное воздействие на водохранилища. С учетом этого за последние 10 лет лабораторией гидрологии Института биологии внутренних вод АН СССР были усилены исследования абиотических факторов, влияющих на формирование качества воды верхневолжских водохранилищ. Особое внимание было уделено изучению динамики водного баланса и отдельных его составляющих, водообмена, выявлению особенностей циркуляции вод и формирования гидрохимического режима.

Интегрирующая характеристика многолетних изменений водности рек за последние 100 лет в бассейне Рыбинского водохранилища представлена на рис. 1. Наряду с годовыми колебаниями поверхностного стока на кривых четко прослеживаются четыре затяжных маловодных периода со значительным дефицитом речного стока и столько же периодов многоводных. Анализ не выявил заметных изменений в колебаниях водности рек в бассейне Верхней Волги со времени сооружения водохранилищ. Об этом свидетельствует сопоставление среднемноголетних

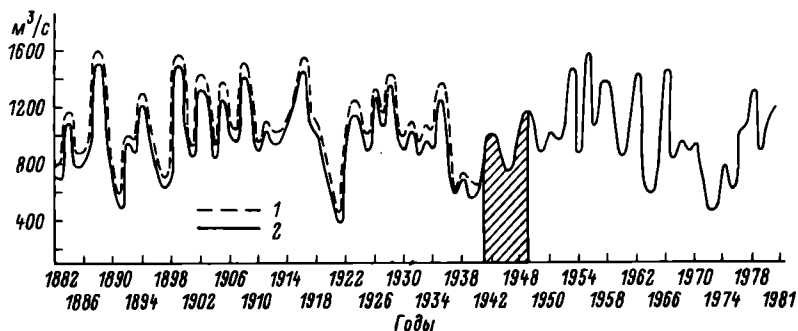


Рис. 1. Многолетние колебания притока речных вод в Рыбинском водохранилище.

1 — в естественных условиях; 2 — в условиях регулирования. Штриховка — годы заполнения Рыбинского водохранилища.

значений притока в Рыбинское водохранилище за период установившегося режима и за любой другой период такой же продолжительности до его сооружения. Сооружение верхневолжских водохранилищ существенно не повлияло на изменения в колебаниях водности рек, но тем не менее привело к коренным переменам в морфометрии бассейна. По сравнению с незарегулированной рекой площадь водного зеркала на участке Волги до створа Рыбинского гидроузла увеличилась более чем в 40, а объем водной массы — более чем в 80 раз.

При поступлении в водохранилище поверхностный сток существенно трансформируется. На интенсивность процесса трансформации большое влияние оказывают морфометрические характеристики и особенности гидрологического режима водоемов. Последний проявляется прежде всего в специфике водного баланса водохранилищ. Соотношение и изменчивость его основных элементов определяют интенсивность водообмена, динамику вод, водных взвесей, растворенных веществ и других характеристик, обуславливающих качество воды. Основная роль в приходной части баланса всех водохранилищ принадлежит речному стоку, составляющему от 92.4 до 98.7 % от суммы приходных составляющих. В расходной части балансов сбросы через гидроузлы составляют от 98.7 в Угличском водохранилище до 80.3 % в Ивановском. Роль осадков и испарения в годовых балансах водохранилищ изменяется от 1.3 в Угличском до 6.5 % в Рыбинском водохранилище.

Подробный анализ водного баланса верхневолжских водохранилищ приведен в работах многих исследователей [11—13, 17, 25]. Основная его особенность — большая межгодовая изменчивость приходной составляющей за счет речного стока. Так, поступление воды в Рыбинское водохранилище от года к году может изменяться в 3 и более раза. Неравномерно и внутригодовое распределение отдельных составляющих водного баланса водохранилищ. Наибольший поверхностный сток обуславливается весенним половодьем. В апреле—мае в верхневолжские водохранилища поступает около 50 % годовой величины суммарного стока. Следует отметить, что в процессе анализа многолетних изменений элементов водного баланса верхневолжских водохранилищ за период с 1948 по 1981 г. подтвердилось наличие двух различных фаз в режиме водности (многоводная — 1951—1962 гг. и маловодная — 1963—1976 гг.). Начиная с 1977 г. вновь наблюдаются положительные аномалии водности. Установлено, что за многоводную фазу среднегодовое поступление воды в Рыбинское водохранилище превысило таковое за маловодную на 10.2 км^3 , а сброс — на 10.9 км^3 . В различные по водности фазы меняется и соотношение основных составляющих водного баланса: в маловодную фазу наблюдается повышение роли второстепенных составляющих.

С изменчивостью водного баланса тесно связан характер водообмена в каждом водоеме. Если за многоводную фазу среднегодовые объемы воды в Ивановском водохранилище сменялись за 1 мес, в Угличском — за 1.1 мес, а в Рыбинском — за 5.8 мес, то за маловодную фазу время водообмена составляло 1.8, 1.7 и 7.8 мес соответственно. В большей степени эти различия проявляются в экстремальные по водности

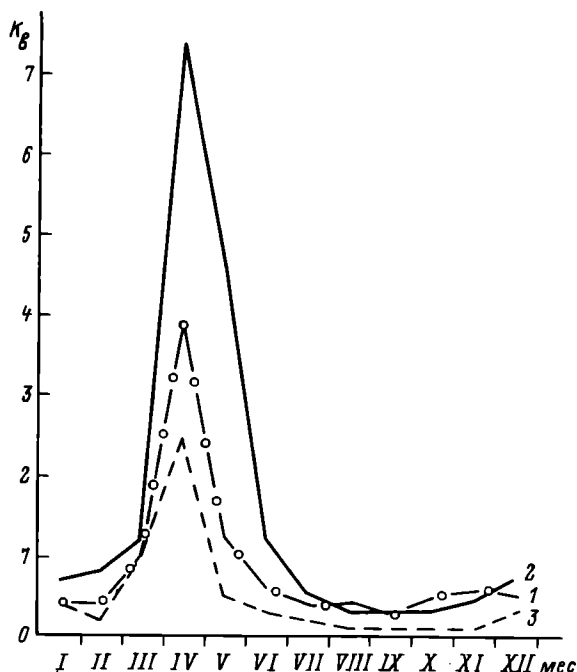


рис. 2. Внутригодовое изменение коэффициента условного водообмена Угличского водохранилища.

1 — средний многолетний; 2 — в многоводный 1955 г; 3 — в маловодный 1972 г.

годы. Так, для Рыбинского водохранилища время водообмена может уменьшаться до 4 мес в многоводные годы и увеличиваться до 9.3 мес в маловодные.

Таким образом, время полной смены объемов воды за многолетний период составляет в Ивановском водохранилище 1.32 мес, в Угличском — 1.26 мес, в Рыбинском — 6.4 мес. В экстремальные по водности годы интенсивность водообмена Ивановского и Угличского водохранилищ может изменяться более чем в 3 раза, а Рыбинского — в 2 раза.

Водообмен водохранилищ значительно меняется и от сезона к сезону (рис. 2). Используя для оценки внутригодовой изменчивости месячные коэффициенты условного водообмена, рассчитанные по значениям приходной и расходной составляющих водных балансов, можно заключить, что наиболее высокий водообмен во всех трех водохранилищах наблюдается в апреле, тогда как наибольшая изменчивость месячных коэффициентов условного водообмена в Ивановском и Угличском водохранилищах прослеживается в июле—августе, в Рыбинском — в мае, наименьшая — в первых двух — в апреле—марте, а в Рыбинском — в августе—сентябре.

Интенсивность водообмена определяет не только время полного выноса из водохранилища вод, поступивших в предшествующий сезон, но и их обмен между отдельными участками водоема. На примере

Рыбинского водохранилища показано, что в подледный период наибольшая интенсивность водообмена присуща участкам, примыкающим к речным плёсам, где время смены объемов воды составляет от 8 до 25 сут. Интенсивность водообмена остальных районов значительно ниже и изменяется от 39 до 116 сут. В безледный период для большинства участков водохранилища интенсивность внутреннего водообмена определяется ветровой циркуляцией и колеблется в широких пределах [15, 25]. Наиболее высокой она остается в Волжском плёсе и сбросном участке Главного плёса. Так, среднее время смены воды Волжского плёса на выходе в открытую часть водохранилища в мае составляет 14.5 сут, а в многоводный год уменьшается до 5.3 сут. С уменьшением объема волжского притока в летние месяцы интенсивность водообмена плёса резко снижается, и среднее время смены воды в сентябре составляет около 58 сут.

Аналогичная картина наблюдается на сбросном участке водохранилища, где среднее время смены объема воды в мае равно 3.5 сут. В многоводный год оно уменьшается до 2.8 сут, в маловодный год возрастает до 5.8 сут. В летне-осенний период интенсивность водообмена заметно замедляется.

Характер водообмена оказывает существенное влияние на динамику вод. Важнейшим элементом ее является режим течений. В водохранилищах преобладают стоковые и ветровые течения, особенности которых хорошо освещены в литературе [1, 2, 14–16]. В последние годы основное внимание уделялось изучению общей циркуляции вод, поскольку она в значительной степени обуславливает пространственное распределение составляющих водных масс и формирование качества воды. Для исследования циркуляции вод были использованы методы математического моделирования [24]. Более обстоятельно особенности интегральной циркуляции вод изучены на примере наиболее крупного Рыбинского водохранилища.

Анализ схем интегральной циркуляции вод в Рыбинском водохранилище (рис. 3) позволил определить основные циркуляционные зоны, их положение и размеры в безледный период. Показано, что в подавляющем большинстве случаев при одинаковом по направлению ветре в водоеме наблюдаются три основные циркуляционные зоны: две антициклонические, расположенные в затопленных долинах Мологи и Шексны, и одна циклоническая – в центральной части Главного плёса. Следует заметить, что, хотя преобладающие для каждого месяца скорости и направления ветра различаются незначительно, положение основных циркуляционных зон в водоеме не остается постоянным.

Так, в мае, когда среднемноголетний объем притока в водохранилище составляет 6.11 км^3 , а направление преобладающего ветра 323° при расчетной скорости 4.8 м/с, в водоеме формируются две циркуляционные зоны, расположенные в западной и северной частях Главного плёса (рис. 3, а) и вытянутые вдоль продольной оси водохранилища: моложская имеет размеры $24 \times 12 \text{ км}$, а шекснинская – $47 \times 16 \text{ км}$. Расходы воды в этих зонах в направлении интегрального переноса достигают $250 \text{ м}^3/\text{с}$ между вертикалями, проведенными через 1 км.

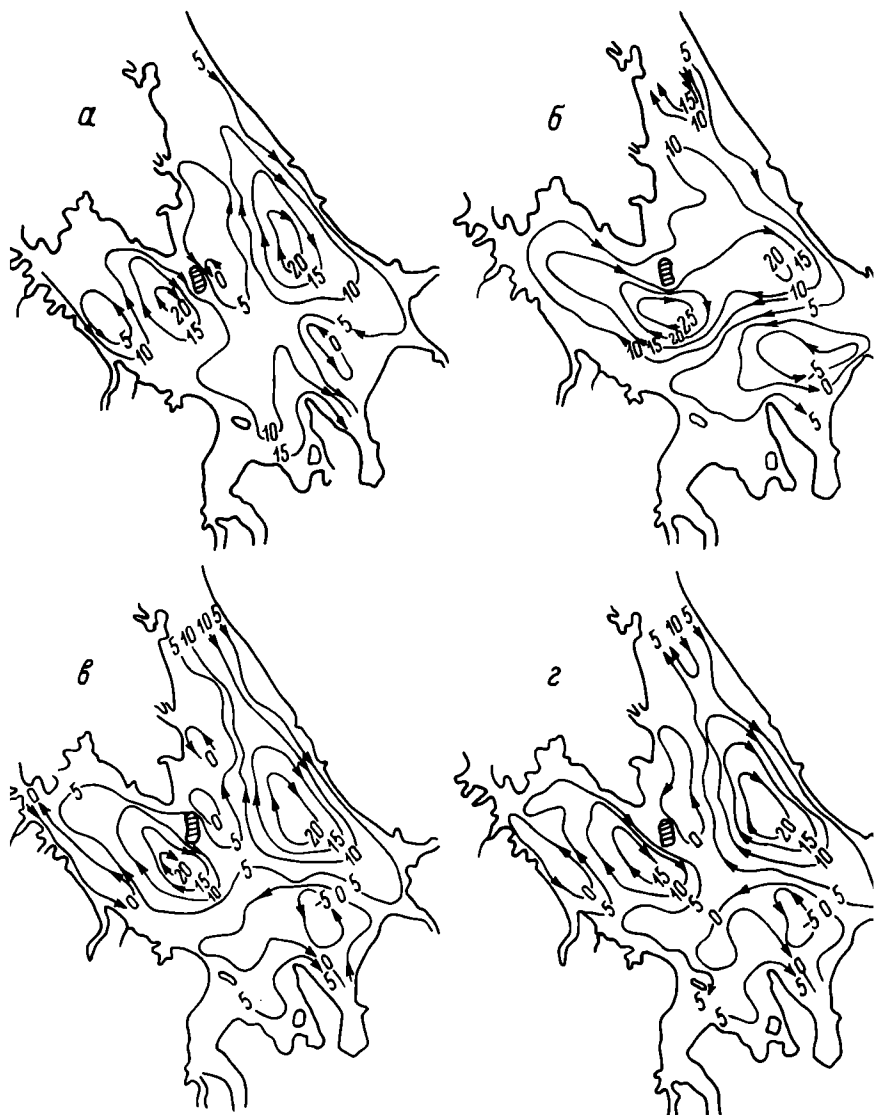


Рис. 3. Схемы преобладающей интегральной циркуляции вод в Рыбинском водохранилище при равномерном поле ветра.

a – в мае; *б* – в июне; *в* – в июле; *г* – в августе; *д* – в сентябре; *е* – в октябре.

При данной ситуации моложские воды подпираются волжскими, обгибают мыс Центральный и вовлекаются в антициклоническую циркуляцию в северной части Главного плёса, где смешиваются с шекснинскими. Шекснинские воды, участвуя в антициклоническом движении водной массы в северной части Главного плёса, достигают устьев рек Согожи и Ухры, а затем, соединяясь с волжскими водами, поступают

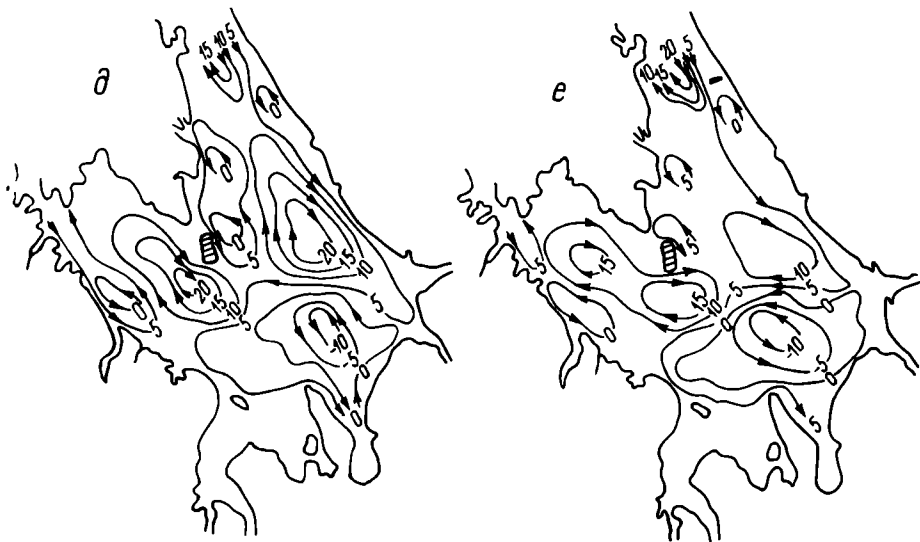


Рис. 3 (продолжение).

в приплотинный участок водохранилища. Наиболее мощный волжский поток, поступая в Главный плёс, направляется к северу, где небольшая его часть образует циклонический вихрь, а основная масса волжских вод огибает мыс Рожновский и, смешиваясь с водами центральной части, также поступает в приплотинный участок (рис. 3, а).

В июне при уменьшении притока в водохранилище и сброса вод из него характер общей циркуляции вод меняется. В водоеме формируются три циркуляционные зоны. Существовавшие в мае антициклонические вихри в западной и северной частях Главного плёса смещаются к юго-востоку, в открытые участки центральной части Главного плёса. Размеры циркуляционной зоны западной части этого плёса увеличиваются в продольном направлении до 30—35 км, а в поперечном — остаются прежними и не превышают 15 км. Северная же циркуляционная зона в продольном направлении уменьшается примерно в 2 раза, а в поперечном остается такой же, как и в мае.

Третье циркуляционное образование размером 20 X 15 км с циклоническим перемещением вод формируется в центральной части Главного плёса, севернее мыса Рожновского (рис. 3, б). Интегральный перенос вод в нем выражен менее четко, расходы не превышают 160 м³/с на 1 км.

В летние месяцы небольшая изменчивость элементов водного баланса, особенно притока, и мало меняющиеся глубины сопровождаются образованием устойчивой циркуляции вод в водохранилище. На протяжении июля—сентября, как и в июне, прослеживаются три крупных циркуляционных образования (рис. 3, з, д). Размеры этих образований, расположение их в водоеме и величины расходов в направлении переноса вод практически не меняются от июля до октября.

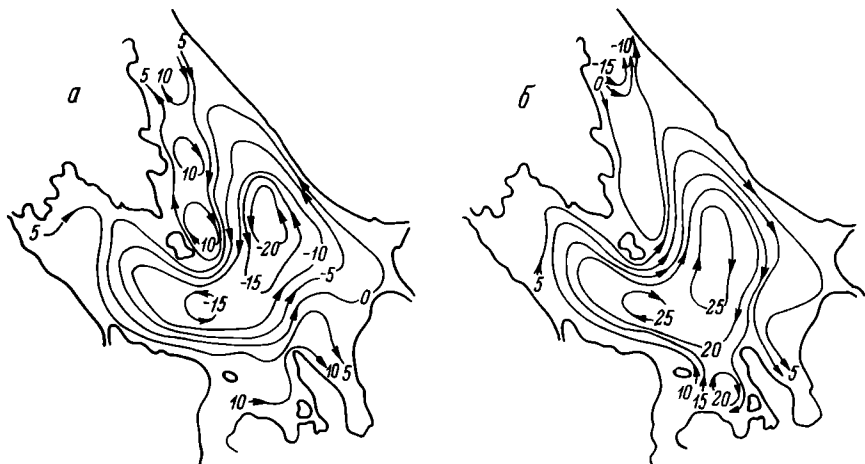


Рис. 4. Схемы интегральной циркуляции вод в Рыбинском водохранилище при неравномерном поле ветра.

а — циклон с южным переносом; *б* — антициклон с северным переносом.

Осенью общая циркуляция вод в водохранилище имеет много общего с наблюдаемой в июле. Сохраняются основные циркуляционные образования и их расположение (рис. 3, *е*). Этому способствует совпадение преобладающих ветров по направлению, несмотря на различие по скорости (1.3 м/с), а также близкие величины притока. Некоторое уменьшение притока проявляется лишь в ослаблении волжского потока, который в октябре не в состоянии перекрыть движение моложских вод в приплотинный участок, значительный объем которых в это время сбрасывается из водохранилища. Однако порядок величин результирующего переноса в основных циркуляционных образованиях сохраняется.

Усиление ветра в октябре приводит также к увеличению средних скоростей течения (особенно в поверхностном слое) и мощности компенсационного переноса вод. Представленный характер циркуляции обусловлен главным образом морфометрическими особенностями водохранилища. Роль этого фактора в формировании горизонтальной циркуляции вод при равномерном ветре является доминирующей. На долю притока воды в водохранилище приходится 38%, а ветра — только 6%.

В случае неравномерного поля ветра над акваторией водохранилища картина меняется. При циклоническом или антициклоническом его характере с южным или северным переносом циркуляция вод представляет собой обширный циклонический или антициклонический круговорот, охватывающий практически весь Главный плёс (рис. 4, *а, б*). В северной его части может образовываться локальное завихрение, в формировании которого преобладающую роль играет неравномерное по направлению поле ветра, рельеф дна имеет второстепенное значение. В формировании локального вихря северной части Главного плёса могут участвовать и шекснинские воды.

Таким образом, на примере Рыбинского водохранилища показано, что в каждом искусственном водоеме под влиянием ряда факторов формируется крупномасштабная циркуляция вод, которая может быть охарактеризована одним или несколькими круговоротами циклонического или антициклонического знака, а также зонами схождения или расхождения полных потоков, находящихся в системе вихревых образований. Последние имеют эллиптическую форму с соотношением 3 : 1 большой и малой осей и ориентированы вдоль продольной оси водохранилища. Размеры вихрей определяются морфометрическими характеристиками водоема и ветровыми условиями. Для Ивановского водохранилища они в среднем составляют по большой оси 300–500 м, по малой — 100–300 м; для Рыбинского водохранилища — колеблются от 29 до 60 км и от 9 до 23 км соответственно. При штормовых ситуациях размеры вихрей в Ивановском водохранилище значительно превышают указанные и могут быть соизмеримы с линейными размерами водоема.

Диапазон скоростей интегрального переноса вод в вихревых образованиях составляет 0.1–6.3 см/с, в зоне схождения полных потоков — 2.5–6.3 см/с, в зонах расхождения — 0.1–1.2 см/с.

Для всех разновидностей циркуляции вод в слое до глубины 2 м преобладает перенос вод по направлению ветра или с небольшим отклонением (рис. 5, А). В слое 2–4 м происходит постепенная смена направления течения на противоположное и наблюдается наибольшая изменчивость его скорости и неустойчивость по направлению. С глубины 4 м до дна всю водную толщу охватывает противотечение (рис. 5, Б).

Наибольшие скорости течения в поверхностном слое прослеживаются в мелководных районах водохранилища. В прибрежье и над возвышениями рельефа дна они достигают 11–13 см/с. Максимальные скорости в стержне компенсационного течения (4.6–6.3 см/с) отмечаются на глубинах 4–5 м в глубоководных районах водоема.

Оценка вертикальной составляющей скорости течения показала, что зоны подъема вод совпадают с циклоническими круговоротами и их ложбинами, а зоны опускания — с антициклоническими круговоротами и их гребнями. Площади зон подъема и опускания вод примерно одинаковы, и каждая составляет около 50% от площади Главного плёса.

Величины вертикальной составляющей скорости течения малы и не превышают 10^{-3} – 10^{-4} см/с. В то же время их отношение к значениям скоростей горизонтального переноса примерно такое же, как отношение глубины водоема к его горизонтальным размерам. Величина вертикальной составляющей скорости течения сопоставима со скоростью орбитального движения частиц воды в волнах при ветре 5 м/с только на глубинах свыше 10 м, а при скорости ветра более этой величины — на глубине свыше 13 м. Следовательно, наиболее вероятное влияние вертикальной составляющей скорости течения на перемешивание водных масс может проявляться в придонных слоях глубоководных районов водохранилища.

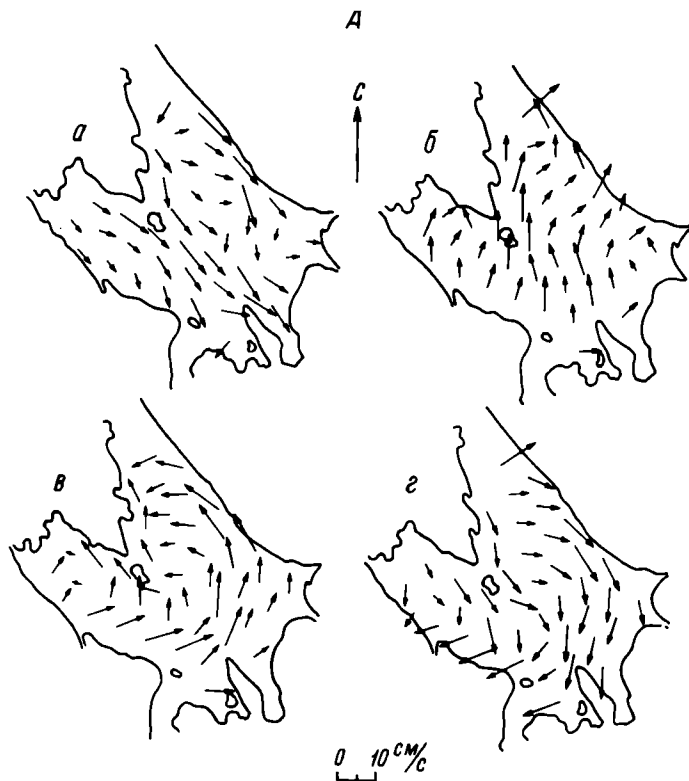


Рис. 5. Векторное поле течений в слоях 0–2 и 4–6 м.

a — северо-западный ветер; *б* — южный ветер; *в* —циклон с южным переносом; *г* — антициклон с северным переносом. Масштаб соответствует: *A* — 10 см/с; *Б* — 5 см/с.

Балансы основных биогенных элементов, рассчитанные на основе водных балансов и включающие оценку таких приходных статей, как поверхностный сток, атмосферные осадки, сточные воды, диффузия из донных отложений, выявили общую для всех верхневолжских водохранилищ закономерность: в современных условиях основным источником поступления в них питательных веществ является речной сток, составляющий от 65 до 94 % общего прихода (см. таблицу).

Поступление биогенных элементов в водохранилища Верхней Волги с речным стоком (доля от суммарного прихода)

Водохранилище	Речной сток, % от общего поступления		Литературный источник
	N	P	
Иваньковское	70	66	[6]
Угличское	96	94	[10]
Рыбинское	75	—	[19]
Шекснинское	—	94	[8]

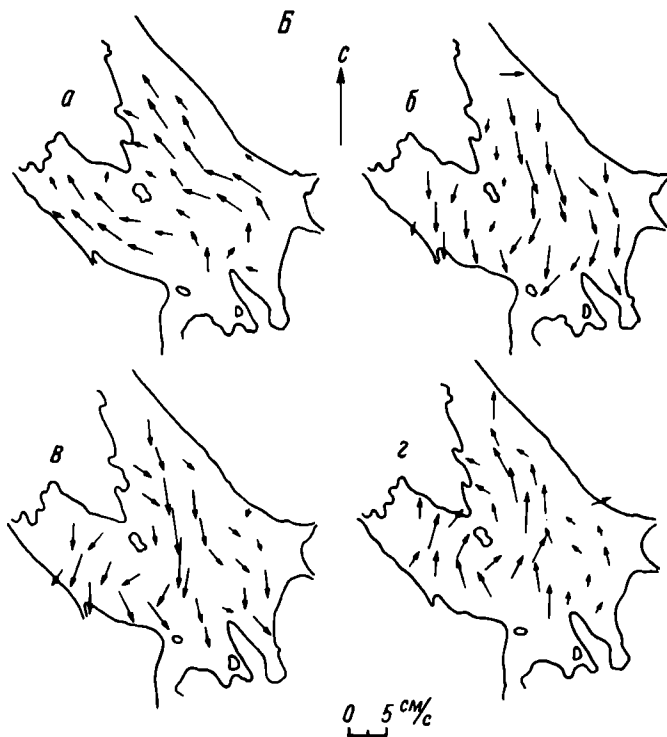


Рис. 5 (продолжение).

В Ивановском водохранилище, где антропогенный фактор вносит существенные коррективы в формирование химического состава вод, влияние речного стока на гидрохимический режим имеет свою специфику. Сопоставление гидрохимических характеристик в годы, различающиеся по водности и внутригодовому распределению водного стока, обнаружило наиболее существенные различия в содержании органического вещества (ОВ) гумусовой природы, а также нитратов и газового режима [7]. Полученные данные подтвердили наличие прямой зависимости цветности воды от объема поверхностного стока. При его величине, близкой к средней, и нормальном распределении максимальные концентрации ОВ гумусовой природы приходятся на весенний период. Снижение их к осени составляет примерно 40%. В годы большей водности с обильными летне-осенними паводками высокие концентрации соединений сохраняются в водоеме до конца вегетационного периода. При этом значительно снижается доля легкоусвояемого органического вещества, что обусловлено меньшей интенсивностью продукционных процессов. Снижение уровня фотосинтетических процессов происходит не только из-за более низких температур воды в многоводном году, но и в результате ингибирующего действия высоких

пенсируют в достаточной мере расход O_2 на окисление аллохтонного ОВ, в больших количествах поступающего с водосбора в течение всего периода вегетации, что и обуславливает относительный дефицит кислорода в многоводном году.

Из соединений биогенных элементов наибольшие различия характерны для нитратного азота, содержание которого в многоводном году значительно повышено. Однако следует отметить, что содержание соединений азота в весенних водах определяется не столько объемом половодья, сколько особенностями снеготаяния. Концентрации же общих N и P в водохранилище в разные по водности годы почти одинаковы — это связано с наличием двух основных источников их поступления: поверхностного стока и сточных вод. В многоводный год большое разбавление сточных вод компенсируется относительно высокими концентрациями N и P в водах поверхностного стока.

В общем содержании и соотношении основных компонентов солевого состава значительных изменений не происходит, за исключением хлоридов и натрия, концентрация которых в многоводном году снижается примерно в 1.5–2 раза [7].

Роль боковой приточности в формировании гидрохимического режима Угличского водохранилища довольно значительна [10]. Реки, впадающие в этот водоем, в половодье несут большое количество взвеси, а их воды в весенний период богаты биогенными элементами. В связи с тем что годовая аккумуляция биогенов в основном происходит в период половодья, когда объемы волжского стока и боковых притоков довольно близки, она в значительной мере определяется боковой приточностью. В вегетационный период влияние притоков на содержание макрокомпонентов солевого состава, биогенных элементов и органического вещества носит локальный характер и почти не сказывается на гидрохимическом режиме центральной части водохранилища. В годовом поступлении в водоем азот и фосфор, содержащиеся в водах боковых притоков, составляют более 30 %.

Основная водная масса Угличского водохранилища по ряду показателей, таких как содержание взвеси, прозрачность, концентрация растворенного кислорода, БПК₅, может быть отнесена к водам удовлетворительной чистоты. Высокие окисляемость и цветность воды обусловлены природными свойствами поверхностного стока лесного водосбора. Интенсивный водообмен водохранилища не способствует снижению этих показателей. Вместе с тем необходимо проведение оздоровительных мероприятий в бассейне таких притоков, как Дубна и Кашинка, в настоящее время изменивших свой химический состав в результате интенсивного антропогенного воздействия [10].

Наибольший вклад в формирование гидрохимического режима водоема боковые притоки вносят в Рыбинском водохранилище, где волжский поток составляет лишь 36 % в общем водном балансе, а 64 % дает боковая приточность. Большинство притоков (реки Молога, Шексна и значительное число „малых“ рек) формируются в более северных районах, характеризующихся значительной залесенностью (до 71 %)

и заболоченностью (до 21 %). Это определяет качество их вод, которым свойственно более низкое, чем в Волге, содержание биогенных элементов, более высокое аллохтонного органического вещества гумусового происхождения, а также более низкое насыщение кислородом. Влияние этих вод приводит к некоторому снижению содержания биогенных элементов в основной водной массе Рыбинского водохранилища по сравнению с вышележащими Ивановским и Угличским. Содержание же органических гуминовых веществ, наоборот, несколько повышено, несмотря на более интенсивную трансформацию их в водохранилище в связи с высокой гидродинамической активностью водных масс и длительным периодом регулирования.

В Горьковском водохранилище притоки оказывают существенное влияние на формирование гидрохимического режима озерной его части. В половодье сток их составляет около 70% общей приточности. В связи с этим в мае содержание солей в озерном плёсе в 2 раза ниже, чем в речной части, где роль притоков невелика и качество воды определяется водами, поступающими из Рыбинского водохранилища. Для последних характерны незначительные внутригодовые колебания химического состава. Немногочисленные притоки речного плёса еще больше сглаживают небольшие сезонные различия, свойственные трансформированным водам, сбрасываемым из Рыбинского водохранилища, так как весной из него поступают „зимние“ воды, а в летне-осенний период — трансформированные воды половодья. Боковой приточностью обусловлено более высокое содержание аллохтонного органического вещества в озерном плёсе Горьковского водохранилища и, как следствие, недонасыщение воды кислородом (в среднем 57–82% по сравнению с речным — 81–92%). Содержание же биогенных элементов в обоих плёсах одинаково.

Прогнозирование интенсивности развития фитопланктона для определения уровня трофии водоема и связанного с ним качества воды требует более точного определения нагрузки биогенных элементов на водоем и оценки обеспеченности ими водных организмов. В связи с этим возникает необходимость анализа форм биогенных элементов и определения доступности их для гидробионтов, а также возможности их ферментативного гидролиза. В соответствии с данной проблемой изучался фракционный состав соединений азота [20, 21], фосфора [5], железа [18].

Выделение фракций фосфора производилось на основе разной степени дисперсности и устойчивости их к физико-химическим воздействиям [5]. В Ивановском и Угличском водохранилищах в силу интенсивного водообмена и особенностей площади их водосбора растворенные и коллоидальные формы фосфора преобладают над взвешенными, в среднем составляя 65–80% от общего. Основной формой P является реактивный фосфатный. Растворенный неактивный (22% от общего фосфора) состоит преимущественно из фосфорорганических соединений, гидролиз которых катализируется ультрафиолетом. Среди взвешенных форм весной и осенью к ведущей фракции также относится реактивный фосфор, легко десорбируемый с поверхности взвешенных частиц.

В обширном мелководном Шошинском плёсе состав соединений фосфора определяется главным образом автохтонными процессами. В нем преобладают взвешенные неактивные формы, концентрации которых весьма значительны. Количество же растворенного фосфора невелико и обычно не превышает 20–25 % от общего. Однако как во взвеси, так и в растворенной фракции преобладают неактивные соединения. Соотношение этих форм весьма изменчиво, что обусловлено не только высокой интенсивностью продукционно-деструкционных процессов, но и частым присутствием в воде наряду с планктонными организмами тонкодисперсных частиц взмученных донных отложений. В остальные сроки полностью отсутствует фракция полифосфатов, что свидетельствует об истощении внутриклеточного запаса фосфора в планктоне [5].

Анализ фракционного состава соединений железа, выполненный с помощью мембранных фильтров [18], показал, что в Ивановском водохранилище концентрация растворенного минерального железа в вегетационный период измеряется сотыми и тысячными долями миллиграмма на литр, что соответствует в среднем 1 % от общего его содержания, но нередко снижается и до аналитического нуля. Концентрация же растворенного органического железа в основной массе водохранилища довольно стабильна — 0.1–0.2 мг/л, т. е. 23–35 % от его общего содержания. Более 60 % железа входит в состав взвеси. Самое низкое содержание растворенных форм железа (минерального и органического) характерно для мелководного Шошинского плёса — в среднем за год 0.6 и 7 % соответственно. Этот же плёс отличается и самыми высокими концентрациями взвешенных форм железа: 0.49–2.10 мг/л (83–97 %).

Основной формой азота в водохранилищах Верхней Волги является азот органических соединений, количество которого даже весной приближается к 50 % и в среднем за год составляет примерно 70 % от общего, достигая в отдельные периоды 98 % [21]. Содержание в воде легкогидролизуемых соединений азота (амидов, свободных аминокислот и белков) как в Рыбинском, так и в Ивановском водохранилище лишь летом повышается до 25–45 %. В другие сезоны до 90 % органического азота представлено негидролизуемыми, труднодоступными соединениями. Наименьшее количество аминокислот и амидов характерно для аллохтонного органического вещества высокоцветной воды, приносимых северными реками с залесенных и заболоченных водосборов. В Ивановском водохранилище более высокое содержание усвояемых форм органического азота свойственно продуктивному мелководному Шошинскому плёсу, в Рыбинском — волжской его ветви. Летом увеличение доли легкогидролизуемого азота в общем его содержании сопровождается уменьшением отношения C/N с 20 до 10–12, что свидетельствует о качественном изменении органического вещества, вызванном преобладанием ОВ автохтонного происхождения, образующегося за счет фотосинтетических процессов.

Весной большая часть азота находится в растворенном состоянии. Азот взвесей обычно не превышает 20 %. Летом доля взвешенного азота возрастает до 60 % от суммы органических форм, а к осени вновь

снижается до 25—40%. Из минеральных соединений азота преобладают нитраты, особенно в волжских водных массах, где в весенний период содержание их соизмеримо, а нередко даже и превышает концентрацию в них органического азота. В высокоцветных водах (Шекнинское водохранилище, в Рыбинском — моложские и шекнинские водные массы, в Горьковском — воды озерного плёса) концентрации окисленных соединений азота и минеральных его форм невелики.

Недоступность основной фракции органических соединений азота при низких концентрациях минеральных его форм обусловили несогласованность трофических индексов, рассчитанных для Угличского и Горьковского водохранилищ по общему азоту и другим параметрам (концентрация хлорофилла, общего фосфора), рекомендованным для определения трофического статуса водоема [26, 27]. Это обстоятельство не позволяет использовать такие показатели, как содержание общего азота и фосфора, в качестве исходных данных для оценки трофического состояния волжских водохранилищ, хотя и дает полезную информацию о недоиспользованности или непригодности для гидробионтов некоторых соединений N и P, присутствующих в водоеме [9].

Для оценки обеспеченности фитоценозов фосфором и выяснения его значения как фактора, лимитирующего развитие фитопланктона, определялась скорость поглощения и оборота фосфатов [3—5]. Поскольку обратимость фосфатов обусловлена деятельностью водорослей и бактерий, высокие скорости ее свидетельствуют о напряженности фосфатного обмена, а в ряде случаев — о дефиците фосфора. Изменение скорости поглощения фосфатов в зависимости от их концентрации, подчиняясь закону энзимного переноса, описываемого уравнением Михаэлиса—Ментен, позволяет определить максимальную скорость поглощения (V_m) и константу скорости насыщения (K_S). Сопоставление этих потенциальных показателей дает представление о скорости поглощения фосфатов при минимальной их концентрации. Высокие отношения V_m/K_S свидетельствуют об устойчивости и высокой компенсаторной способности биоценоза, обеспечивающей возможность обитания в условиях напряженного фосфатного режима. Сравнение же K_S с концентрацией присутствующих в воде фосфатов дает ориентировочное представление о том, насколько содержание фосфатов удовлетворяет потребность планктонного биоценоза в этом элементе. Наиболее удачным приемом оценки фосфатного дефицита следует считать сопоставление оптимальной скорости фотосинтеза и потенциальной скорости поглощения PO_4^{3-} , предложенное Линром и Пиком [28], что позволяет избежать ошибок, свойственных другим методам, в частности известному методу добавок.

Результаты наблюдений на верхневолжских водохранилищах показывают, что изменения кинетических параметров поглощения PO_4^{3-} соответствуют биологическому циклу развития экосистемы. Так, темп обмена фосфатов в Угличском водохранилище значительно медленней, чем в Ивановском. А в воде эвтрофного Шосинского плёса Ивановского водохранилища константа скорости оборота на два порядка больше, чем в русловой части водоема. Время оборота фосфатов не превышало

1 ч. Заметно выше была и потенциальная скорость поглощения PO_4^{3-} свидетельствующая о более высокой потребности в фосфоре клеток. Большие значения кинетических параметров в мелководной зоне позволяют полагать, что содержание растворенного минерального фосфора служит фактором, ограничивающим развитие планктонного фитоценоза [5].

В Горьковском водохранилище кинетика фосфатного обмена также отражает активность биопроцессов. В речном его плёсе при обильном развитии диатомовых (весной 1981 г.) константа скорости оборота составляла десятые доли, время оборота — 4–5 ч; при низком содержании хлорофилла (весной 1982 г.) константы оказались на порядок меньше, а время оборота составило 35–60 ч. Однако большие соотношения скорости фотосинтеза и поглощения PO_4^{3-} позволяют считать, что низкий уровень развития фитопланктона не обусловлен дефицитом фосфатов. По продольному разрезу водохранилища изменение кинетических параметров представляет двугорбую кривую с первым максимумом в речном плёсе и вторым — в озерном. Более низкие скорости характерны для среднего участка водоема, где формируются новые фитоценозы с более низкими биомассами диатомовых. Летом, когда развитие фитопланктона достигает масштабов „цветения“, время оборота содержащихся в воде фосфатов составляет 20–40 мин [4].

Наличие в природных водах ферментов фосфатазной группы обеспечивает водным организмам возможность использования в качестве источника усвояемых форм фосфора некоторых его органических соединений. Процессы энзимного освобождения фосфатов из фосфорорганических соединений исследовались в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Шекснинском и Горьковском водохранилищах [22, 23]. Выявлены особенности этого процесса в данных водоемах и ряд факторов, регулирующих его. Полученные результаты показывают, что ферменты фосфатазной группы присутствуют в воде исследуемых водоемов и активны большую часть года. Минимальные величины фосфатазной активности наблюдаются в осенне-зимний период, максимальные — весной и летом, в период массового развития фитопланктона. Весенний пик, связанный с развитием диатомовых водорослей, обычно выше летнего, обусловленного „цветением“ синезеленых.

Установлено, что в верхневолжских водохранилищах большая часть фосфатазной активности обусловлена щелочной фосфатазой. Роль кислой фосфатазы сравнительно невелика. В отдельные периоды ее действия вообще не обнаруживается. При исследовании субстратной специфичности выяснено, что в водохранилищах Верхней Волги энзимному гидролизу может подвергаться широкий круг фосфорорганических соединений, относящихся к различным классам (фосфоэфиры сахаров спиртов, соединений ароматического ряда, фосфонуклеотиды как с пуриновым, так и с пиримидиновым основанием и др.), что обеспечивает активную регенерацию фосфатов. Различия в соотношении скорости гидролиза фосфоэфиров разных классов дают основание считать, что фосфатазы природных вод представляют собой группу энзимов, реагирующих с большим числом субстратов, и являются изменчивыми в биохимическом отношении.

В весенний и летний периоды в большинстве водоемов преобладают фосфатазы, связанные со взвесью, преимущественно с фитопланктоном, который обеспечивает в эти сезоны довольно высокий уровень общей фосфатазной активности (до 5–10 мкг P/(л · ч)). Доля бактериальной активности значительно меньше. Осенью и зимой значительная часть фосфатазной активности, общий уровень которой весьма невелик (0.5–1.5 мкг P/(л · ч)), должна быть отнесена за счет растворенных фосфатаз.

Определение кинетических параметров показало, что процесс гидролиза фосфорорганических соединений в водоеме подчиняется законам энзимной кинетики и может быть описан уравнением Михаэлиса–Ментен. Константы половинного насыщения (K_M), характеризующие сродство энзима к субстрату, в исследуемых водоемах довольно высоки (18–250 мкг P/л), особенно весной, что, вероятно, обусловлено комплексообразованием ферментов со взвешенными веществами и растворенными гуминовыми соединениями, концентрации которых в весенних водах значительно больше. Корреляционный анализ полученных данных выявил тесную связь величин K_M с содержанием в воде органических веществ ($R = 0.96$). Анализ кинетических параметров ферментативного гидролиза позволил ориентировочно оценить скорость расщепления фосфорорганических соединений в естественных условиях водоема, которая составила 0.2–15 мкг P/(л · сут) (0.01–0.63 мкг P/(л · ч)). Из водохранилищ бассейна Волги минимальными скоростями характеризовались Камское и Шекснинское водохранилища (соответственно 0.3–0.8 и 0.5–2.5 мкг P/(л · ч)). Наиболее часто высокие потенциальные скорости фосфатазного гидролиза отмечались в Шошинском плёсе Ивановского водохранилища (до 7 мкг P/(л · ч)). В отдельные периоды довольно высокие величины V_m наблюдались и в некоторых районах Горьковского и Рыбинского водохранилищ (до 5.5–8 мкг P/(л · ч)) при обычно умеренных величинах этого показателя в течение большей части года (0.5–2.0 мкг P/(л · ч)).

Широкий диапазон колебаний фосфатазной активности и кинетических параметров обмена PO_4 свидетельствует о высокой саморегулирующей способности водной экосистемы поддерживать равновесный фосфатный уровень, компенсируя недостаток фосфора в воде за счет энзимной регенерации фосфатов.

Преобладание в период вегетации низких скоростей оборачиваемости фосфатов и интенсивности фосфатазного гидролиза, а также наличие относительно высоких концентраций растворенных форм фосфора в воде позволяют считать, что содержание этого элемента не относится к факторам, лимитирующим развитие фитопланктона в основных водных массах исследуемых водоемов. Не менее ответственным за интенсивность продукционных процессов в водохранилищах Верхней Волги, по-видимому, является железо в доступной для организмов форме.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют, что в настоящее время основные водные массы водохранилищ Верхней Волги могут быть отнесены к водам удовлетворительной чистоты. Экосистема Волги пока справляется как с вносимым, так и с продуцируемым

органическим веществом за счет повышения напряженности процессов его трансформации. Однако самоочищающая способность водоемов ограничена. Чтобы сохранить относительную сбалансированность волжской экосистемы и данный уровень качества воды, необходимо в самое ближайшее время проведение оздоровительных мероприятий на водосборе рек бассейна, в том числе и на так называемых „малых“ реках, играющих существенную роль как в водном балансе, так и в формировании качества воды верхневолжских водохранилищ.

Литература

1. *Буторин Н. В., Литвинов А. С.* О течениях в Рыбинском водохранилище // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л., 1963.
2. *Буторин Н. В., Литвинов А. С., Фомичев И. Ф., Поддубный С. А.* Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
3. *Былинкина А. А.* Исследование оборачиваемости фосфатов в водной толще водохранилищ // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977.
4. *Былинкина А. А.* Интенсивность фосфатного обмена и лимитирующая роль фосфора в развитии фитопланктона // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах: Тез. докл. IV Всесоюз. симп. Петрозаводск, 1983.
5. *Былинкина А. А., Петухова Л. А., Лапирова Т. Б.* Формы и кинетика поглощения фосфатов в водохранилищах Верхней Волги // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
6. *Былинкина А. А., Трифонова Н. А.* Круговорот биогенных элементов и проблемы качества воды водохранилищ Волги // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
7. *Былинкина А. А., Трифонова Н. А.* Особенности гидрохимического режима Ивановского водохранилища в связи с объемом и распределением водного стока // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
8. *Былинкина А. А., Трифонова Н. А.* Об источниках поступления фосфора в Шекснинское водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 58.
9. *Былинкина А. А., Трифонова Н. А.* Оценка трофического статуса Горьковского водохранилища // Антропогенное эвтрофирование природных вод: Тез. докл. на Третьем Всесоюз. симп. М., 1983.
10. *Былинкина А. А., Трифонова Н. А.* Гидрохимический режим Угличского водохранилища и факторы его формирования // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987.
11. *Зиминова Н. А.* Элементы гидрологического режима и водный баланс Ивановского водохранилища за 1951—1956 гг. // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. 1959. Вып. 2 (5).
12. *Иваньковское водохранилище и его жизнь.* Л., 1978.
13. *Курдина Т. Н.* Элементы гидрологического режима и водный баланс Угличского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. 1959. Вып. 2 (5).
14. *Литвинов А. С.* Некоторые данные о ветровых течениях в Рыбинском водохранилище // Сб. работ Рыбинской ГМО. Л., 1966. Вып. 3.
15. *Литвинов А. С., Фомичев И. Ф.* Водообмен и динамика вод в водохранилищах // Acta hydrophys. (Berlin). 1982. Н. 3/4.
16. *Рыбинское водохранилище и его жизнь.* Л., 1972.

17. *Савина В. Д.* Водный баланс Рыбинского водохранилища // Сб. работ Горьковской, Волжской и Рыбинской ГМО. 1976. Вып. 10.
18. *Степанова И. К.* Формы миграции железа в воде Иваньковского водохранилища // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
19. *Трифонов Н. А.* Соединения азота в Рыбинском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974.
20. *Трифонов Н. А.* О содержании органического азота в воде Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977.
21. *Трифонов Н. А.* Источники поступления и распределение соединений азота в Рыбинском водохранилище // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев, 1980.
22. *Трифонов Н. А.* О фосфатазной активности вод Иваньковского и Угличского водохранилищ // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
23. *Трифонов Н. А.* О фосфатазной активности вод Горьковского водохранилища // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах: Тез. докл. IV Всесоюз. симп. Петрозаводск, 1983.
24. *Фельзэнбаум А. М.* Теоретические основы и методы расчета установившихся морских течений. М., 1960.
25. *Фомичев И. Ф., Литвинов А. С.* Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водообмен и уровень // Вод. ресурсы. 1980. № 4.
26. *Aizaki M., Otsuku A., Fukushima T., Hosomi M., Muraoka K.* Application of 'Carlson's trophic state index and other parameters // Verh. Intern. Vereinig. theor. and angew. Limnol. 1981. Vol. 21. P. 1.
27. *Carlson R. E.* A trophic state index for lakes // Limnol., Oceanogr. 1977. Vol. 22, N 2.
28. *Lean D. R. S., Pick F. R.* Photosynthetic of response of lake plankton to nutrient enrichment: a test for nutrient limitation // Limnol., Oceanogr. 1981. Vol. 26, N 6.

Н. А. Лаптева

ОЛИГОКАРБОФИЛЬНЫЕ БАКТЕРИИ В ПРЕСНЫХ ВОДОЕМАХ

Выяснение структуры и функции основного микробияльного населения водоемов – фундаментальный вопрос водной микробиологии. Возможность таких исследований появилась лишь в последние 15 лет благодаря применению новых методов изучения водной микрофлоры: электронной микроскопии, бедных питательных сред для выделения отдельных групп бактерий, меченного по ^{14}C растворенного органического вещества (РОВ) для оценки активности микроорганизмов [11, 15, 18, 20, 22, 24, 25].

Водную микрофлору, так же как и почвенную, подразделяют на аллохтонную и автохтонную. Обычно к аллохтонной относят сапрофиты которые активизируются в период отмирания водорослей и макрофитов или при поступлении с водосборной площади в водоем органического вещества (ОВ). Они составляют малую часть от общего количества бактерий и участвуют в процессах разложения ОВ на первых стадиях

В состав автохтонного бактериопланктона входят разнообразные таксономические группы с различными физиологическими свойствами. В основном это гетеротрофные микроорганизмы, автотрофные же развиваются в специфических экологических условиях. По отношению к ОВ гетеротрофы разделяются на облигатные олигокарбофилы, или олиготрофы, и факультативные [21, 22, 26, 30]. Термин „олиготрофы“ шире и включает бактерии, использующие минимальные концентрации ОВ и биогенных элементов [4]. Мы придерживаемся термина „олигокарбофилы“, так как главным фактором, обеспечивающим развитие бактерий, служит ОВ [12].

Большинство исследователей [8, 12, 21, 23] относят к олигокарбофильным бактериям (ОБ) микроорганизмы, способные активно развиваться на минимальных концентрациях ОВ.

Факультативные олигокарбофилы в зависимости от условий растут как при низких, так и при высоких концентрациях ОВ [30]. По-видимому, они имеют адаптивные ферменты и легко переходят с одного типа питания на другой. Такое деление гетеротрофных бактерий, вероятно, следует считать условным, так как пороговая концентрация ОВ при которой возможен рост микроорганизмов разных эколого-физиологических групп, не выявлена.

Открытым считается и вопрос о природе ОВ, потребляемого олигокарбофилами. Хирш [19] предполагает, что они развиваются за счет

РОВ; Моальди и Овербек [25] указывают на их способность разлагать трудноусвояемое ОВ; по С. И. Кузнецову [3], олигокарбофилы используют промежуточные продукты обмена в низких концентрациях и завершают полное их разложение.

Таким образом, понятие „олигокарбофилия“ окончательно не сложилось, и результаты исследований разных авторов приводят к выводу, что наибольшая часть гетеротрофного населения способна аккумулировать ОВ из рассеянного состояния и делать его доступным другим гидробонтам. В этом состоит главная роль олигокарбофилов в круговороте углерода в водоемах.

Олигокарбофильные микроорганизмы стали известны только с применением новых методов и питательных сред для их выделения. В основу этого была положена способность микроорганизмов развиваться на природной воде [11, 17] и на минеральной среде [19].

Цель работы — изучить доминирующие виды олигокарбофильных бактерий, их численность и распределение в озерах разных типов трофики.

Для характеристики сред озер, в которых обитали олигокарбофильные бактерии, были использованы некоторые параметры: гидрологические (глубина, температура, прозрачность, электропроводность, цветность), гидрохимические (рН среды, перманганатная окисляемость, кислород) и микробиологические (фотосинтез водорослей, общее число бактерий и сапрофитов, темновая ассимиляция). Анализы проводили по общепринятым методикам, предложенным С. И. Кузнецовым и В. И. Романенко [13].

Подробно приведем метод количественного учета и выделения чистых культур доминирующих олигокарбофильных бактерий, который был разработан нами [8, 14].

Для анализа пробы воды отбирали стерильно: в мелководных озерах с глубины 0.5 м придонного горизонта батометром Францева, в глубоководных, стратифицированных по температуре — батометром конструкции Ю. И. Сорокина и В. И. Романенко [13] из зон, соответствующих эпилимниону, термоклину и гиполимниону. В качестве питательной среды использовали природную воду исследуемых озер с добавлением казеината и дрожжевого экстракта фирмы „Дифко“ по 5 мг/л, так как некоторым бактериям недостаточно того количества ОВ, которое содержится в естественной воде. Хотя в воде водоема концентрация ОВ низка, существует динамическое равновесие между его разрушением и образованием. Кроме того, при стерилизации разрушаются витамины и аминокислоты, которые необходимы для интенсивного развития олигокарбофилов. Воду по 10 или 5 мл разливали в пробирки и стерилизовали в автоклаве при 0.5 атм в течение 30 мин. Реакцию среды после стерилизации доводили до рН воды исследуемых озер. Для этого пробирки с водой помещали в герметический шкаф в атмосферу углекислоты. Засев такой среды производили по способу предельных разведений (10- и 5-кратных) вплоть до восьмого в двух повторностях. Срок инкубации посевов для каждого типа озера также

трофных – 15–20 сут.

Одновременно в каждой пробе определяли исходное общее число бактерий (путем прямого подсчета на мембранных фильтрах марки „Сынпор“) и сапрофитов (посевом на рыбопептонный агар). После культивирования посевов при комнатной температуре из всех разведений стерильно отбирали по 0.5 мл и делали густой посев на рыбопептонный агар, разведенный в 10 раз (РПА/10). После 10 сут выращивания производили отсев на косяки из тех чашек, в которых была отмечена предельная граница развития бактерий, и оставляли их для дальнейшего получения чистых культур доминирующих видов. Для точного количественного учета ОБ в пробирки с посевами добавляли гидролизат белка, меченный ^{14}C , ставили их на 4 ч, далее фиксировали формалином и фильтровали через мембранные фильтры с диаметром пор 0.35 мкм с последующей промывкой 5 мл 0.1 %-го физиологического раствора. Фильтры высушивали и просчитывали под счетчиком Гейгера. О наличии роста судили по радиоактивности на фильтрах и сравнивали с контролем (незасеянные пробирки, в которые также добавлялся гидролизат белка).

Чистые культуры получали путем рассева косячков первого пассажа на чашки Петри с РПА/10. Как правило, из предельных разведений выделялось 1–3 культуры бактерий. Их чистоту проверяли под световым и электронным микроскопами и путем рассева на богатые и бедные питательные среды. Морфологические и культурально-физиологические свойства видов изучали по методам, описанным Скерманом [27]. Концентрация источников питания – углерода и азота – была снижена до 50 мг/л. Определялись наличие выростов клетки, жгутов, капсул, спор, рост на различных источниках углерода (углеводах, спиртах, органических кислотах), использование форм азота, наличие протеолитических ферментов, амилазы и каталазы, способность культур к денитрификации, характер роста на богатых белковых и углеводных средах, а также на природной воде. Идентифицирование культур проводили до рода и вида по определителю Берджи [16], бактерии рода каулобактер – дополнительно по Красильникову и Беляеву [2]. Отметим, что многие культуры определили до вида лишь приблизительно.

Микроорганизмы, имеющие специфичную форму клетки, изучали на медных сеточках, используемых для монтировки срезов в электронной микроскопии, которые устанавливали в озерах для обрастания бактериями или на них наносили отстоявшийся бактериальный осадок. После определенной экспозиции сеточки контрастировали фосфорновольфрамовой кислотой, высушивали и просматривали под электронными микроскопами марки JEM=100с и Тесла-613.

Для исследования были выбраны озера разных географических зон, отличающиеся друг от друга трофией, глубиной, температурой, содержанием кислорода, ОБ и сульфатов, цветностью и т. д. По величине площади водного зеркала можно выделить следующие группы водоемов: малые (0.5–1.5 км²) – неглубокие озера Вологодской обл., входящие в Северо-Двинскую систему, лесные ламбы Южной Карелии;

средние (5–8 км²) — озера Северо-Двинской системы (Зауломское и Сиверское), Латвии и Ярославской обл., карстового происхождения Горьковской обл., Марийской АССР;

крупные (400–3150 км²) — озера Вологодской обл. (Белое и Кубенское), Севан, Байкал, Пертозеро, Ярославской обл. (Неро и Плещево).

Обследование водоемов производили в основном летом, а высокогорного оз. Севан — в разные сезоны года, оз. Байкал — в августе—сентябре. По типу трофии все они относятся к основным и промежуточным типам [12].

В олиготрофных и олигомезотрофных озерах летом наблюдался четко выраженный термоклин, растворенный кислород в них присутствовал по всей глубине до дна. Судя по величинам перманганатной окисляемости, содержание ОВ было равным 3–5 мг О/л. Продукция фитопланктона составляла меньше 0.1 мг С/(л · сут). Гетеротрофная ассимиляция углекислоты как показатель активности микрофлоры была незначительной даже в зоне фотосинтеза — 1–2 мкг С/(л · сут).

Для большинства озер мезотрофного типа характерно полное перемешивание водной массы. Перманганатная окисляемость соответствовала 6–8 мг О/л, цветность — 20–50°. Величины первичной продукции ОВ варьировали от 0.15 до 1.6 мг С/(л · сут).

Дистрофные озера (лесные ламбы) Карелии характеризуются отсутствием в гипolimнионе кислорода в период стагнации и поступлением из донных отложений закисных соединений железа и марганца [1]. Эти озера питаются в основном стоком с окружающих их болот, в результате цветность в нижележащих слоях воды повышается до 150–400°. В зависимости от типа питающих болот озера относятся к олиготрофным, мезотрофным и эвтрофным. Первичная продукция ОВ в первых двух составляла 0.02–0.2, в последних 0.6 мг С/(л · сут). Гетеротрофная ассимиляция колебалась от 3 до 10 мг С/(л · сут) у поверхности и от 3 до 40 мг С/(л · сут) — в нижних слоях воды.

Все перечисленные озера содержали в воде незначительное количество растворенных сульфатов (5–10 мг/л). В воде озер карстового происхождения их концентрация была от 20 до 50 мг/л.

По перемешиваемости водной массы карстовые озера разделяются на димиктические и меромиктические. Димиктические относятся к мезотрофному типу, меромиктические — к эвтрофному. Меромиктичность озер обусловлена высоким содержанием в анаэробной зоне гипolimниона закиси железа (до 12 мг/л) и сероводорода (до 14 мг/л), большая часть которого связана с железом (озера Горьковской обл.). В микроаэрофильном слое термоклина с цветностью воды до 150° развивались железобактерии, а в анаэробном гипolimнионе при наличии света — фотосинтезирующие серные бактерии. В эпимлионе водоросли продуцировали 0.1 мг С/(л · сут).

Меромиктические озера Марийской АССР характеризовались высоким содержанием сульфатов в нижних слоях водной толщи. Благодаря этому в анаэробном гипolimнионе энергично происходили процессы сульфатредукции, концентрация сероводорода у дна достигала

ерные бактерии. Первичная продукция ОВ в зоне эпилимниона составляла 1 мг С/(л · сут). Цветность воды в слое термоклина повышалась до 80–160°.

Своеобразные свойства присущи озерам Байкал и Севан. Первое характеризуется большой глубиной, малой цветностью воды (5–7°), высокой прозрачностью (до 40 м), низкой первичной продукцией (0.01 мг С/(л · сут)) и пониженной активностью микрофлоры (темновая ассимиляция 0.1–1.4 мкг С/(л · сут)).

Высокогорное оз. Севан отличалось высоким значением рН воды (8.5–8.9), интенсивным фотосинтезом (2.1 мкг С/(л · сут)) и низким содержанием ОВ (2.6–4.7 мг О/л).

Подробная характеристика обследованных озер приведена в предыдущих работах [5, 7, 8–10].

Таким образом, отдельные озера или группа озер с более или менее общими чертами характеризовались и определенными экологическими признаками. Это в свою очередь определяло специфику развития основного автохтонного бактериопланктона — ОБ. Их численность и видовой состав рассматриваются в табл. 1. В поверхностном слое олигомезотрофных озер количество ОБ и общее число бактерий колебались в значительных пределах. Низкая продукция ОВ фитопланктоном лимитировала здесь активное размножение бактерий.

В зоне эпилимниона дистрофных озер были выявлены физиологически активные микроорганизмы (ОБ) в количестве 10–100 тыс. кл./мл; максимальным числом в ламбах с интенсивным фотосинтезом водорослей.

В мелководных и глубоководных озерах мезотрофного типа Вологодской обл. с большим содержанием органико-минеральных взвесей численность ОБ варьировала в меньших пределах по сравнению с олигомезотрофными, хотя величины первичной продукции ОВ были близкими.

В зоне фотосинтеза эвтрофных озер численность ОБ достигала значительных величин и была на порядок меньше общего числа бактерий. Число сапрофитов в таких озерах составляло лишь сотые–десятитысячные доли процента от общего содержания, в высокоэвтрофированных — это соотношение соответствовало 1–3%.

Между численностью ОБ и первичной продукцией ОВ выявлена положительная связь — коэффициент корреляции (K) был равен 0.47 (табл. 2). Как правило, число ОБ было максимальным в озерах с интенсивным фотосинтезом водорослей. Такая же закономерность устанавливалась для общего количества бактерий ($K = 0.65$) и величин темновой ассимиляции ($K = 0.39$). Эти показатели слабо коррелировали с численностью ОБ и сапрофитов, что объясняется несовершенными методами определения количества бактерий путем посева на питательные среды. Результаты по числу сапрофитов и ОБ сильно варьировали по сравнению с общим количеством бактерий и их активностью.

Таблица 1

Численность бактерий в озерах разного уровня трофии, тыс. кл./мл

Тип озера	Озеро	Зона развития бактерий	Число олигокарбофильных бактерий	Общее число бактерий
Олиготрофные димиктические	Байкал	П	0.1-5	300-1000
		Т	0.01-5	200-3000
		Г	0.005-0.01	
Олигомезотрофные димиктические	Пертозеро	П	1-100	300-900
		Т	1-100	600-1000
		Г	100	700-1200
	Дридзас	П	1-10	570-1000
		Т	10	420
Дистрофные димиктические	Бригенес	Г	100	300
	Лесные ламбы Карелии: с признаками олиготрофных	П	10-100	300-2200
		Т	10-100	500-1700
		Г	10-100	1700-500
	с признаками мезотрофных	П	10	200-1000
		Т	10-100	400-6000
		Г	10-1000	2800-7000
	с признаками эвтрофных	П	1000	700-1400
		Т	100-1000	2600-5000
		Г	10-100	5000-6000
Мезотрофные димиктические	Озера Вологодской области	П	10-100	200-1400
		Т	10	300-2700
		Г	10	300-1500
	Севан	П	100-1000	600-3000
		Т	100-1000	300-1400
Эвтрофные меромиктические	Зал. Некрасова в оз. Великое (Горьковская обл.)	П	100	2600
		Т	10	5200
		Г	1	2760
	Кичиер (Марийская АССР)	П	1000	4000-7000
		Т	1000	4000-6500
		Г	100	2500-7000
		П	100-1000	2000-5800
Эвтрофные мономиктические	Озера Ярославской обл. Доткас (Латвийская ССР)	П	1	5500
	Мелководные озера Вологодской обл.	П	10-100	1000-2000
Мезотрофные с признаками эвтрофных, мономиктические	Белое Кубенское (Вологодская обл.)	П	0.1-100	200-350
		П	10-1000	400-1100
Олигомезотрофные, мономиктические	Вашутинское, Рюмниковское (Ярославская обл.)	П	10-100	1700-1900
	Резнас (Латвийская ССР)	П	10	560

Примечание. Здесь и в табл. 6: П — поверхность, Т — термоклин, Г — гипolimнион.

Коэффициент корреляции (K) количества ОБ с различными параметрами среды и коэффициент вариации (CV) в озерах разных типов

Параметры	Поверхностная зона озер		Карстовые		Димиктические олиготрофные		Димиктические дистрофные	
	K	CV	K	CV	K	CV	K	CV
Первичная продукция	+0.47	1.56	—	—	—	—	—	—
Перманганатная окисляемость	-0.14	0.64	—	—	—	—	—	—
Общее число бактерий	+0.3	0.96	+0.26	0.53	0.16	0.9	0.17	1.14
Темновая ассимиляция	+0.24	1.16	-0.46	0.61	0.058	0.82	0.59	1.77
Сапрофиты	+0.12	5.0	—	—	—	—	—	—
Температура	+0.3	0.4	+0.54	0.47	-0.14	0.34	-0.14	0.4
Кислород	—	—	+0.45	1.2	+0.1	0.43	-0.21	0.95
Цветность	—	—	-0.16	0.62	—	—	+0.31	0.98
pH	—	—	+0.27	0.07	—	—	—	—
Электропроводность	—	—	+0.35	0.72	+0.22	0.23	—	—
Олигокарбофилы	+1	1.85	+1	1.32	+1	3.1	+1	3.14

Незначительные колебания температуры поверхностных слоев воды в разных озерах (коэффициент вариации (CV) равен 0.4) определили ее невысокую корреляционную связь с содержанием жизнедеятельных клеток ($K = +0.3$) олигокарбофильных бактерий.

Кислородный режим и температура в этих зонах озер были благоприятными для развития микрофлоры. Общее содержание ОБ в воде не определяло число ОБ, их развитие было связано, прежде всего, с легкоусвояемым РОВ, продуцируемым фитопланктоном.

Распределение микроорганизмов по вертикали водной толщи обусловлено температурной и химической градиацией по кислороду, сероводороду и закисным соединениям железа и марганца. Так, в меромиктических озерах карстового происхождения с одновременным присутствием железа и сульфидов максимальная численность ОБ отмечена в зоне эпилимниона, с глубиной она падает. В микроаэрофильном слое термоклина и анаэробном гипolimнионе развиваются специфические микроорганизмы, связанные с окислением закисного железа и марганца. Большинство этих бактерий относится к ОБ, требующим для своего развития на средах дополнительных факторов роста. Такие виды ОБ учитывались с помощью светового микроскопа с применением гистохимической окраски.

В озерах, меромиктичность которых связана с присутствием в нижележащих слоях воды значительных концентраций сероводорода,

максимальная численность ОБ наблюдалась в зонах эпилимниона и термоклина, а в анаэробном гиполимнионе половину общей численности составляли фотосинтезирующие серобактерии.

Результаты статистической обработки (табл. 2) показали положительную связь численности ОБ с температурой и содержанием кислорода и менее четкую — с цветностью, электропроводностью и рН среды обитания.

В димиктических озерах ОБ распределяются в зависимости от типа трофии. В олигомезотрофных озерах в гиполимнионе число ОБ возрастало на один-два порядка по сравнению с эпилимнионом и термоклином. В мезотрофных озерах с большим количеством взвесей они сосредоточены в поверхностном слое воды с максимальным числом в слое скачка температуры. В оз. Севан благодаря активному фотосинтезу водорослей по всей водной толще ОБ по глубине распределяются более равномерно.

В дистрофно-олиготрофных димиктических ламбах общее число бактерий всегда возрастало в зоне гиполимниона, тогда как ОБ распределялись равномерно. Многие микроорганизмы в нижних горизонтах воды находились в неактивном состоянии, так как большая часть из них оруднена в результате высокой концентрации в воде закиси железа, в окислении которого участвуют многие ОБ.

В лесных ламбах, расположенных среди низинных болот, численность ОБ и общее количество бактерий в зоне гиполимниона максимальны. Как правило, в таких водоемах при наличии ОБ гуминовой природы и ионных соединений железа в массе развиваются олигокарбофильные железобактерии: *Arthrobacter*, *Ochrobium*.

Высокая численность ОБ в дистрофно-эвтрофных ламбах отмечается в зоне эпилимниона. Максимум общего числа бактерий наблюдается в зоне гиполимниона за счет массового развития фототрофных серных микроорганизмов.

В дистрофных озерах низка корреляция ОБ с общим числом бактерий и более значительна — с величинами темновой ассимиляции CO_2 (табл. 2). Температура и кислород, вероятно, в слабой степени определяют развитие ОБ. В большей степени их распределение по вертикали связано с цветностью воды ($K = 0.31$), так как увеличение числа ОБ во многих озерах идет с одновременным повышением гумификации. CV олигокарбофилов в 3 раза выше, чем CV общего числа бактерий.

Таким образом, микроорганизмы зон фотосинтеза и термоклина некоторых мезотрофных и эвтрофных озер находятся в состоянии высокой физиологической активности. В поверхностных слоях она повышается за счет обеспечения РОВ, образуемого в процессе фотосинтеза водорослей, в термоклине — в результате интенсивного распада детрита и отмершего фитопланктона, задерживающегося в силу увеличения плотности воды.

Следует отметить, что, используя данный метод, не всегда можно определить истинное число ОБ, так как результаты учета в значительной степени зависят от физиологического состояния клеток этих бактерий в водоемах.

Частота встречаемости бактерий в озерах

Род	Количество выделенных культур		Количество выделенных видов	
	общее	% от общего	общее	% от общего
<i>Pseudomonas</i>	131	25.5	34	22.9
<i>Flavobacterium</i>	71	13.8	17	11.4
<i>Arthrobacter</i>	67	13.1	8	5.4
<i>Caulobacter</i>	62	12.1	10	6.8
<i>Achromobacter</i>	39	7.6	7	4.7
<i>Micrococcus</i>	35	6.8	19	12.8
<i>Brevibacterium</i>	32	6.2	9	6.1
<i>Corynebacterium</i>	23	4.5	13	8.8
<i>Alcaligenes</i>	13	2.5	3	2.0
<i>Acinetobacter</i>	6	1.2	1	0.7
<i>Mycobacterium</i>	7	1.4	4	2.7
Редко встречаемые	27	5.3	23	15.5
Всего	513	100	125	100

Важным экологическим фактором, определяющим видовой состав и распределение ОБ в водоемах, служит обеспеченность РОВ кислородом.

Доминирующие редко встречающиеся по количеству таксонов (1–3 вида) олигокарбофильные микроорганизмы в озерах принадлежат следующим родам: *Asticcacaulis*, *Aeromonas*, *Chromobacterium*, *Micrococcus*, *Caffkya*, *Cytophaga*, *Sarcina*, *Bacillus* (табл. 3).

Бактерии рода *Pseudomonas* составляют 25% от всех выделенных культур. Около 13% изолированных микроорганизмов относятся к родам *Flavobacterium*, *Arthrobacter* и *Caulobacter*. По количеству разнообразных видов первое место занимают представители 3 родов: *Pseudomonas*, *Flavobacterium* и *Micrococcus*.

Разнообразие олигокарбофильной микрофлоры в озерах зависит от уровня их трофии. Так, наибольшее родовое разнообразие отмечается в дистрофных и мезотрофных озерах и меньшее — в олиготрофных (оз. Байкал) и олигомезотрофных (табл. 4).

Во всех исследованных озерах господствуют виды рода *Pseudomonas*. В водоемах олиготрофного и дистрофного типов значительное число культур относится к роду *Arthrobacter*. Для мезотрофных озер с высокой первичной продукцией ОБ наиболее характерны бактерии род *Caulobacter*, широко этот род представлен в оз. Байкал. В эвтрофных озерах помимо *Pseudomonas* преобладают виды родов *Achromobacter*, *Flavobacterium* и *Micrococcus*. В озерах дистрофного типа с повышенной гификацией воды обитают преимущественно бактерии рода *Brevibacterium*. Повсеместно распространены микроорганизмы рода *Flavobacterium*.

Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в мезотрофных олигомезотрофных озерах, наименьшее — в крупных озерах Байкал Севан (табл. 5).

Таблица 4

Доминирующие олигокарбофильные бактерии в озерах разных типов

Род	Олиготрофное		Мезотрофное		Эвтрофное		Дистрофное	
	число культур	%	число культур	%	число культур	%	число культур	%
<i>Pseudomonas</i>	36	24.0	56	29.6	20	29	19	18.0
<i>Arthrobacter</i>	29	19.3	18	9.5	6	8.8	14	13.2
<i>Caulobacter</i>	17	11.3	39	20.6	1	1.47	5	4.7
<i>Corynebacterium</i>	9	6.0	7	3.7	3	4.4	4	3.7
<i>Flavobacterium</i>	24	16.1	25	13.2	10	13.2	13	12.0
<i>Achromobacter</i>	2	1.3	15	7.9	13	19	9	8.5
<i>Alcaligenes</i>	4	2.7	5	2.6	1	1.47	2	1.9
<i>Micrococcus</i>	10	6.7	11	5.8	9	13.2	5	4.7
<i>Brevibacterium</i>	8	5.3	4	2.1	4	5.9	16	15.1
<i>Acinetobacter</i>	3	2.0	0	0	0	0	3	2.8
<i>Mycobacterium</i>	0	0	2	1.1	2	2.9	3	2.8
<i>Aeromonas</i>	—	—	—	—	—	—	2	1.86
<i>Sarcina</i>	1	0.7	0	0	0	0	0	0
<i>Bacillus</i>	0	0	1	0.52	0	0	2	2.8
<i>Asticcacaulis</i>	0	0	3	1.58	0	0	1	0.94
<i>Gaffkya</i>	0	0	1	0.52	0	0	0	0
<i>Цитопхага</i>	0	0	1	0.52	0	0	0	0
<i>Microcycclus</i>	0	0	1	0.52	0	0	1	0.94
<i>Chromobacterium</i>	0	0	0	0	0	0	2	1.86
Дрожжи	8	4.7	2	1.1	0	0	5	4.7
Всего	150	100	189	100	68	100	106	100

Таблица 5

Частота встречаемости ОБ в поверхностном слое озер разных типов

Тип озера	Число культур	Количество видов	Отношение количества видов к общему числу культур, %
Мезотрофные и олигомезотрофные	47	41	87.2
Эвтрофные	18	15	83.3
Дистрофные	28	13	72.2
Олиготрофное оз. Байкал	109	56	51.4
Мезотрофное оз. Севан	84	50	59.5

Частота встречаемости видов олигокарбофильных бактерий
по глубинам стратифицированных озер

Тип озера	Зона	Число культур	Количество видов	Отношение количества видов к общему числу культур, %
Олиготрофное, димиктическое оз. Байкал	П	32	21	65.6
	Т	46	33	71.7
	Г	29	20	69
Олигомезотрофные димиктические	П	39	33	84.6
	Т	14	14	100
	Г	16	13	81.3
Мезотрофное димиктическое оз. Севан	П	32	21	65.6
	Т	25	20	80.0
	Г	20	15	75
Дистрофные димиктические	П	25	10	40
	Т	41	31	75.6
	Г	37	30	81.1
Меромиктические карстовые	П	17	16	94
	Т	34	30	88.2
	Г	16	10	62.5
Все озера	П	145	101	69.7
	Т	160	128	80
	Г	118	88	74.6

Количество видов изменяется по глубине стратифицированных водоемов (табл. 6). В олигомезотрофных и мезотрофных (оз. Севан) димиктических озерах распределение сходно: наибольшее число видов наблюдается в слое термоклина. В дистрофных димиктических озерах видовой состав более беден в слое эпилимниона и разнообразнее в нижележащих горизонтах с повышенной цветностью воды. В меромиктических озерах наибольшее число видов приурочено к верхним горизонтам воды — эпилимниону и термоклину; значительно беднее анаэробный гипolimнион, где присутствует сероводород и интенсивно развиваются фототрофы.

Качественный состав ОБ в отдельных экологических зонах озер разных типов различен (табл. 7). В дистрофных димиктических озерах и эвтрофных меромиктических максимальное число культур таких родов, как *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Flavobacterium*, выделено из эпилимниона, наименьшее — из анаэробного гипolimниона. В микроаэрофильном слое увеличивается встречаемость бактерий родов *Achromobacter* и *Brevibacterium*.

Представители рода *Caulobacter* встречаются в термоклине гумифицированных озер. В анаэробном гипolimнионе по сравнению с микроаэрофильным термоклином снижается число видов рода *Brevibacterium* и возрастает количество редких видов олигокарбофильных микроорганизмов.

Таблица 7

Распределение ОБ по глубине водной толщи озер разных типов

Зона	Экологическая ниша	Бактерии	Количество выделенных культур	
			общее	% от общего
Аэробная	Эпилимнион	Pseudomonas	9	30
		Arthrobacter	6	20
		Flavobacterium	7	23.3
		Achromobacter	2	6.7
		Caulobacter	0	0
		Micrococcus	1	3.3
		Brevibacterium	0	0
		Редко встречаемые	5	17
		Всего	30	100
Микроаэрофильная	Термоклин	Pseudomonas	9	19.1
		Arthrobacter	5	10.6
		Flavobacterium	5	10.6
		Achromobacter	6	12.8
		Caulobacter	3	6.4
		Micrococcus	0	0
		Brevibacterium	11	23.4
		Редко встречаемые	8	17
		Всего	47	100
Анаэробная	Гиполимнион	Pseudomonas	6	15.4
		Arthrobacter	2	5.1
		Flavobacterium	5	12.8
		Achromobacter	5	12.8
		Caulobacter	0	0
		Micrococcus	3	7.7
		Brevibacterium	5	12.8
		Редко встречаемые	13	33.3
		Всего	39	100
Аэробная	Эпилимнион	Pseudomonas	18	25.4
		Arthrobacter	9	12.7
		Flavobacterium	11	15.5
		Achromobacter	5	7.0
		Caulobacter	10	14.1
		Micrococcus	7	9.9
		Brevibacterium	1	1.4
		Редко встречаемые	10	14.1
		Всего	71	100
Аэробная	Термоклин	Pseudomonas	33	32.7
		Arthrobacter	17	16.8
		Flavobacterium	11	10.9
		Achromobacter	2	1.9E
		Caulobacter	18	17.8
		Micrococcus	4	4.0
Brevibacterium	5	5.0		

Зона	Экологическая ниша	Бактерии	Количество выделенных культур	
			общее	% от общего
Аэробная	Гиполимнион	Редко встречаемые	11	11.0
		Всего	101	100
		<i>Pseudomonas</i>	19	25
		<i>Arthrobacter</i>	8	10.5
		<i>Flavobacterium</i>	10	13.2
		<i>Achromobacter</i>	6	7.9
		<i>Caulobacter</i>	12	15.8
		<i>Micrococcus</i>	7	9.2
		<i>Brevibacterium</i>	1	1.3
		Редко встречаемые	13	17.1
Всего	76	100		

В мезотрофных и олиготрофных озерах кислород присутствует во всей толще, что способствует более равномерному распределению ОБ. Так, виды рода *Pseudomonas* преобладают во всех слоях водной толщи с небольшим повышением их содержания в зоне температурного скачка. В таких озерах число видов родов *Brevibacterium* и *Achromobacter* резко падает и чаще встречаются виды рода *Micrococcus*. Представители рода *Caulobacter* равномерно распределены по вертикали.

Видовой состав доминирующих в озерах ОБ был нами представлен ранее [6, 8]. В настоящей работе приведены наиболее часто встречающиеся (не менее 3 раз) виды преобладающих родов (табл. 8). Из рода *Pseudomonas* чаще всего присутствуют *P. cohaerens* и *P. oleovorans*; *Flavobacterium* представлен разнообразными видами, немногие из которых встречаются повторно. Основная часть штаммов рода *Arthrobacter* относится к виду *A. simplex*, рода *Caulobacter* — *C. bacteroides* и *C. crescentus*. Почти постоянно встречаются одинаковые виды рода *Brevibacterium*, тогда как род *Achromobacter* чаще представлен *A. butyri* и *A. parvulus*. Культуры рода *Micrococcus* относятся в основном к разным видам.

Для более полной характеристики ОБ приводятся физиологические свойства их культур, выделенных из разных озер и относящихся к различным систематическим группам (табл. 9). Большинство ОБ разлагают белковые соединения с выделением аммиака. При этом наиболее активно проявляют это свойство представители рода *Pseudomonas*, менее активно — штаммы *Caulobacter*. Расщепление белковых соединений с выделением сероводорода осуществляют немногие штаммы ОБ. Способность восстанавливать нитраты до нитритов выявлена у большинства бактерий, но наиболее интенсивно в этом процессе участвуют микроорганизмы родов *Mycobacterium*, *Micrococcus*, *Achromobacter* и *Pseudomonas*. По-видимому, это свойство дает возможность бактериям последних 2 родов обитать в микроаэрофильных условиях. Наиболее активно расщепляют крахмал виды родов *Flavobacterium* и *Micrococcus*. Протеолитическими

Таблица 8

Частота встречаемости преобладающих видов ОБ

Вид	Число штаммов	%
<i>Pseudomonas cohaerens</i>	12	9.2
<i>P. eisenbergii</i>	8	6.1
<i>P. oleovorans</i>	11	8.1
<i>P. perolens</i>	5	3.8
<i>P. ambigua</i>	8	6.1
<i>P. species</i>	7	5.3
<i>Flavobacterium peregrinum</i>	10	14.1
<i>F. solare</i>	7	9.9
<i>F. breve</i>	7	9.9
<i>F. ferrugineum</i>	4	5.6
<i>F. balustinum</i>	4	5.6
<i>Arthrobacter simplex</i>	12	17.9
<i>A. tumescens</i>	5	7.5
<i>A. ureafaciens</i>	3	4.5
<i>A. globiformis</i>	3	4.5
<i>Caulobacter bacteroides</i>	24	38.7
<i>C. crescentus</i>	20	32.3
<i>C. subvibrioides</i>	6	9.7
<i>C. vibrioides</i>	5	8.1
<i>Brevibacterium fulvum</i>	4	12.5
<i>B. minutiferula</i>	5	15.6
<i>B. tegumenticola</i>	4	12.5
<i>B. ammoniagenes</i>	5	15.6
<i>B. quale</i>	6	18.8
<i>Micrococcus luteus</i>	3	8.6
<i>M. conglomeratus</i>	3	8.6
<i>M. fulvus</i>	3	8.6
<i>M. candidus</i>	3	8.6
<i>Achromobacter butyri</i>	7	18
<i>A. parvulus</i>	7	18
<i>A. stenohalis</i>	3	7.7

Примечание. Частота встречаемости вычислена в процентах от общего числа выделенных культур данного рода.

ферментами обладают ОБ преимущественно из родов *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*.

Таким образом, слабые ферментативные признаки ОБ, проявляющиеся при разложении сложных полимеров, и хороший рост ОБ на углеводах, спиртах и многих органических кислотах (особенно янтарной) свидетельствуют о их способности усваивать РОВ. Отсутствие роста на богатых питательных средах многие авторы связывают с накоплением в процессе метаболизма перекиси водорода и отсутствием у этих организмов фермента каталазы, разрушающей ее. Нами установлено, что большинство культур ОБ, принадлежащих родам *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Arthrobacter* и *Micrococcus*, обладают активной каталазой. Виды рода *Caulobacter* в слабой степени проявляли эту способность.

Таблица 9

Физиологические свойства микроорганизмов, выделенных из разноточных озер

Род	Всего выделено культур	Количество культур (% от общего), участвующих в					Наличие каталазы	
		образования газов		восстановления NO_3 до NO_2	гидролизе крахмала	разжижении желатин		коагуляции и осветлении молока
		NH_3	H_2S					
<i>Pseudomonas</i>	131	81	22.1	49.6	27.5	42	32.1	76.3
<i>Flavobacterium</i>	71	52.1	25.4	28.2	40.1	32.7	66.2	66.2
<i>Arthrobacter</i>	67	42	22.4	32.8	16.4	20.1	16.4	70.1
<i>Sauobacter</i>	62	17.8	3.2	32.8	3.2	19.4	13.4	29
<i>Brevibacterium</i>	32	37.5	3	25	18.8	18.8	11.3	22.5
<i>Corynebacterium</i>	23	48	17.4	26.1	26.1	26.1	0	47.8
<i>Micrococcus</i>	35	74.3	11.4	65.7	57.1	51.4	37.1	82.3
<i>Achromobacter</i>	39	59	25.6	51.3	10.3	41	33.3	56.4
<i>Alcaligenes</i>	13	61.5	30.7	33.7	7.6	15.3	23	69.2
<i>Mycobacterium</i>	6	83.3	—	66.5	33.3	33.3	—	66.6
<i>Acinetobacter</i>	7	14.2	—	—	28.5	—	14.2	42.8

Таблица 10

Физиологические свойства бактерий в стратифицированных озерах

Зона	Всего выделено культур	Количество культур из разных зон (% от общего), участвующих в					Наличие каталазы	
		образования газов		восстановления NO_3 до NO_2	гидролизе крахмала	разжижении желатин		коагуляции и осветлении молока
		NH_3	H_2S					
Поверхность	135	44.4	19.3	28.8	28.1	34.1	23.7	62.2
Термоклин	187	51.3	15.5	33.7	27.3	29.3	23.0	52.3
Гиполимнион	130	42.3	21.5	49.2	34.6	43.1	30	63.1
Общее число культур, обладающих данными признаками	452	46.7	18.4	36.7	29.6	34.5	25.2	59

Микроорганизмы, выделенные из разных экологических зон стратифицированных озер, мало различаются по своим физиолого-биохимическим свойствам (табл. 10). Наибольшее число видов, способных интенсивно восстанавливать нитраты до нитритов, разлагать крахмал и белковые соединения, было выделено из зоны гипolimниона. Особенно четко это проявилось в оз. Севан. Число культур, обладающих такими признаками, составило в гипolimнионе 60–96%. Почти все выделенные культуры из этой зоны обладали активной каталазой.

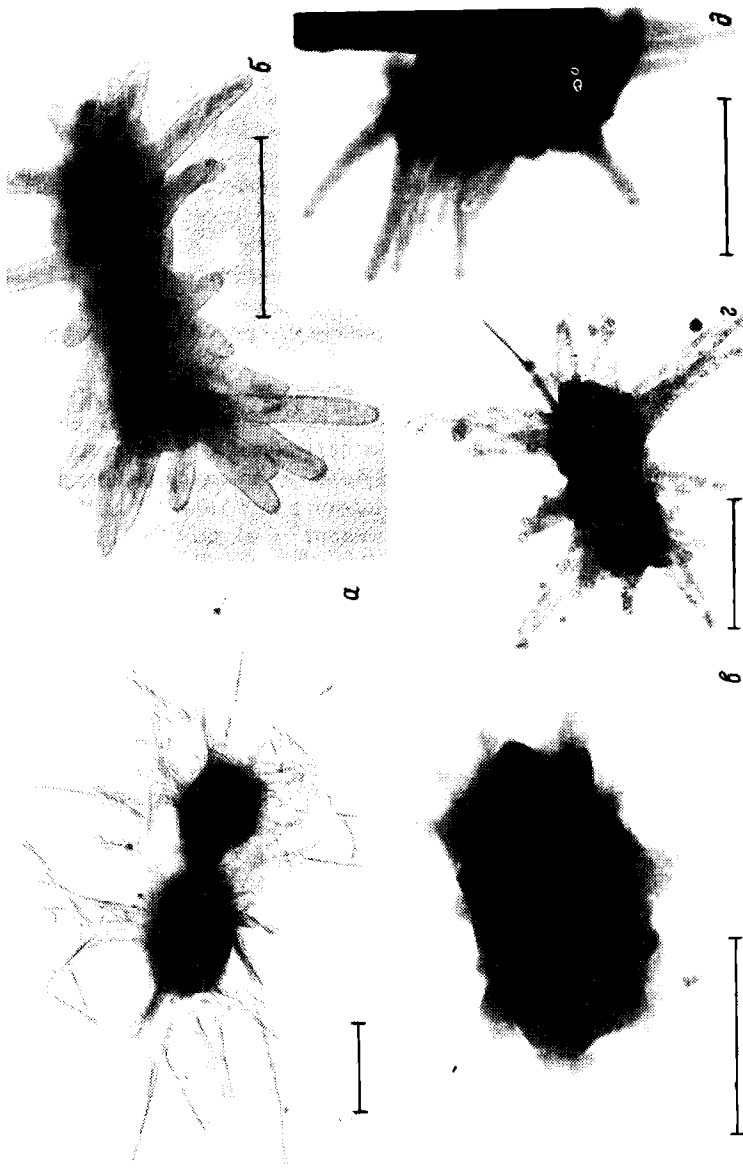
Отметим, что микроорганизмы олиготрофных озер интенсивно разлагали крахмал, тогда как в эвтрофных и мезотрофных большинство культур имели активные протеолитические ферменты.

Таким образом, олигокарбофильные микроорганизмы способны утилизировать в качестве источника углерода как простые, так и сложные органические соединения. Развиваются они преимущественно на естественных субстратах типа дрожжевого экстракта, пептона, казеината. Все выделенные культуры ОБ активнее растут на органическом азоте, и около 20% из них не усваивают его минеральные формы.

Способность чистых культур развиваться на природной воде, из которой они были выделены, проявилась только у половины из них, другие же размножаются в присутствии органических субстратов типа пептона в концентрации 5–10 мг/л. С одной стороны, можно предположить, что отсутствие роста ОБ на природной воде связано с дефицитом необходимых для их развития аминокислот и витаминов. С другой стороны, при длительном культивировании на питательной среде (РПА/10) многие штаммы адаптируются к повышенным концентрациям ОБ. Это служит подтверждением того, что большинство олигокарбофильных микроорганизмов при соответствующих условиях могут проявлять или свойства сапрофитов, или олигокарбофилов. Более детальные исследования эколого-физиологических свойств ОБ позволят точнее определить их значение в круговороте веществ в водоемах.

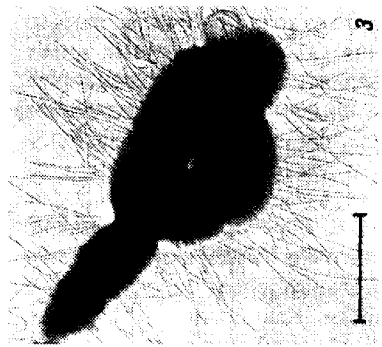
Таким образом, мы подробно охарактеризовали основные виды ОБ, которые широко распространены в водоемах и сравнительно хорошо культивируются в лабораторных условиях. Большинство из них обладают обычной морфологией и циклом развития. Но мы обнаружили значительное число бактерий редких форм, которые не выделялись в чистую культуру. Нередко такие бактерии развивались в разведениях при первом посеве проб воды и погибали при последующих пересевах. Универсальной среды для изучения водных микроорганизмов не существует, так как их эколого-физиологические свойства различны. Поэтому автохтонную микрофлору мы и изучали на основании специфической морфологии клетки с помощью электронного микроскопа.

Электронная микроскопия расширяет наши познания о многообразии форм бактерий, помогает выявлять зону их локализации и облегчает поиски для выделения их в чистую культуру. Неизвестные формы редких микроорганизмов следует одновременно изучать на срезах, которые удостоверяют их бактериальную природу. Исследование систематики и физиологических особенностей таких микроорганизмов,

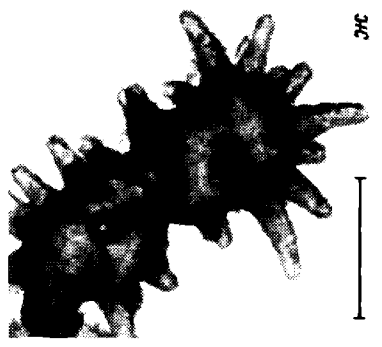


Редкие формы микроорганизмов в пресных озерах.

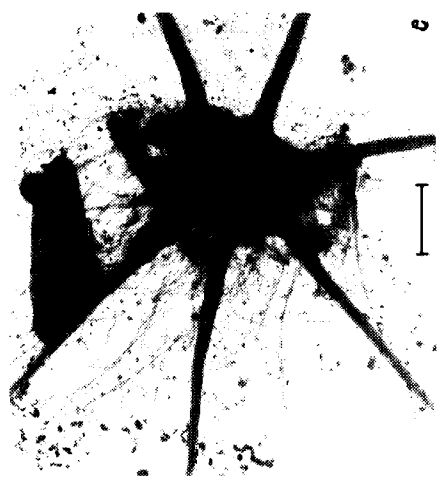
а, и, з — из оз. Байкал; б, г, в, к — из гумифицированных лесных ламб Карелии; в, ж, м — из меромиктического зверофного зал. Нек сова; д, л — из оз. Севан.



Б



В



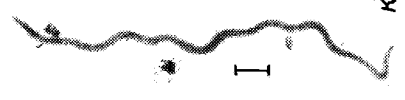
В



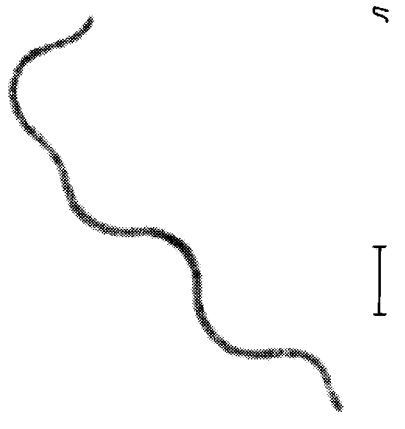
Г



Д



К



Л

Рисунок (продолжение).

бактериопланктона.

В результате электронно-микроскопических исследований были выявлены микроорганизмы, имеющие своеобразные выросты, нитчатые формы (см. рисунок), встречающиеся в зоне разложения растительных остатков и отмирающего фитопланктона. Нитчатые формы обитают в микроаэрофильном термоклине гумифицированных димиктических и меромиктических озер при наличии закисных соединений железа и марганца, присутствуют они и в придонных слоях эвтрофных озер. Бактерии с газовыми вакуолями (см. рисунок, *м*) в массе были обнаружены в зоне дефицита или полного отсутствия кислорода при пониженных температурах. Некоторые из них, в частности простекатные, выделены и изучены в чистой культуре [28, 29]. Процесс выделения *Ancalomicrobium* и *Prostecocomicrobium* достаточно трудоемок и требует использования сложных по составу питательных сред. Вероятно, этим определяется слабая степень их изученности. Как правило, бактерии, трудно выделяемые или обладающие специфичной морфологией клетки, называют облигатными олигокарбофилами. Однако это не подтверждено фактами. Некоторые микроорганизмы с разными выростами, наблюдаемые нами под электронным микроскопом (см. рисунок, *з, и*), хорошо выделяются в чистую культуру из предельных разведений и поддерживаются в лабораторных условиях, не меняясь морфологически. По своим физиолого-биохимическим свойствам они близки родам *Pseudomonas* и *Flavobacterium*. В то же время другие виды при повторных пассажах утрачивают специфическую форму клетки и становятся банальными, хотя по физиологическим свойствам относятся к редким видам (бактерии рода *астиккакаулис*). Поэтому морфология бактериальной клетки не дает основания относить микроорганизмы к редким или банальным формам, тем более к олигокарбофилам.

Только применение природной воды для изучения водных микроорганизмов позволило установить наличие в водоемах основной группы гетеротрофов — олигокарбофильных бактерий. Хотя это понятие окончательно не сложилось, все же многочисленные данные разных исследователей [3, 23, 25] свидетельствуют о преобладании в водоемах бактерий, использующих низкие концентрации OB .

Выявлены широко распространенные виды OB и установлена их приуроченность к определенным условиям среды. Наиболее разнообразная микрофлора обнаружена в озерах мезотрофного и дистрофного типов. В озерах с температурной и химической стратификацией олигокарбофильные микроорганизмы распределяются по глубине неравномерно. Максимальная численность их клеток и видов находится, как правило, в зоне термоклина.

Исследования показали, что значительная часть водной микрофлоры OB присутствует в озерах в жизнедеятельном состоянии и при благоприятных условиях может достигать высокой численности, близкой к общему числу бактерий.

В дальнейшем исследования OB должны быть направлены на более полный учет их числа, на выделение в чистые культуры редких видов

и всестороннее изучение их эколого-физиологических свойств. Для этого необходимо применять различные по составу бедные питательные среды [15, 24].

Литература

1. Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов. М., 1977.
2. Красильников Н. А., Беляев С. С. Систематика и классификация рода *Caulobacter* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1973. № 3.
3. (Кузнецов С. И., Дубинина Г. А., Лаптева Н. А.) Kuznetsov S. I., Dubinina G. A., Lapteva N. A. Biology of oligotrophic bacteria // Annu. Rev. Microbiol. 1979. Vol. 33.
4. Кузнецов С. И., Саралов А. И., Назина Т. Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. М., 1985.
5. Лаптева Н. А. Микробиологическая характеристика некоторых карстовых озер Марийской АССР // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
6. Лаптева Н. А. Видовой состав и распределение олигокарбофильных бактерий в карстовых озерах // Микробиология. 1984. Т. 53, вып. 4.
7. Лаптева Н. А., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Микробиологическая характеристика некоторых карстовых озер Горьковской области // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 2.
8. Лаптева Н. А., Кузнецов С. И. Автохтонная микрофлора пресных водоемов // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979.
9. Лаптева Н. А., Монакова С. В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области // Микробиология. 1976. Т. 45, вып. 4.
10. Лаптева Н. А., Монакова С. В., Даукшта А. С. Микробиологическая характеристика некоторых озер Латвийской ССР // Гидробиол. журн. 1979. Т. 14, № 6.
11. Романенко В. И. Размножение бактерий на природной воде // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 17.
12. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.
13. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов в пресных водоемах: Лабораторное руководство. Л., 1974.
14. Романенко В. И., Лаптева Н. А., Даукшта А. С. Определение границы развития бактерий в последовательных разведениях с помощью меченого гидролизата белка // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 35.
15. Akagi V., Taga N., Simidu U. Isolation and distribution of oligotrophic marine bacteria // Canad. J. Microbiol. 1977. Vol 23(8).
16. Bergey's Manual of Determinative bacteriology. Baltimore, 1974.
17. Emiliani F. Oligotrophic bacteria: Seasonal fluctuations and correlations with environmental variables // Hydrobiologia. 1984. Vol. 111, N 1.
18. Hirsch P. Neue Methoden zur Beobachtung und Isolierung ungewöhnlicher oder wenig bekannter Wasserbakterien // Ztschr. allg. Mikrobiol. 1972. Bd 12(3).
19. Hirsch P., Conti S. F. Biology of budding Bacteria: II. Growth and nutrition of *Hyphomicrobium* spp. // Arch. Mikrobiol. 1964. Bd 48.
20. Hobbie I. E., Wright R. T. A new method for the Study of bacteria in Lakes: description and results // Mitt. Intern. Vereinig. theor. and angew. Limnol. 1968. Bd 14.
21. Ishida V., Kadota H. A new method for enumeration of oligotrophic bacteria in lake Water // Arch. Hydrobiol. Bein Ergebn. Limnol. 1979. H. 12.
22. Ishida V., Kadota H. Obligatory oligotrophic bacteria in Lake Biwa // Verh. Intern. Vereinig. theor. and angew. Limnol. 1981. Bd 21.
23. Mallory L. M., Austrin B., Colwell P. R. Numerical taxonomy and ecology of oligotrophic bacteria isolated from the estuarine environment // Canad. J. Microbiol. 1977. Vol. 23, N 6.

24. *Marxsen J.* Untersuchungen zur Ökologie der Bacterien in der fließenden Well von Bächen // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1980. Bd 58, H.1/2.
25. *Moaldj K., Overbak J.* Quantitative verteilung der oligocarbophilen und saprophytischen Bacterien in Plußsee // Arch. Hydrobiol. 1982. Bd 93, H.3.
26. *Poindexter J. S.* Oligotrophy: fast and famine exstence // An Advances in Microbiol Ecology. Berlin, 1981. Vol. 5.
27. *Skerman V. B. D.* A guide to the identification of the Genera of Bacteria. Baltimore, 1967.
28. *Staley J. T.* Prosthecomicrobium and Ancalomicrobium new prosthecate freshwater bacteria // J. Bacteriol. 1968. Vol. 95.
29. *Staley J. T.* Prosthecomicrobium hirschii a New species in Redefined Genus // Intern. J. Syst. Bacteriol. 1984. Vol. 34(3).
30. *Vanagita T., Ichikawa T., Tsuji T., Kamata V., Ito K., Sasaki M.* Two trophis groups of bacteria, oligotrophs and eutrophs: Their distribution in fresh and sea Water areas in the central northern Japan // J. Gen., Appl. Microbiol. 1978. Vol. 24(1).

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ФИТОПЛАНКТОНА ГЛАВНОГО И ШЕКСНИНСКОГО ПЛЁСОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Последние подробные сведения о фитопланктоне различных плёсов Рыбинского водохранилища относятся к 1971 г. [9]. В 1981 г. были проведены подобные исследования состава, сезонной динамики и пространственного распределения фитопланктона озерной части (Главного плёса) и одного из речных участков (Шекснинского плёса) водоема, которые продолжили ряд многолетних наблюдений [5, 9, 17, 21].

Материал собирали в безледный период с мая по ноябрь с интервалом в 2 нед на пяти станциях Главного и трех станциях Шекснинского плёсов (рис. 1). Пробы отбирали пластмассовым метровым батометром системы Элгморка тотально из двух слоев воды — 0–2 м и 2 м–дно. Дальнейшая обработка материала и количественный учет водорослей производили по методике, принятой в ИБВВ АН СССР [16, 20]. Для оценки видового разнообразия сообществ фитопланктона использован информационный индекс Шеннона [26]

$$\bar{H} = \left(\frac{n_i}{N} \right) \cdot \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right)$$

где n_i — биомасса каждого вида, N — суммарная биомасса сообщества. Графики спектров флоры и биомассы основных отделов водорослей выполнены методом, предложенным Хортобаги [10, 25], где вклад каждой группы выражается длиной биссектрисы угла, полученной умножением содержания водорослей (%) на угловой коэффициент.

В Главном плёсе наибольшим таксономическим разнообразием в 1981 г. выделялся отдел зеленых водорослей (рис. 2, I). Однако основную долю биомассы составляли диатомовые и синезеленые водоросли (рис. 2, II). По имеющимся данным [9, 21], содержание диатомовых в верхнем 2-метровом слое воды в среднем за безледный период может колебаться от 40 до 60%, синезеленых от 20 до 60% от суммарной биомассы водорослей. В 1981 г. наблюдалось такое же соотношение главных таксономических групп, как в 1955 г. [21], когда синезеленые (55%) преобладали над диатомовыми (39%). Такой высокий уровень развития синезеленых следует отнести скорее к годовым флуктуациям, чем к тенденции увеличения их обилия. Зеленые водоросли, несмотря на флористическое богатство, лишь однажды, в июле, в центре водохранилища (ст. 7) составили 60% от суммарной биомассы фитопланктона, в основном за счет жгутиковых — *Pandorina tozum* (O. Müll.) Vory (3 мг/л).



Рис. 1. Схема расположения станций.

- 5 — русло р. Шексны против с. Измайлово;
 6 — русло р. Шексны у с. Средний Двор;
 7 — междуречье р. Мологи и Шексны;
 9 — русло р. Мологи у пос. Брейтово;
 28 — русло р. Шексны при впадении р. Суды;
 30 — русло р. Шексны у с. Любец; 33 — русло р. Шексны у с. Мякса; 39 — приплотинный участок.

Сезонная динамика численности фитопланктона Главного плёса характеризовалась одним обширным летним максимумом, обусловленным синезелеными водорослями *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs (до 260 млн. кл./л) и *Microcystis aeruginosa* Kütz. (до 90 млн. кл./л) (рис. 3, А) — основных доминантов рыбинского планктона. Диатомовые по численности сильно уступали синезеленым. В течение всего сезона их плотность на отдельных участках не превышала 2 млн. кл./л, исключая весну (до 23 млн. кл./л), когда преобладал *Stephanodiscus hantzschii* Grun.

Для сезонной динамики биомассы фитопланктона характерны три максимума (рис. 4, А, Б). Большой весенний и незначительный осенний пики обусловлены диатомовыми водорослями. Обладая невысокой численностью по сравнению с синезелеными, диатомеи создавали значительную биомассу за счет крупных размеров своих панцирей. Сезонное колебание средних объемов клеток полностью повторяет ход изменения биомассы диатомовых водорослей. В период летнего максимума основная часть биомассы принадлежала синезеленым.

При смене доминирующего состава водорослей в течение безледного периода выделены три стадии сезонной сукцессии фитопланктона, которые соответствовали максимумам динамики биомассы (табл. 1).

Биологическая весна определялась развитием по всей акватории плёса представителя мелкоцветочных центрических диатомей — *S. hantzschii*. При температуре 3.8–9.6 °С его биомасса колебалась в пределах 0.08–1.3 мг/л. В конце периода, по мере прогревания воды до 14 °С, доминирующий состав диатомей становился более пестрым. Наряду с вышеупомянутым видом преобладали *S. binderanus* (Kütz.) Krieg. (0.7–2.9 мг/л), *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. (0.6–1.7 мг/л), *Asterionella formosa* Hass. (0.6–0.8 мг/л), но максимальную биомассу давала *Melosira islandica* O. Müll (2.9–3.5 мг/л).

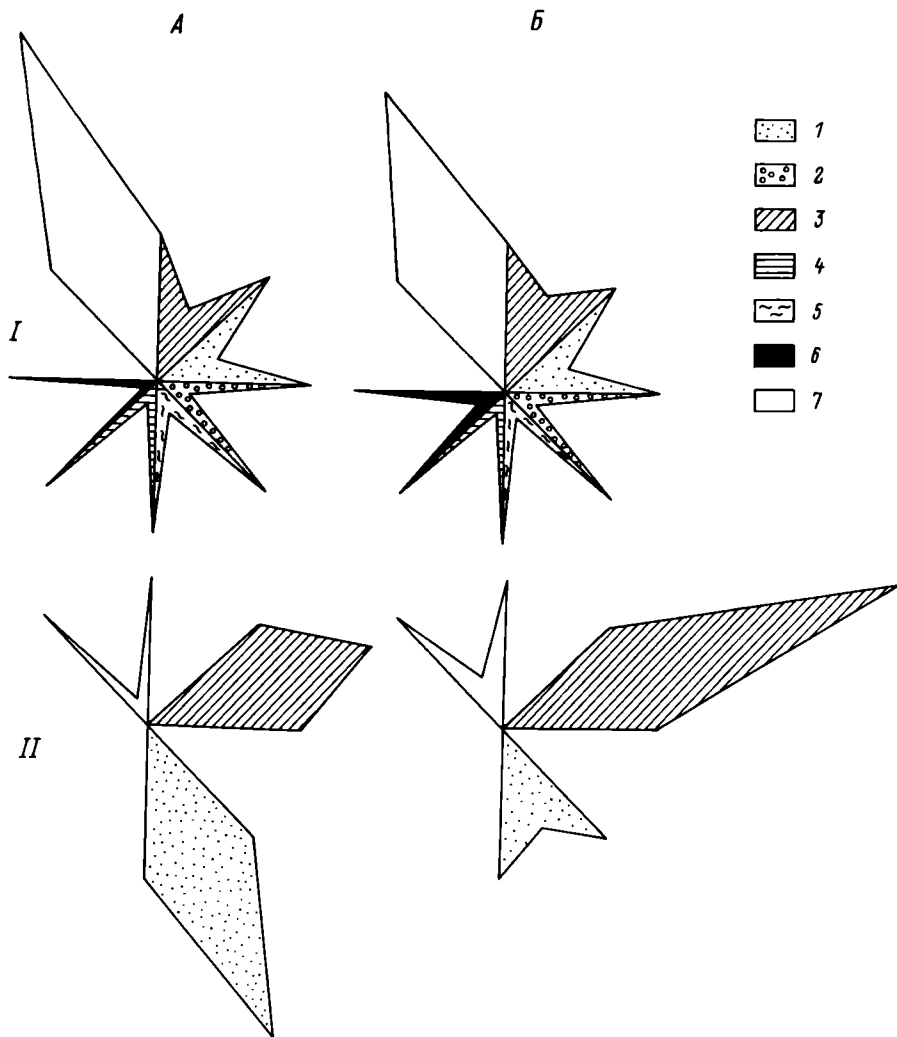


Рис. 2. Спектры флоры (I) и биомассы (II) фитопланктона Главного (А) и Шкшсинского (Б) плёсов.

1 — синезеленые; 2 — золотистые; 3 — диатомовые; 4 — желтозеленые; 5 — пиррофитовые; 6 — эвгленовые; 7 — зеленые.

Биологическое лето характеризовалось господством синезеленых — *Aphanizomenon flos-aquae* (до 10 мг/л) и *Microcystis aeruginosa* (до 6 мг/л).

В период биологической осени преобладали весенние доминанты диатомей, при этом биомасса *Melosira islandica* не превышала 0.4 мг/л, а *Stephanodiscus binderanus* — 1 мг/л.

Между основными этапами сезонной сукцессии наблюдались промежуточные, совпадающие с минимумами динамики биомассы и

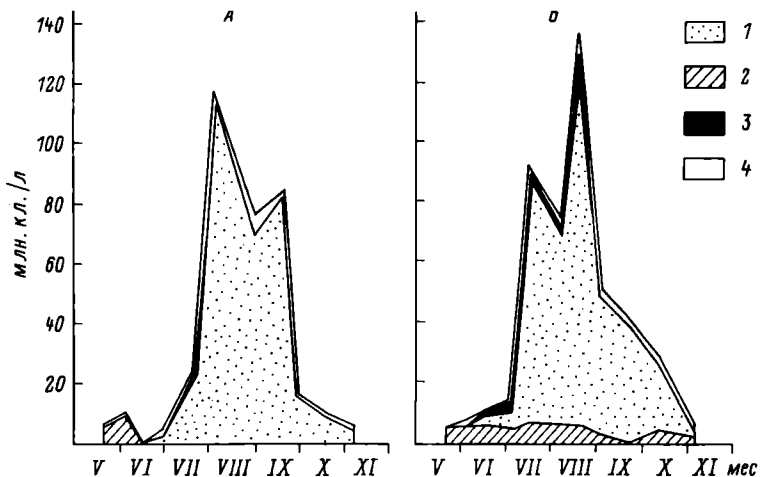
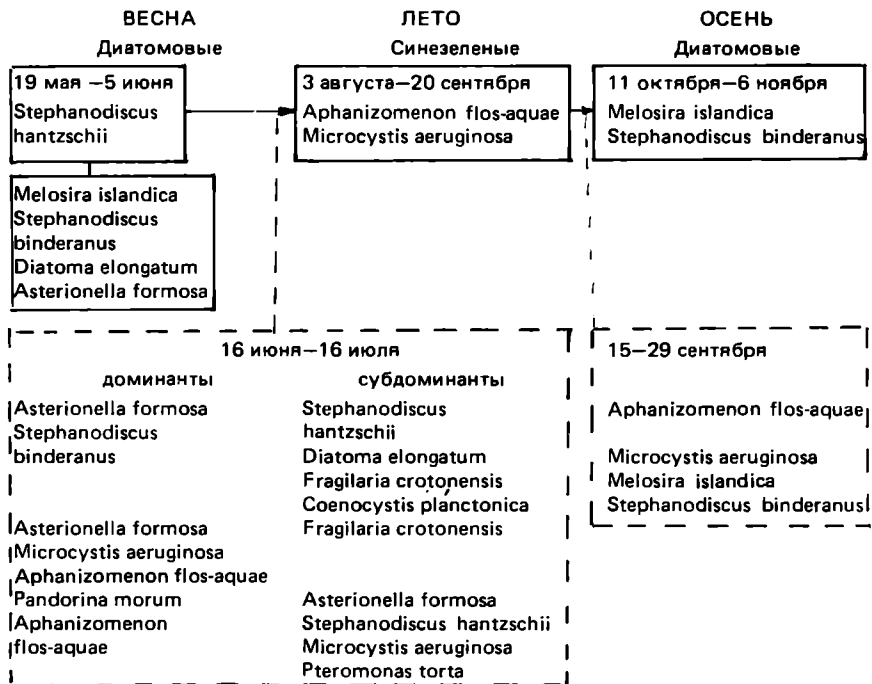


Рис. 3. Сезонная динамика численности (средняя по станциям в слое 0–2 м) фитопланктона Главного (А) и Шекснинского (Б) плёсов.

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

Т а б л и ц а 1

Этапы сезонной сукцессии фитопланктона Главного плёса Рыбинского водохранилища



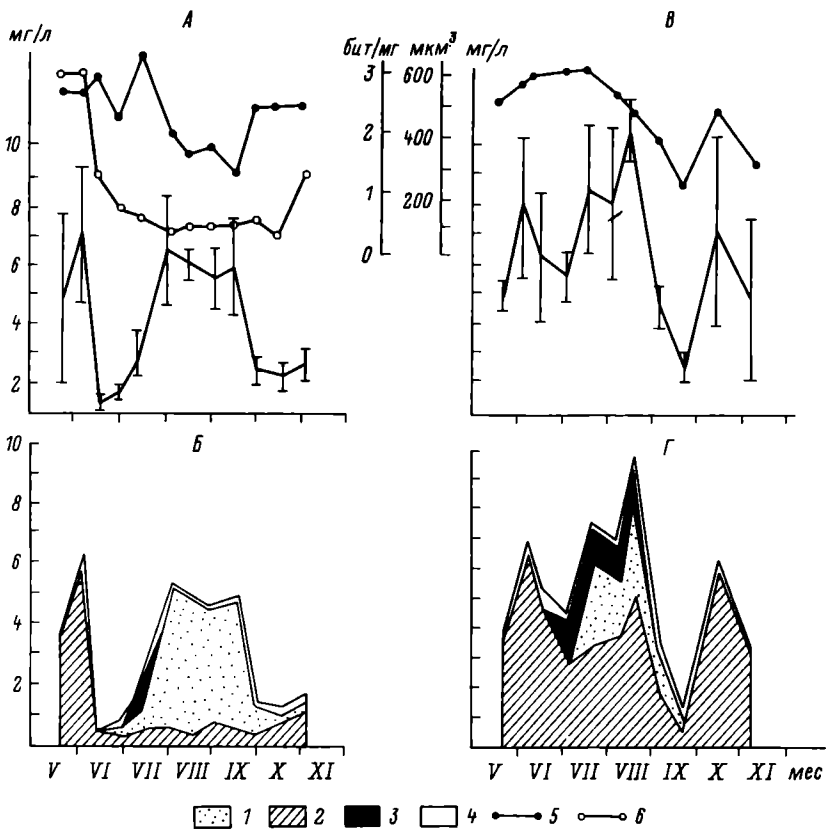


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы, индекса видового разнообразия и объемов клеток фитопланктона (средние по станциям в слое 0–2 м) в Главном (А, Б) и Шекснинском (В, Г) плёсах.

5 — индекс видового разнообразия; 6 — объем клеток. А, В: по оси ординат слева направо — суммарная биомасса; индекс видового разнообразия; объем клеток; по оси ординат — биомасса отдельных групп водорослей. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

связанные со структурными перестройками водорослевых сообществ. Они различались в количественном и качественном отношении. В летний переходный период, который длился почти месяц, фитопланктон носил полидоминантный характер и наблюдалось наибольшее видовое разнообразие водорослей, на что указывает изменение информационного индекса (рис. 4, А). В это время на разных участках преобладали виды, составляющие не менее 10% от общей биомассы и относящиеся к различным таксономическим группам. Так, можно отметить увеличение участия летних бесшовных пениатных диатомей *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis* Kitt., зеленых вольвоксовых — *Pandorina morum*, *Pteromonas torta* Korsch. и хлорококковых — *Coenocystis planctonica* Korsch., летних синезеленых, а также присутствие некоторых весенних центрических диатомей — *Stephanodiscus binderanus* и *S. hantzschii*.

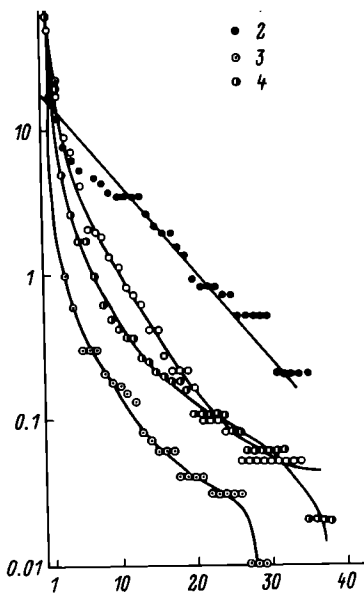


рис. 5. Кривые относительного доминирования фитопланктонных сообществ в центре водохранилища (ст. 7) в разные сроки наблюдений.

1 — период весеннего максимума (2 VI); 2 — период летнего минимума (16 VI); 3 — период летнего максимума (3 VIII); 4 — период осеннего максимума (14 X).

По оси ординат — логарифм содержания особей различных видов, %; по оси абсцисс — порядковый номер видов и последовательности от наиболее обильного к наименее обильному.

Высокий показатель видового богатства альгофлоры свидетельствует о наличии в данный период большого разнообразия условий обитания в водоеме. Так, нарастание температуры воды в Главном плёсе летом происходило скачкообразно, и ее перепады в отдельные сроки достигали 9°C . В таких контрастных условиях фитопланктонные сообщества осуществляли переход к летнему максимуму поэтапно, путем сложных структурных перестроек (табл. 1). Как мера стабильности сообщества [2, 26] информационный индекс показывает, что в период продолжительного летнего минимума фитопланктон Главного плёса находился в состоянии слабой межвидовой конкуренции, когда экологические ниши различных таксонов не перекрывались. Об этом позволяет судить и характер кривых относительного доминирования (рис. 5). При низком уровне развития и высокой видовой насыщенности распределение численности фитопланктона приближается к прямой линии, что соответствует первой гипотезе Мак Артура [23, 26]. С увеличением степени монодоминантности в периоды максимумов кривые становятся более пологими и распределение может принимать вид S-образной кривой, что свидетельствует об усилении конкурентных отношений (третья гипотеза Мак Артура). Стабильность альгоценозов была, очевидно, одной из причин, не позволявших синезеленым достигнуть значительной численности даже при прогревании воды до $23\text{--}25^{\circ}\text{C}$ (в конце июня). Первая вспышка „цветения“ произошла только через месяц.

Между летним и осенним максимумами не наблюдалось такой резкой смены сообществ, как в период летнего минимума. Осенью охлаждение водных масс происходило постепенно и равномерно. Это, по-видимому, вызывало более плавное уменьшение численности синезеленых и увеличение осенних видов диатомовых уже при температуре $10\text{--}11^{\circ}\text{C}$, что в конце концов привело к полной перестройке сообществ (при $4\text{--}5^{\circ}\text{C}$) и образованию комплекса диатомей *Melosira islandica* и *Stephanodiscus binderanus*.

Несмотря на то что Рыбинское водохранилище относится к мелким, хорошо перемешиваемым водоемам, в 1981 г. в распределении

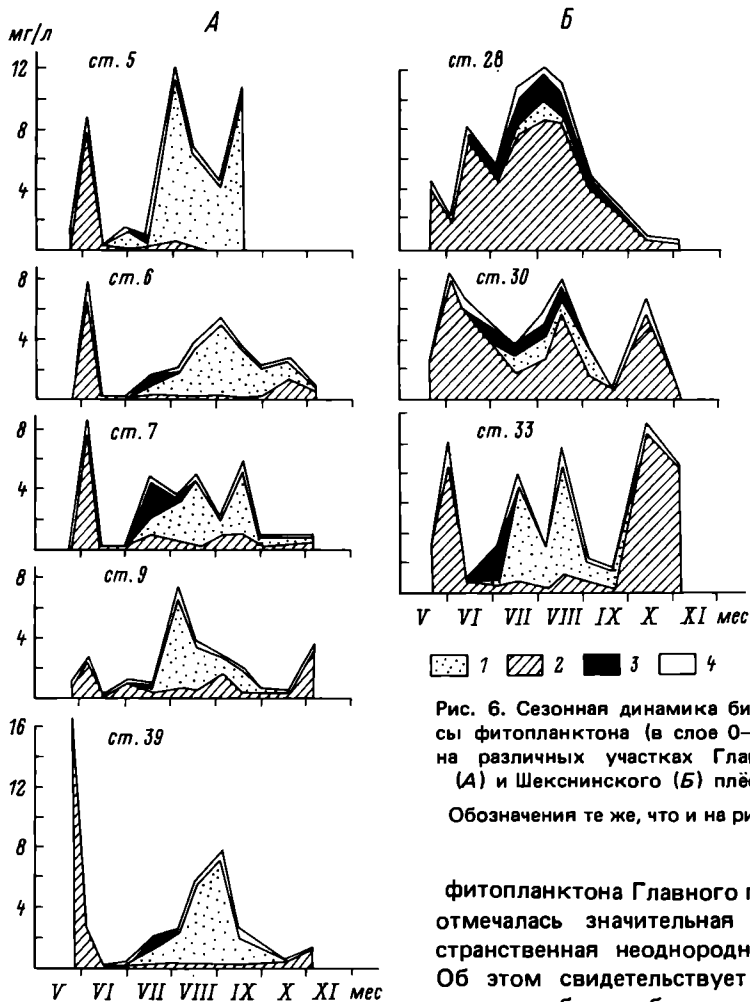


Рис. 6. Сезонная динамика биомассы фитопланктона (в слое 0–2 м) на различных участках Главного (А) и Шекснинского (Б) плёсов.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

фитопланктона Главного плёса отмечалась значительная пространственная неоднородность. Об этом свидетельствует размах колебания биомассы на

отдельных участках в различные сроки наблюдений (рис. 4, Б). Наибольшая дискретность наблюдалась в периоды весеннего максимума, что было связано с резкой горизонтальной гетеротермией. Интенсивное развитие водорослей, численностью 24 млн. кл./л и биомассой 16 мг/л (рис. 6, А), отмечалось в южной (ст. 39) наиболее прогретой части водоема ($t = 15^{\circ}\text{C}$), где сказывалось влияние теплых вод Волжского плёса. В северном районе акватории (ст. 6) температура воды не превышала 3.8°C , при этом численность планктона составляла всего 2 млн. кл./л, а биомасса 0.3 мг/л. Значительная неоднородность в период летнего максимума (рис. 4, А) в большей степени была обусловлена гидродинамическими факторами — особенностями циркуляции и перемешивания водных масс. Клетки синезеленых, наполненные газовыми вакуолями и легко переносимые ветром и течениями, длительное время образовывали устойчивые

Т а б л и ц а 2

Средняя биомасса фитопланктона Главного плёса в слое 0–2 м (мг/л)
и уровень воды водохранилища (см) в разные годы

Год	Уровень**	Биомасса			Литературный источник
		общая	диатомовые	синезеленые	
1953*	—	1.35	0.84	0.51	[22]
1954	100.0	1.74	1.10	0.64	[22]
1955	101.4	3.21	1.28	1.93	[22]
1956	101.2	1.76	1.41	0.35	[22]
1957	101.7	0.76	0.41	0.35	[22]
1958	101.4	1.00	0.66	0.34	[22]
1969	100.7	1.24	0.79	0.37	[9]
1970	101.0	0.69	0.28	0.36	[9]
1971	100.5	1.04	0.60	0.34	[9]
1981	100.5	3.24	1.25	1.79	Наши данные

* За 1953–1958 гг. приводятся данные по суммарной биомассе диатомовых и синезеленых.

** Данные Рыбинской ГМО.

скопления в восточной части водохранилища (ст. 5) (рис. 6, А). Более однородно фитопланктон распределялся в период летнего минимума и осенью, когда уровни численности и биомассы были невысокими. Исключение составлял конец июня. В это время в восточной части плёса (ст. 5) начиналась вегетация синезеленых (численность 16.5 млн. кл./л и биомасса 1.3 мг/л), не получившая дальнейшего развития на остальных участках.

Достоверные различия численности и биомассы фитопланктона, оцененные по *t*-критерию (при $P = 0.1$), в слоях воды 0–2 м и 2 м–дно были заметны только в период летнего максимума, когда большая часть синезеленых концентрировалась в поверхностных горизонтах.

Многолетние колебания биомассы фитопланктона центрального плёса незначительны (табл. 2). Величина средней по плёсу биомассы ((3.24 ± 0.45) мг/л) для слоя 0–2 м в 1981 г. приближалась к максимальной (в 1955 г.), вычисленной за весь предыдущий период исследования. Для анализа непрерывных многолетних наблюдений также использовали результаты, полученные Г. В. Кузьминым [20] при исследовании тотальных проб фитопланктона, собранных в период с 1954 по 1978 г. практически на тех же станциях (исключив две точки в Волжском плёсе). Кривая, полученная методом средневзвешенной скользящей средней, показывает, что в 70-е годы происходило нарастание биомассы, но оно соизмеримо с ее подъемом в первые годы наполнения водохранилища (рис. 7). Теоретически вычисленная прямая регрессии свидетельствует о том, что эти флуктуации незначительны и биомасса фитопланктона за 25-летний период в среднем по водоему осталась на одном и том же уровне. По степени развития фитопланктон Главного

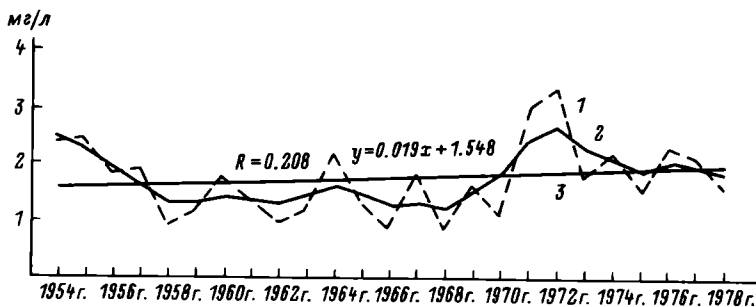


Рис. 7. Эмпирическая (1) и выравненные (2, 3) кривые годовых изменений средней за вегетационный период биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища.

2 — взвешенная скользящая средняя; 3 — линия регрессии.

плёса наиболее сходен с таковым в Шекснинском водохранилище, отнесенном нами по наблюдениям 70-х годов к водоемам мезотрофного типа [13, 14, 19].

Однако состав доминирующих видов фитопланктона Главного плёса за последнее время претерпел значительные изменения. Перестройка структуры планктонных фитоценозов центрального участка водохранилища стала заметна уже в 60-е годы [18]. В основном это касалось диатомовых водорослей, более чувствительных к изменению условий среды. В частности, весной наблюдалось снижение численности *Melosira distans* (Ehr.) Kütz. С тех пор этот вид, а также *Melosira distans* var. *alpigena* Grun., характерная в 50-х годах для второй половины весеннего периода [21], ни разу больше не упоминались в качестве доминантов фитопланктона Рыбинского водохранилища. В 1981 г. увеличилась численность (до 3.5 млн. кл./л) *Diatoma elongatum*, которая в начале 70-х годов значилась как основной представитель планктона Шекснинского плёса и сопутствующий вид в Главном [9], где ее численность за весь предыдущий период исследования не превышала 2 млн. кл./л [18]. За последнее десятилетие возросло также участие весенних мелко-клеточных видов рода *Stephanodiscus* (*S. incognitus* Gencal et Kuzmin и *S. hantzschii*), появление которых было отмечено еще в 60-е годы за счет поступления с водами Шекснинского плёса [21]. Теперь это — типичный компонент планктона центрального участка водоема. Спустя 30 лет постоянными доминантами фитопланктона Главного плёса остались весенне-осенние диатомовые *Melosira islandica* и *Stephanodiscus binderanus* и летние синезеленые *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Хотелось бы отметить, что основные изменения, происходящие в водорослевых ценозах, затрагивали прежде всего весенний комплекс видов. Это правомерно и зависит, по-видимому, от величины весеннего поступления в водоем биогенных веществ.

Заметной связи между содержанием фитопланктона и колебанием уровня воды в открытой части водохранилища не обнаружено (табл. 2). Наоборот, в прибрежной зоне между ними установилась положительная зависимость [6, 12].

Фитопланктон Шекснинского плёса в флористическом отношении значительно богаче. Средний за период наблюдения показатель видового разнообразия (2.97 ± 0.12) достоверно выше (при $P = 0.1$) такового в центральной части водоема (2.20 ± 0.11). Соотношение главных систематических групп водорослей обоих плёсов практически совпадало (см. рис. 2, I). Однако в отличие от озерного на речном участке водохранилища основная доля суммарной биомассы приходилась на диатомовые водоросли (см. рис. 2, II). Заметно увеличился вклад зеленых.

Сезонный ход численности и биомассы фитопланктона Шекснинского плёса в общих чертах повторял динамику водорослей Главного плёса (см. рис. 3, 4). Особенно это сходство заметно при сравнении колебания численности (см. рис. 3, Б), которая в период максимума также определялась синезелеными водорослями — *Aphanizomenon flos-aquae* (до 180 млн. кл./л), *Microcystis aeruginosa* (до 38 млн. кл./л) и *Aphanothece clathrata f. brevis* (Bachm.) Elenk. (до 32 млн. кл./л). Средняя же по плёсу биомасса фитопланктона (5.52 ± 0.63) в 1.7 раза выше (при $P = 0.1$) таковой озерной части водохранилища. За счет высокой доли диатомовых ее сезонные значения менее вариабельны, чем в Главном плёсе, а в динамике хорошо выражен осенний максимум (см. рис. 4, В, Г).

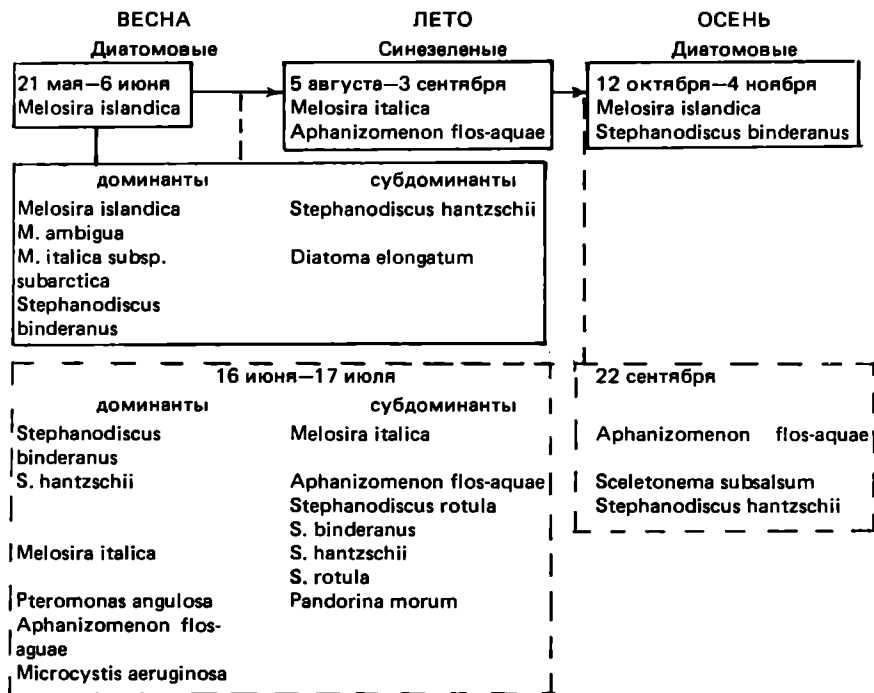
Большое сходство между обоими участками водоема прослеживалось и по составу доминирующих видов. Однако в структуре альгофлоры Шекснинского плёса можно отметить некоторые особенности (табл. 3). Весеннее развитие диатомей начиналось за счет интенсивного размножения *Melosira islandica* (2.8 мг/л). *Stephanodiscus hantzschii* заметен только в качестве содоминанта на отдельных участках (до 1 мг/л). Увеличилось участие видов, характерных для проточных и хорошо перемешиваемых вод, — *Melosira ambigua* (Grun.) O. Müll. и *M. italica subsp. subarctica* O. Müll. В период летнего максимума господствовали как диатомовые *Melosira italica* (до 5 мг/л), так и синезеленые *Aphanizomenon flos-aquae* (до 6.7 мг/л). Летний менее выраженный минимум характеризовался отсутствием пеннатных диатомей и возрастанием доли центральных — *Melosira italica* и *Stephanodiscus rotula* (Kütz.) Hende (Syn.: *Stephanodiscus astraea* Grun.). Индекс видового разнообразия в это время был наибольшим (см. рис. 4, В), так же как и в Центральном плесе. В осеннем минимуме наблюдался качественно новый комплекс доминирующих видов с преобладанием *S. hantzschii* (0.2 мг/л) и *Skeletonema subsalsum* (A. Cl.) Vethge (0.5 мг/л).

Несмотря на относительные различия в составе доминантов фитопланктона, видовой структуре сообществ обоих плёсов в ходе сезонной сукцессии свойственна определенная общая закономерность — стремление к монодоминантности в период максимумов развития и высокая полидоминантность во время летнего минимума.

Отмечен и своеобразный характер распределения фитопланктона по продольному профилю Шекснинского плёса. Информационный индекс показал, что фитопланктон верхнего участка за период наблюдения выделялся наиболее высоким видовым разнообразием. Ниже по течению величина показателя уменьшалась и становилась равной его

Таблица 3

Этапы сезонной сукцессии фитопланктона Шекснинского плёса
Рыбинского водохранилища



значениям в Главном плёсе:

Верхний участок (ст. 28) — 3.24 ± 0.23

Средний участок (ст. 30) — 3.07 ± 0.16

Нижний участок (ст. 33) — 2.62 ± 0.22

Распределение фитопланктона по акватории Шекснинского плёса однородно только в периоды снижения биомассы (см. рис. 4, В). В период максимального развития наблюдалось значительное различие по станциям, постепенно нарастающее к осени. Об этом свидетельствует и коэффициент вариации, увеличивающийся почти вдвое (от 60 до 140%). Весной и осенью подобное явление связано с увеличением биомассы диатомовых водорослей в среднем и нижнем течениях (рис. 6, Б). Летом максимум в верховье плёса обусловлен диатомовыми, а на последующих участках их постепенно заменяли синезеленые, поступающие из центральной части водохранилища. Влияние вод Главного плёса, ощутимое до середины речного отрога (ст. 30), подтверждалось и гидрологическими данными — смешением летних водных масс обоих плёсов в этом районе [3]. Поэтому динамика биомассы фитопланктона нижнего участка, расположенного на границе с водами Главного плёса, была

Средняя биомасса фитопланктона Шекснинского плёса
(в слое 0–2 м) в разные годы, мг/л

Год	Биомасса			Литератур- ный источник
	общая	диатомо- вые	синезеле- ные	
1953–55	1.45	1.40	0.05	[17]
1963	6.75	3.32	3.15	[17]
1964	5.02	3.14	1.57	[17]
1965	3.63	1.64	1.75	[17]
1966	6.17	4.24	1.76	[22]
1970	2.20	1.52	0.58	[9]
1971	1.81	1.28	0.33	[9]
1972	7.37	5.44	1.29	Наши данные
1981	5.52	3.89	1.04	"

наиболее сходна с таковой в центральной части водохранилища и описывалась трехвершинной кривой с хорошо выраженным летним минимумом. На верхнем участке она носила одновершинный характер. Фитопланктон Шекснинского плёса по составу близок к фитопланктону расположенного выше Шекснинского водохранилища, но по уровню биомассы почти вдвое больше [13, 19]. Это позволяет говорить об увеличении антропогенного влияния на развитие водорослей, особенно в верхнем течении Шекснинского плёса, где расположен Череповецкий промышленный комплекс. В течение длительного времени (с середины июня до середины сентября) местные условия оказались благоприятными для наибольшего развития не только диатомовых, но и зеленых водорослей — нитчатых *Mougeotia* sp. и *Binuclearia lauterbornii* (Smidle) Gr. Lavr., а также видов родов *Chlamydomonas*, *Pteromonas* и *Pediastrum*. По содержанию фитопланктона в слоях воды 0–2 м и 2 м–дно достоверных различий (при $P=0.1$) не обнаружено.

Для суждения о масштабах изменения состояния фитопланктона Шекснинского плёса в многолетнем аспекте проанализированы материалы, собранные за 30-летний период на одних и тех же станциях (табл. 4). Результаты показали, что суммарная биомасса водорослей как по средним, так и по максимальным величинам изменилась незначительно. Наибольший подъем биомассы (до 26 мг/л) отмечался летом жаркого маловодного 1972 г.¹ Однако средние данные за период наблюдения были того же порядка, что и в 1963, 1964, 1966 и 1981 гг. Такие же значения были получены в Ивановском водохранилище в 50-е годы, когда этот водоем находился на стадии стабилизации, а биомасса водорослей не превышала 5 г/м³ [11].

¹ Материалы по фитопланктону 1972 г. собраны и частично обработаны Э. А. Башкатовой, которой автор выражает искреннюю благодарность.

В составе доминирующих видов фитопланктона Шекснинского плёса за 30-летний период (табл. 5) можно отметить следующие изменения: начиная с 60-х годов наблюдалось увеличение доли бесшовных пеннатных диатомей *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., а с начала 70-х годов — *Diatoma elongatum*, *Fragilaria capucina* Desm. и мелкоклеточных центрических *Stephanodiscus incognitus* и *S. hantzschii*, характерных для высокопродуктивных вод [4, 7, 24]. В 1981 г. в качестве новых доминантов, как уже указывалось, выступали жгутиковые зеленые — *Pteromonas angulosa* [15], а из диатомовых — *Skeletonema subsalsum*, типичный представитель вод Волжского плёса [1, 12], который до 70-х годов считался наиболее продуктивным районом водохранилища [22]. Все это свидетельствует об усилении антропогенной нагрузки на Шекснинский плёс. Кроме того, за последнее десятилетие (с начала 70-х годов) заметно увеличилось общее число доминирующих видов фитопланктона (табл. 5), но это может быть сопряжено и с повышением частоты отбора проб в этом районе. Как показали ежедневные наблюдения за состоянием фитопланктона на одном из прибрежных участков Рыбинского водохранилища [8], отдельный вид способен доминировать в сообществе в среднем в течение 7–14 сут (исключая, естественно, синезеленые, для которых этот период в открытой части водоема растягивается до 1–2 мес). Однако в зависимости от экологических условий сезона и года его максимум может быть сдвинут во времени в ту или иную сторону. Поскольку сбор материала осуществляется, как правило, по календарным срокам, то даже при отборе проб с интервалом в 2 нед соотношение водорослей в разные годы будет различаться. Учитывая недолговечность видовых группировок фитопланктона [27] как следствие подвижности воды и других факторов, а также недостаточность сбора материала, при оценке доминирующего состава фитопланктона необходимо уделять внимание прежде всего массовым видам с высокой экологической значимостью, составляющим не менее 50 % от биомассы, развивающимся в водоеме в течение длительного срока и способным создавать монодоминантные сообщества. Для фитопланктона Шекснинского плёса таковыми по-прежнему остались из синезеленых — *Aphanizomenon flos-aquae*, из диатомовых — *Melosira islandica*, *M. italica*, *Stephanodiscus binderanus*.

По результатам исследований, проведенных на двух крупнейших участках Рыбинского водохранилища, различающихся своей морфометрией и условиями обитания гидробионтов, можно сделать следующие выводы.

Альгофлора планктона Главного плёса по сравнению с Шекснинским характеризуется меньшим видовым разнообразием, но в составе доминирующих видов наблюдается большое сходство. Основной фон фитопланктона обоих участков составляют диатомовые и синезеленые водоросли. Однако по содержанию синезеленых выделяется Главный плёс, а диатомовых — Шекснинский.

В динамике численности обоих плёсов хорошо выражен один обширный летний максимум, обусловленный развитием синезеленых водорослей. В сезонном изменении биомассы выделяются три максимума:

Состав доминирующих видов фитопланктона (по биомассе) в Шекснинском плёсе в разные годы

Год	Весна	Лето	Осень
1963	<i>Melosira italica</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	<i>Melosira italica</i>
1955	<i>M. distans</i> <i>Stephanodiscus rotula</i> <i>S. binderanus</i> <i>Asterionella formosa</i>	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Melosira italica</i> <i>Stephanodiscus rotula</i>	<i>M. distans</i> var. <i>alpigena</i> <i>Stephanodiscus rotula</i> <i>S. hantzschii</i> <i>S. binderanus</i>
1963		<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Melosira granulata</i> <i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> <i>Stephanodiscus rotula</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Melosira italica</i> <i>M. granulata</i> <i>M. ambigua</i>
1964	<i>Melosira italica</i> <i>M. islandica</i> <i>M. ambigua</i> <i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Anabaena spiroides</i> <i>Melosira italica</i> <i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Melosira italica</i> <i>M. granulata</i> <i>Mougeotia</i> sp.
1965	<i>Melosira italica</i> <i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> <i>Stephanodiscus rotula</i> <i>Asterionella formosa</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Anabaena spiroides</i> <i>Melosira italica</i> <i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> <i>Tabellaria fenestrata</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Oscillatoria agardhii</i> <i>Melosira italica</i> <i>M. ambigua</i> <i>Stephanodiscus binderanus</i>
1970—1971	<i>Melosira italica</i> subsp. <i>subarctica</i> <i>M. islandica</i> <i>Stephanodiscus binderanus</i> <i>S. rotula</i> <i>Asterionella formosa</i> <i>Diatoma elongatum</i>	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> <i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i> <i>Comphosphaeria lacustris</i>	<i>Melosira italica</i> <i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i> <i>Stephanodiscus binderanus</i> <i>S. incognitus</i> <i>Tabellaria fenestrata</i>

1972

Melosira islandica
M. italica
Stephanodiscus incognitus
Diatoma elongatum
Tabellaria fenestrata

1981

Melosira islandica
M. ambigua
M. italica subsp. *subarctica*
Stephanodiscus binderanus

Aphanizomenon flos-aquae
Microcystis aeruginosa
M. wesenbergii
Aphanothece clethrata
Melosira granulata
M. italica subsp. *subarctica*
Stephanodiscus binderanus

Aphanizomenon flos-aquae
Microcystis aeruginosa
Melosira italica
Stephanodiscus binderanus
S. hantzschii
S. rotula
Pteromonas angulosa

Microcystis aeruginosa
M. wesenbergii
Oscillatoria agardhii
Melosira islandica
M. granulata
M. italica subsp. *subarctica*
Stephanodiscus binderanus
S. incognitus
S. rotula
Fragilaria capucina

Melosira islandica
Stephanodiscus binderanus
Aphanizomenon flos-aquae
Stephanodiscus hantzschii
Skeletonema subsalsum

Примечание. За 1953—1965 гг. использованы данные Г. В. Кузьмина, В. А. Елизаровой [17], за 1970—1971 гг. — данные В. А. Елизаровой [9].

ованный в Главном плёсе синезелеными, а в Шекснинском — синезелеными и диатомовыми. Отличительная черта динамики биомассы фитопланктона — хорошо выраженный продолжительный летний минимум и незначительный осенний максимум.

В ходе сезонной сукцессии фитопланктона для видовой структуры сообществ обоих плёсов характерен высокий уровень монодоминантности в периоды наибольшего развития водорослей и полидоминантности во время летнего минимума.

Пространственному распределению фитопланктона Рыбинского водохранилища свойственна значительная неоднородность, наиболее ярко выраженная в периоды максимумов сезонной динамики. В Главном плёсе весной горизонтальная дискретность обусловлена поверхностной стратификацией, летом — гидродинамическими условиями. В Шекснинском плёсе она связана с гетерогенностью этого участка под влиянием стоков Череповецкого промышленного комплекса и вод центральной части водохранилища. По количеству фитопланктона разница в слоях воды 0—2 м и 2 м—дно заметна только во время летнего максимума. В Главном плёсе за счет скопления синезеленых в поверхностных горизонтах.

За 30-летний период уровень биомассы фитопланктона исследованных участков Рыбинского водохранилища не увеличился и по-прежнему наиболее продуктивными являются воды Шекснинского плёса.

В составе доминирующих комплексов фитопланктона Главного плёса в последние десятилетия наблюдается увеличение доли видов, ранее характерных только для речных отрогов водохранилища, а в фитопланктоне Шекснинского плёса — видов-индикаторов высокотрофных вод. Последнее свидетельствует об усилении антропогенной нагрузки на речном участке.

Учитывая существенную разницу в уровне развития фитопланктона Главного и Шекснинского плёсов, при оценке состояния Рыбинского водохранилища следует использовать материалы не только стандартных наблюдений, опирающихся в основном на данные центральной части водоема, но и на результаты исследований по его речным отрогам.

Литература

1. Башкатова Е. Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971—1972 гг. // Гидрологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
2. Виленкин Б. Л. Некоторые новые аспекты изучения сообществ водных организмов // Биологические основы рыбного хозяйства во внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1964.
3. Гапеева М. В., Цельмович О. Л., Литвинов А. С. Содержание некоторых микроэлементов, железа и марганца в Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища // Влияние водохранилищ на природу и хозяйства прилегающих территорий. Пермь, 1985.
4. Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Новые данные о структуре панцирей видов *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 12.

5. Гусева К. А. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп) // Тр. Биол. ст. „Борок“. М.; Л., 1955. Вып. 2.
6. Гусева К. А. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. // Тр. Биол. ст. „Борок“. М.; Л., 1958. Вып. 3.
7. Давыдова Н. Н. Диятомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985.
8. Девяткин В. Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
9. Елизарова В. А. Динамика и распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985.
10. Иванов А. И. Фитопланктон устьевых областей рек Северо-Западного Причерноморья. Киев, 1982.
11. Ивьяковское водохранилище и его жизнь. Л., 1978.
12. Корнева Л. Г. Планктонные альгоценозы прибрежья Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
13. Корнева Л. Г. Фитопланктон Шекснинского водохранилища // Проблемы рыбохозяйственных исследований внутренних водоемов Северо-Запада Европейской части СССР. Петрозаводск, 1984.
14. Корнева Л. Г. Фитопланктон Белого озера // Проблемы исследования крупных озер СССР. Л., 1985.
15. Корнева Л. Г., Дружинина Г. В. О летнем фитопланктоне Рыбинского водохранилища в 1981 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 68.
16. Кузьмин Г. В. Видовой состав и обилие фитопланктона // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Л., 1975.
17. Кузьмин Г. В., Елизарова В. А. Фитопланктон Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища в 1963–1965 гг. // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967.
18. Кузьмин Г. В., Охалкин А. Г., Ильинский А. Л. Фитопланктон как индикатор сапробности вод Главного плёса Рыбинского водохранилища // Биология низших организмов. Рыбинск, 1978.
19. Пырина И. Л., Минеева Н. М., Корнева Л. Г., Летанская Г. И. Фитопланктон и его продукция // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР: II. Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л., 1981.
20. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.
21. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
22. Сигарева Л. Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1984.
23. Федоров В. Д. Сообщества фитопланктонных организмов и сезонные изменения их структуры // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 5.
24. Hakansson H., Stoermer E. F. Observations on the Type material of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow in Cleve a Grunow // Nova Hedwigia. 1984. Vol. 39, N 3–4.
25. Hortobagyi T. La representation graphique des microphytocoenoses // Rev. algal. 1957. Vol. 3, N 2.
26. (Odum Yu.) Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
27. Williams W. T., Bunt J. S., John K. D., Abel D. J. The community concept and the phytoplankton // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1981. Vol. 6, N 2.

И. К. Ривьер

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВОДОЕМОВ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ

Зоопланктон водоемов различных типов, относящихся к бассейну Верхней Волги, к настоящему времени изучен достаточно хорошо. Большое количество публикаций легли в основу обобщенных разделов нескольких монографий [3, 6, 28].

Проекты переброски стока северных рек вызвали необходимость изучения зоопланктона многих водоемов, входящих в трассу. Результаты этих работ опубликованы в монографиях и сборниках [1, 14, 20].

Основные опубликованные результаты изучения зоопланктона относятся к периоду открытой воды, гидробиологический режим в зимний период практически не изучался.

С 1978 по 1985 г. на водоемах бассейна Верхней Волги были проведены обширные работы по изучению зимнего зоопланктона и его экологии [23]. Полученные данные позволили не только представить особенности зимнего режима водоемов различных типов, но и оценить роль зимнего периода в круглогодичном цикле водоема и сравнить биоценозы толщи воды зимой и летом.

Особое внимание в последние годы было уделено вопросам эвтрофирования и антропогенного воздействия на водоемы. Выявлены некоторые особенности этого процесса. Получены первые данные, показывающие, что антропогенное воздействие более проявляется в зимний период, когда водоем находится в состоянии относительной консервации. Реакции биоценозов на антропогенное воздействие в водоемах различных типов зимой более специфичны, чем летом. Это связано с мощным нивелирующим воздействием погодных условий региона на самые различные водоемы в период открытой воды, типом водоема и его состоянием в подледный период.

Предпринятые в последние годы работы по изучению сезонного распределения зоопланктона Рыбинского водохранилища могут быть использованы при решении проблемы экологического районирования крупных водоемов.

В настоящее время остаются наименее изученными осенний и весенний переходные периоды. Первые полученные данные говорят о решающем значении этих критических периодов в формировании абиотической среды водоема и развитии его биоценозов.

Исследованные водоемы бассейна Верхней Волги летом имеют единый видовой состав зоопланктона. Списки видов приведены ранее [1, 3, 6, 14, 28].

Через Рыбинское водохранилище проходит граница северного и центрального лимнофаунистических регионов европейской части СССР [15, 31]. К северному региону среди изученных водоемов относятся водоемы Волго-Балтийской водной системы — Вытегорское, Новинкинское, Шекснинское, Рыбинское водохранилища; озера Северо-Двинской водной системы — Сиверское, Покровское, Зауломское, Благовещенское, Кубенское и расположенное рядом глубоководное олиготрофное Бородаевское озеро. К центральному региону относится Верхневолжское водохранилище с входящими в его бассейн озерами (Пено, Вселуг, Стерж), озерная система Селигера, Ивановское и Угличское водохранилища, а также относящиеся к бассейну Верхней Волги озера Плещеево и Неро.

В общих чертах в водоемах, расположенных севернее Рыбинского водохранилища, в зоопланктоне преобладает северо-западный озерный комплекс, в который входят виды родов *Conochilus*, *Eudiaptomus*, а также *Kellicottia longispina*, *Heterocope appendiculata*, *Cyclops kolensis*, *Daphnia cristata*, *D. longiremis*, *Bosmina longispina*. В водоемах, расположенных в центральном регионе, доминируют виды родов *Keratella*, *Brachionus*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, а также *Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*.

Рыбинское водохранилище, кроме Волжского плёса, относится к северному региону. Граница лимнофаунистических группировок проходит через участок бывшего устья р. Мологи. Сообщество Волжского плёса (ст. Коприно) мало сходно с сообществом, населяющим Главный плёс (индекс сходства 19–24%)¹. В районе бывшего устья р. Мологи характер зоопланктона переходный (индекс сходства 47–65%) между планктонным населением Главного плёса, характерным для северного региона, и Волжского плёса, типичным для центрального региона. Главный плёс водохранилища населен одним зоопланктонным сообществом. Индекс биоценотического сходства (в процентах) в различных точках Главного плёса высок (78% и более).

	Молога	Наволок	Измайлово	Средний Двор	Брейтово
Коприно*	47	19	20	24	24
Молога		57	58	65	58
Наволок			78	81	86
Измайлово				87	78
Средний Двор					84

*Материал собран в течение одного светового дня, 2 июля 1985 г.

¹ Индекс биоценотического сходства [7, 8].

Таблица 1

Смена лимнофаунистических группировок на участке ст. Коприно—Молога

Станции	<i>Daphnia cucullata</i>		<i>Conochilus</i>	
	% от общей численности	биомасса, г/м ³	% от общей численности	численность, тыс. экз./м ³
Коприно	53.5	1.80	2.9	3.7
Промежуточные*:				
1	37.7	0.93	0	0
2	32.7	0.73	34.5	7.0
3	31.6	0.60	63.5	16.0
Молога	17.2	0.48	68.0	39.6

* Расстояние между промежуточными станциями 5 км.

Смена лимнофаунистических группировок на участке ст. Коприно—Молога хорошо прослеживается по уменьшению роли *Daphnia cucullata* и увеличению значения *Conochilus* (табл. 1).

Структура зоопланктонного сообщества Рыбинского водохранилища обладает значительной лабильностью и изменяется под воздействием мощных погодно-климатических факторов. Зоопланктонные комплексы, свойственные северному и центральному регионам, в отдельные годы сменяют друг друга. В маловодные годы с повышенной инсоляцией и штилевой погодой, когда преобладает восточный атмосферный

перенос (1972, 1973 гг.), группировка видов, занимающая обычно только Волжский плёс (виды рода *Brachionus*, а также *Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*), распространяется и заселяет весь водоем. В многоводные холодные годы с преобладанием ветренной погоды, формирующейся под воздействием западного атмосферного переноса (1976, 1978 гг.), в планктоне доминируют виды родов *Kellicottia*, *Eudiaptomus*, а также *Bosmina longispina* — вид, характерный для северного региона (рис. 1; 2, Б).

В Ивановском водохранилище, расположенном в центральном

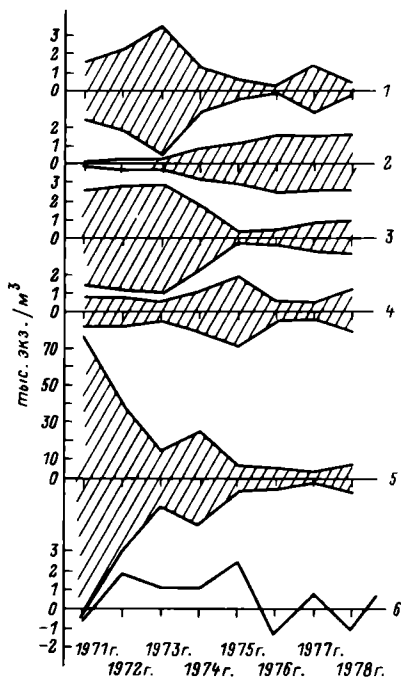


Рис. 1. Многолетняя динамика численности массовых видов зоопланктона и отклонения температуры воды от среднееголетнего уровня в Рыбинском водохранилище.

1 — *Chydorus sphaericus*; 2 — *Bosmina longispina*; 3 — *B. coregoni*; 4 — *Eudiaptomus*; 5 — *Conochilus*; 6 — температура, °С.

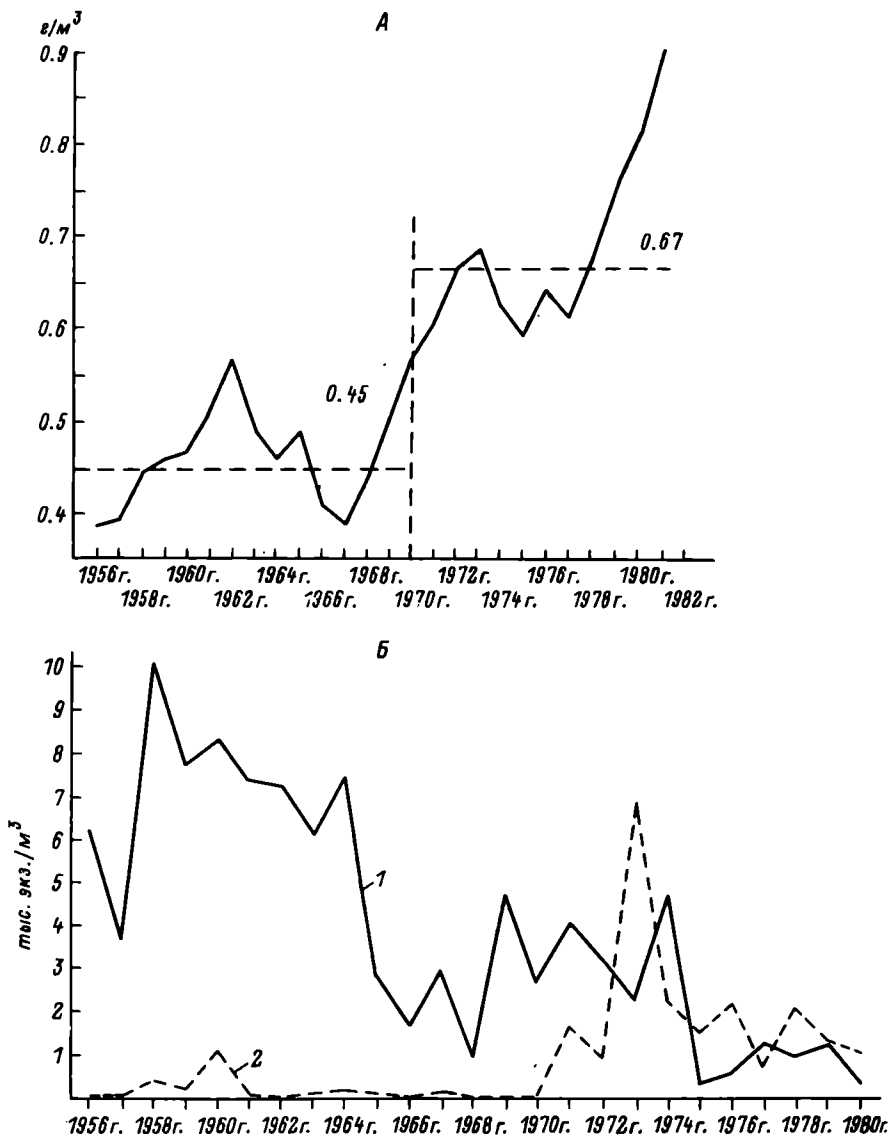


Рис. 2. Многолетняя динамика биомассы зоопланктона (А — при 5-летнем усреднении методом скользящей средней) и численности коловраток (Б): *Kellicottia* (1) и *Brachionus* (2) в Рыбинском водохранилище.

регионе и имеющем другой трофический статус, перестройка зоопланктона в подобные периоды происходит иначе. В маловодные жаркие годы в Ивановском и Угличском водохранилищах широко расселяются α -мезосапробные формы, в том числе моины. В обычные годы моины встречаются спорадически и узколокально, на мелководьях вблизи населенных пунктов, где имеется бытовое загрязнение. В маловодном и особенно жарком 1973 г. *Moina micrura* заселила практически всю

акваторию Иваньковского водохранилища и встречалась от с. Юрьевское (Волжский плёс) до с. Клиницы (Иваньковский плёс). Численность мойн вблизи г. Конаково на русле Волги достигала 14.3 тыс. экз./м³ [6]. В этот же период в Рыбинском водохранилище, расположенном в другом регионе и стоящем значительно ниже по уровню трофии, летом 1973 г. мойны были обнаружены лишь в ограниченных, наиболее подверженных антропогенному влиянию участках (район г. Череповца, вблизи устья р. Ягобы) [13].

Расположенные в бассейне Верхней Волги глубокие стратифицированные озера метагипотермического класса по сравнению с мелководными обладают более разнообразным и богатым зоопланктоном благодаря многообразию экологических ниш. Их планктонное население, ранее типичное для олиготрофных водоемов, в настоящее время вследствие интенсивного эвтрофирования пополняется α - β -мезосапробными видами, поэтому разнообразие отдельных групп здесь по сравнению с расположенными рядом водоемами эпитептермического класса еще более возрастает.

Так, в Сиверском озере в равных количествах (тыс. экз./м³) присутствуют виды, относящиеся к различным фаунистическим группировкам (с северным ареалом расселения, а также теплолюбивые формы). Состав пелагических циклопов содержит 6 видов:

	1976 (август)	1977 (август)	1983 (март)
<i>Cyclops kolensis</i>	0	0	7.3
<i>C. scutifer</i>	6.0	5.4	0
<i>C. vicinus</i>	0.4	0	0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	2.4	1.4	0
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	9.2	1.7	0
<i>T. crassus</i>	1.3	1.3	0

Cyclops kolensis и *C. scutifer* относятся к холодолюбивым стенотермам (арктического тундрового комплекса). Первый вид активен зимой, размножается сразу после таяния льда, все лето проводит в диапаузе в пелогене, второй живет и размножается летом в холодном гиполимнионе. Теплолюбивые виды родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops* расселяются и размножаются летом в прогретом эпилимнионе, зимой находятся в пелогене, в диапаузе. Сиверское озеро — южная граница ареала *Cyclops scutifer*. Существование многочисленной популяции вида в этом озере зависит от интенсивности эвтрофирования, развития летних заморозов в гиполимнионе и характера водообмена [19].

Аналогично заселяют глубокие водоемы представители рода *Daphnia*. *D. cristata* и *D. longiremis* относятся к холодноводному комплексу, *D. longispina* — эвритопный вид, *D. cucullata* — теплолюбивый вид, характерный для центрального региона. В озерах Сиверском, Плещеево и Выдогощ *D. cristata* встречается зимой и ранней весной, летом населяет гиполимнион; *D. cucullata* распределяется исключительно в эпилимнионе и достигает максимальной численности летом; *D. longispina* встречается круглый год, зимой образует скопления в придонных слоях, где повышена численность бактерий [6, 21, 29].

Зоопланктон в мелководных озерах (например, Кубенском, Неро, Весецком плёсе оз. Селигер), представленных летом эпилимнионом, менее разнообразен вследствие однородности абиотической среды. Холодноводные виды здесь либо отсутствуют, либо малочисленны и встречаются только зимой и ранней весной. Преобладают теплолюбивые и эвритермные виды.

В водохранилищах, являющихся частями огромных водных систем, формирование видового состава происходит под воздействием факторов, включающихся после зарегулирования стока. Успешное расселение форм северного происхождения на юг, акклиматизация их и расширение ареалов обеспечивались двумя основными факторами: постоянным потоком северных видов и появлением для них необходимой среды обитания. Экологические ниши в волжских водохранилищах для холодноводных северо-западных озерных форм возникли после строительства плотин благодаря образованию глубоких стратифицированных озеровидных приплотинных плёсов.

В настоящее время приток северных форм из крупных озер Северо-Запада резко сократился вследствие реконструкции Волго-Балтийского канала и образования Шекснинского водохранилища. Зоопланктонные формы Онежского озера не могут теперь попасть в Белое из-за низкой прозрачности Вытегорского (50 см) и Новинкинского водохранилищ (10 см) [26]. На наиболее мутном участке водного пути — Новинкинском водохранилище — происходит гибель всех планктонных форм, за исключением циклопов.

Численность, тыс. экз./м ³	Вытегорское водохранилище	Новинкинское водохранилище
Коловратки	0	0
Ветвистоусые	5.1	0
Веслоногие (циклопы)	9.5	0.8

Строительство Череповецкой плотины и образование Сизьменского и Приплотинного расширений сделало невозможным проникновение белозерских и кубенских форм в Рыбинское водохранилище. *Bosmina coregoni gibbera* — подвид с высокой выводковой камерой — „горбом“, типичный для зоопланктона Белого и Кубенского озер, до зарегулирования р. Шексны попадал с ее стоком в Шекснинский и Главный плёсы Рыбинского водохранилища. В настоящее время этот подвид трансформируется в обычную *B. coregoni coregoni* в пределах Шекснинского водохранилища, в Рыбинском уже не встречаются даже переходные формы с уменьшенным „горбом“. На пути от Белого озера до верховьев Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища количество *B. coregoni gibbera* уменьшается от 100 до 0%, переходной формы — возрастает от 0 до 24%, а *B. coregoni coregoni* — от 0 до 76% [1].

Видовой состав и соотношение отдельных групп вышележащего озера или озеровидного плёса в проточных участках водохранилищ изменяются относительно быстро. Зоопланктон Белого озера в Шекснинском участке коренным образом перестраивается. В Сизьменском

расширении виды рода *Heterocope* уже не встречаются, содержание *Diaptomidae* сокращается с 50 до 20 %, одновременно увеличивается количество ветвистоусых с 16 до 70 % [20].

Общее количество видов пелагического зоопланктона в исследованных водоемах около 100. Основные группы *Rotatoria*, *Copepoda* и *Cladocera* в Иваньковском водохранилище составляют соответственно 49, 16 и 35 %, в Рыбинском — соответственно 40, 28 и 32 %.

Зимний зоопланктон менее разнообразен — около 30 видов; распределение в группах иное: *Rotatoria* — 70 %, *Copepoda* — 18 %, *Cladocera* — 12 %. Это связано с наличием среди коловраток арктического, чисто зимнего рода *Notholca*, а среди копепод — холодноводных видов северного происхождения. Среди пелагических ветвистоусых зимой размножаются лишь 4 вида.

Зимнее сообщество складывается из двух группировок. Первая — зимние виды, которые присутствуют в водоеме только зимой и ранней весной, а лето проводят в виде покоящихся стадий в пелогене. Вторая группировка — холодолюбивые генерации круглогодичных видов. В осенний переходный период особи холодолюбивых генераций присутствуют в планктоне и после замерзания водоема начинают усиленно размножаться. Зимние виды появляются из покоящихся яиц и стадий только после образования льда. Они некоторое время существуют ранней весной после таяния льда в центральных холодных акваториях водоемов, где сохраняются зимние характеристики воды. На границах этих водных масс с прогревыми прибрежными водами, в которых появился летний зоопланктон, зимнее и летнее сообщества сосуществуют в течение короткого периода.

Видовое разнообразие зимнего зоопланктона еще больше, чем летнего, зависит от типа водоема. В глубоких стратифицированных озерах, обладающих летом холодным гипolimнионом, среди коловраток и ракообразных формируются генерации с низким температурным оптимумом (например, *Keratella quadrata*, *Filinia terminalis*, *Asplanchna priodonta*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eu. graciloides*, *Daphnia cristata*, *D. longispina*, *D. longiremis*, *Bosmina longirostris* и т. д.). В таких водоемах более разнообразен и чисто зимний комплекс в основном за счет коловраток рода *Notholca*. В мелководных озерах, представленных летом эпилимнионом, зимний зоопланктон в качественном отношении беден (табл. 2).

Зимние биоценозы толщи воды вследствие стабильности среды и отсутствия волнового перемешивания характеризуются пятнистостью распределения. Над глубокими участками дна с мощными илами зоопланктеры интенсивно размножаются, усложняется его видовой состав. Такие участки повышенной продуктивности сменяются бедными зоопланктоном песчаными мелководьями. Чем сложнее морфометрия водоема, тем большая разница в структуре и плотности биоценозов отдельных районов.

Пелагическая часть Белого озера, монотонная по своим экологическим условиям, однообразна и по зоопланктону — сходен видовой состав и количество организмов на станциях, отстоящих друг от друга на десятки километров. Индекс биоценотического сходства отдельных

Таблица 2

Количество видов в отдельных группах зимнего сообщества
в различных водоемах

Класс водоема (по: [31])	Водоем	Глубина, м	Зимние виды	Зимние генерации
Эпитермический	Оз. Неро	2	2	0
	Весецкий плёс	2	6	2
	оз. Селигер			
	Оз. Кубенское	2.5	6	2
Метаэпитермический	Оз. Пено	3.5	5	7
	Оз. Белое	5	7	7
	Оз. Вселуг	6	7	8
	Оз. Заулومское	6	8	5
Метагипотермический	Рыбинское водохранилище, поливы Главного плёса	5-6	6	2
	Оз. Выдогощ	10	6	8
	Оз. Кибичкое	15	9	11
	Рыбинское водохранилище, излучина русла Мологи	17	14	14
	Оз. Сиверское	19	6	11
	Оз. Бородаевское	20	8	7
	Оз. Плещеево	22	7	8

участков озера составляет 82–94 %. Повсеместно доминируют *Keratella cochlearis macracantha* (64–73 %) и *Kellicottia longispina* (16–24 %) (март 1977, 1981 гг.).

Зоопланктон глубоких озер с хорошо выраженной котловиной и разнообразием условий на отдельных участках различается. В оз. Плещеево одновременно (11–13 марта 1980 г.) обследованные зооценозы участков со средней глубиной, а также песчаных мелководий отличались от сообщества котловины и были более сходны между собой (%):

	Свал, 15 м	Прибрежная зона, 10 м	Мелководье, 4.5 м
Котловина, 22 м	67	68	65
Свал, 15 м		90	71
Прибрежная зона, 10 м			80

Аналогичная картина наблюдалась в оз. Сиверском (март, 1983) (%):

	Свал, 9 м	Мелководье, 4.5 м
Котловина, 19 м	60	53
Свал, 9 м		90

Значительные отличия зимних биоценозов котловины от сообществ остального водоема связаны с разнообразием и высоким уровнем развития придонных скоплений в глубоких участках, где кроме коловраток размножаются зимние генерации дафний, босмин, диаптомусов.

Зоопланктонные сообщества расположенных рядом и сходных по морфометрии озер Сиверского и Бородаевского имеют низкий

Таблица 3

Видовой состав и соотношение видов в озерах Сиверском (глубина 19 м) и Бородаевском (глубина 20 м) 22–24 марта 1983 г.

Вид	Оз. Сиверское		Оз. Бородаевское	
	тыс. экз./м ³	% от общей численности	тыс. экз./м ³	% от общей численности
<i>Synchaeta oblonga</i>	0	0	0.1	0.61
<i>S. verrucosa</i>	0.20	1.15	0.4	2.42
<i>Keratella hiemalis</i>	0.05	0.29	0.2	1.21
<i>K. quadrata</i>	0.30	1.72	0.7	4.24
<i>K. cochlearis</i>	0.10	0.57	0.5	3.03
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	0.05	0.29	0.2	1.21
<i>Kellicottia longispina</i>	0.05	0.29	0.5	3.03
<i>Filinia maior</i>	0.40	2.29	0.7	4.24
<i>Conochiloides natans</i>	0.15	0.86	0.3	1.82
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.01	0.06	0	0
<i>Cyclops vicinus</i>	0.02	0.11	0	0
<i>C. kolensis</i>	7.60	43.60	3.2	19.39
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	2.60	14.92	8.3	50.30
<i>Eu. gracilis</i>	2.40	13.77	0	0
<i>Daphnia longispina</i>	2.10	12.05	0.1	0.61
<i>D. cristata</i>	1.00	5.74	0.7	4.24
<i>D. longiremis</i>	0.10	0.57	0	0
<i>Bosmina longirostris</i>	0.30	1.72	0.6	3.64

уровень сходства (48%). Это связано со степенью их эвтрофирования и кислородным режимом в зимнее время. Подробный анализ видового состава сообществ этих озер, произведенный одновременно (22–24 марта 1983 г.), показал, что в олиготрофном с хорошим кислородным режимом (8 мг/л у дна) оз. Бородаевском численность и относительное значение олигосапробных видов *Kellicottia longispina*, *Eudiaptomus graciloides* выше, тогда как в Сиверском (с дефицитом кислорода у дна около 1 мг/л) в планктоне больше циклопов и *Daphnia longispina* (табл. 3).

Таким образом, зоопланктон изученных водоемов, расположенных в двух лимнофаунистических регионах, отличается по составу доминирующих видов, определяется лимнологическим типом водоема, различен зимой и летом, зависит от колебаний метеорологических условий и степени эвтрофирования водного объекта.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА

Горизонтальное распределение

С одной стороны, в хорошо перемешиваемых под действием ветра водных массах наблюдается относительно равномерное распределение планктона (в отличие от локализации его во время шторма летом).

С другой стороны, ветровые циркуляционные образования способствуют концентрации планктона.

Зимой же, когда фактор ветрового перемешивания исключен, водоем по степени развития жизни в толще воды крайне неоднороден. Это особенно характерно для водохранилищ, где имеются русловые участки, и для глубоких озер; в мелководных озерах с выровненным дном — более равномерное распределение зоопланктона.

В Рыбинском водохранилище огромные песчаные мелководья, где зимой в небольшом количестве встречаются только коловратки, сменяются глубокими (более 10 м) впадинами бывших русел рек, стариц и озер с мощными иловыми отложениями, где развивается богатый планктон с плотностью, превышающей численность организмов на мелководьях в 100 и более раз. Местоположение зимних скоплений зоопланктона стабильно: каждую зиму они обнаруживаются на одних и тех же местах, хотя численность планктеров колеблется. Подробное изучение зимнего зоопланктона в Главном плёсе Рыбинского водохранилища в течение 1977—1985 гг. позволило составить карту его распределения (рис. 3). Зимой на проточных участках в верховьях плёсов зоопланктон беден и равномерно перемешан в толще воды. При скоростях течения менее 0.05 м/с уже образуются небольшие придонные скопления ракообразных. Плотные скопления обнаружены по руслу р. Мологи от впадения р. Яны до района бывшего с. Горькая Соль и вдоль русла р. Шексны в пределах Главного плёса до бывшего устья р. Ухры.

Весной талые воды, поступающие под лед, особенно быстро разрушают зимние скопления зоопланктона, находящиеся вблизи берега. В центральных районах, где водные массы с зимними характеристиками после вскрытия водоема сохраняются длительное время (до 1 мес), зимний зоопланктон еще некоторое время функционирует [10, 12]. При безветренной погоде его скопления располагаются вдоль русел рек, наибольшая плотность сохраняется около дна глубоких участков. По мере развития летних процессов в водоеме, поступления паводковых вод, размножения диатомовых, прогрева водоема, его ветрового перемешивания занятая зимним сообществом зона сужается. Дольше всего сохраняется зимний планктон в центральном и северо-восточном, шексинском участках Главного плёса. Здесь наблюдаются минимальная температура воды и наибольшая прозрачность (до 250 см), связанная с отсутствием диатомей и характеризующая собственно зимние воды водохранилища без примеси мутных паводковых вод [17, 23].

Летний зоопланктон распределен более равномерно по площади водоема. На центральных участках Главного плёса, как правило, более низкая биомасса, чем в зонах „седиментации“ — пограничных участках речных плёсов с Главным, но более высокая, чем на речных верховьях плёсов [4, 5, 11]. Пограничные районы Моложского и Шексинского плёсов с Главным — это циркуляционные зоны, возникновение которых связано с морфометрией водоема и господствующими ветрами. Съемка, произведенная в Главном плёсе за один световой день, 2 июля 1985 г., в период первого максимума в развитии зоопланктона, подтвердила общие положения. Наибольшая плотность (6—8 г/м³) наблюдалась

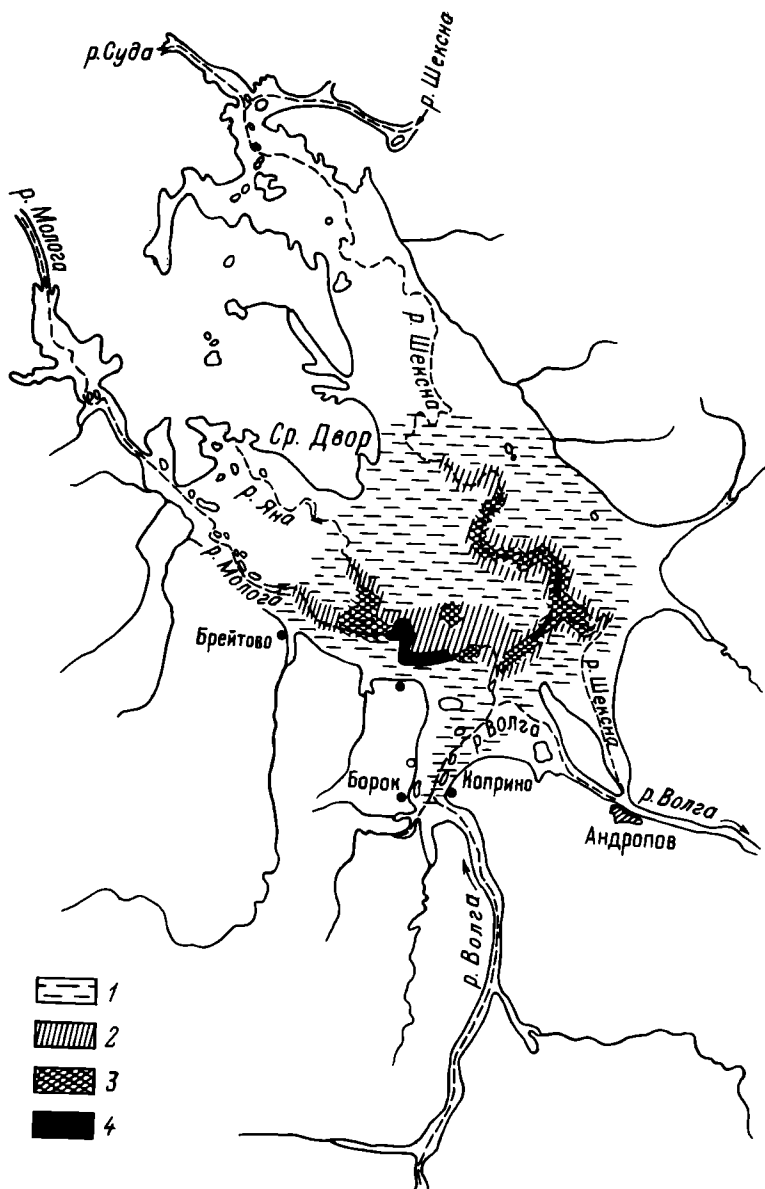


Рис. 3. Распределение биомассы (г/м^3) зоопланктона зимой в Волжском и Главном плёсах Рыбинского водохранилища.

1 — менее 0.1; 2 — 0.11–0.2; 3 — 0.21–0.5; 4 — 0.51–1.

на границе Главного плёса и Моложского, несколько меньшая — на границе водных масс Главного и Шекснинского плёсов, т. е. в зонах двух антициклональных циркуляционных образований, характерных для июля—сентября [2] (рис. 4).

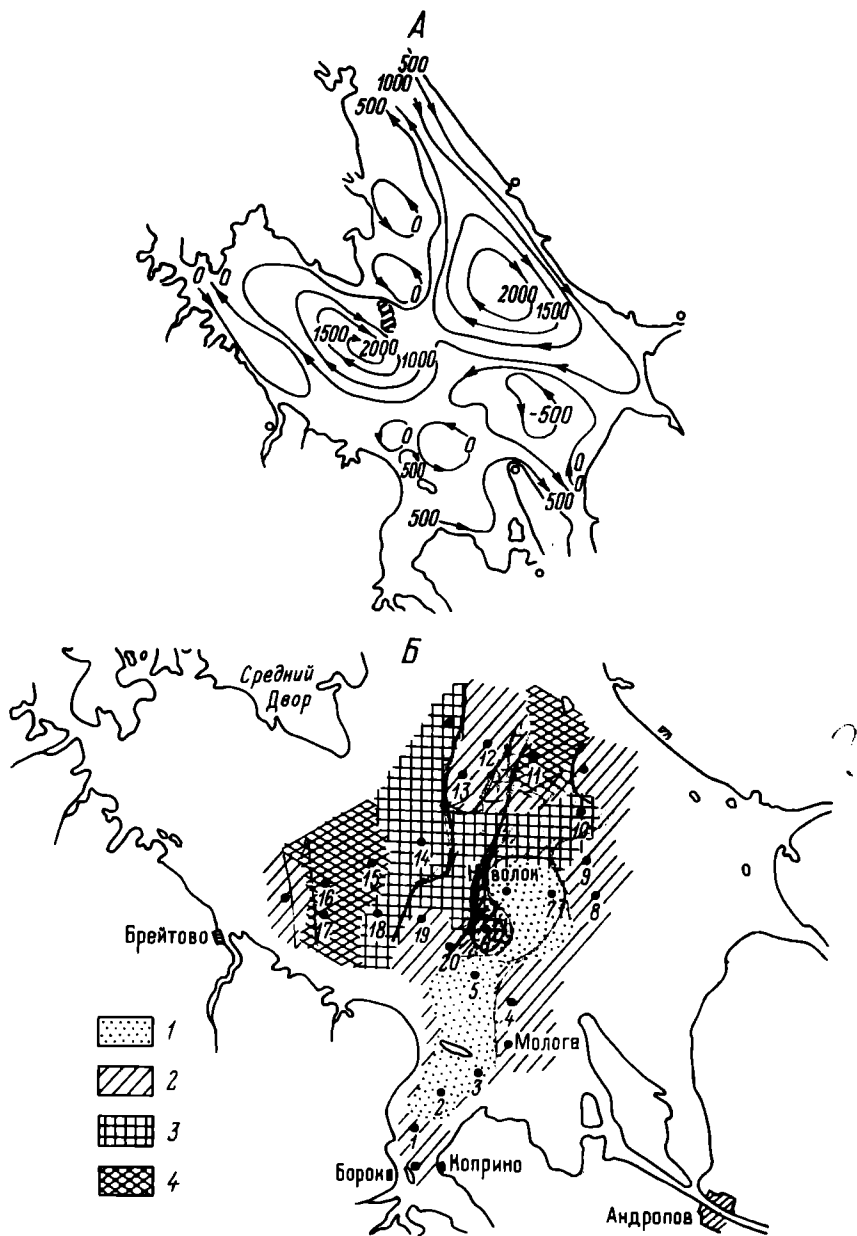
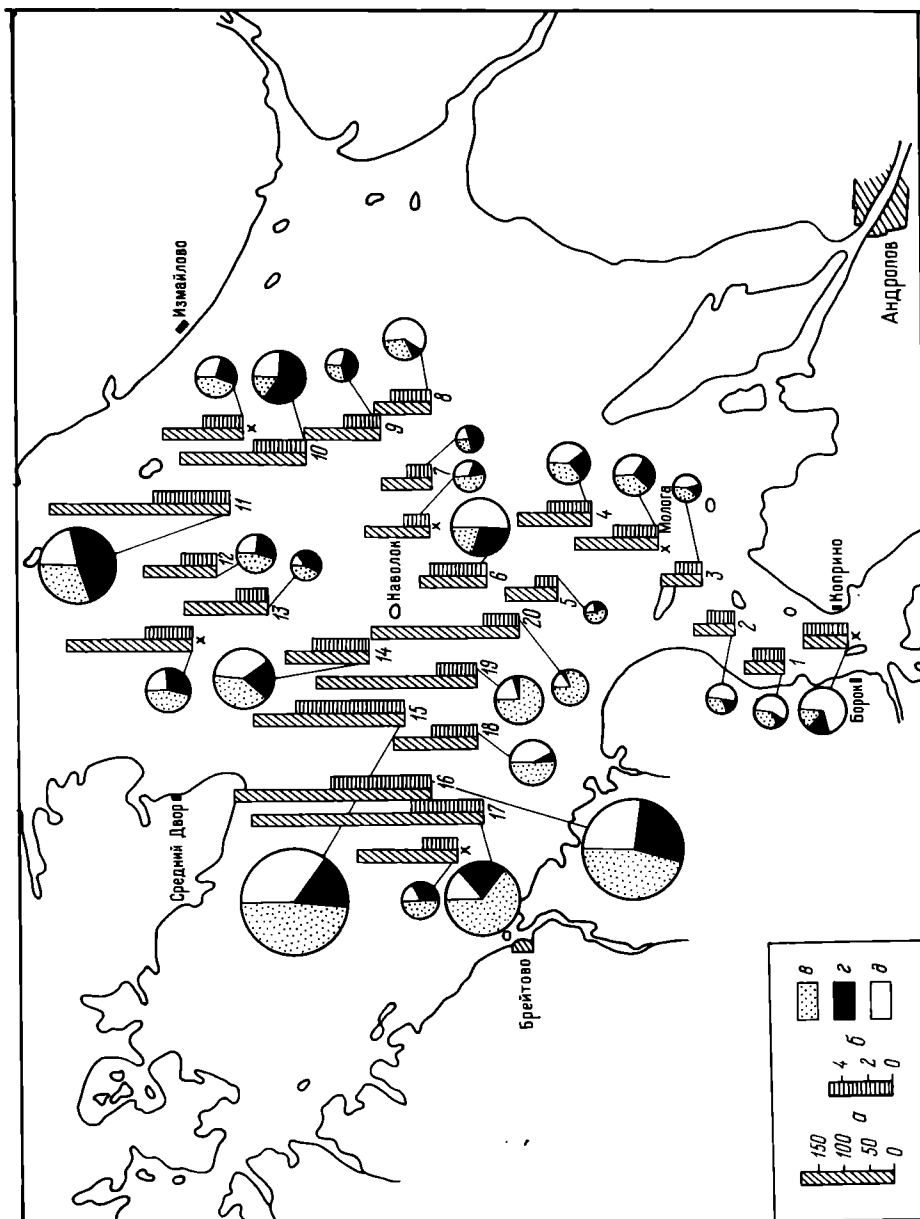


Рис. 4. Схема размещения антициклональных циркуляций (А), типичных для июля (по: [2]), и распределение биомассы (г/м^3) зоопланктона (Б) в июле 1985 г. в Рыбинском водохранилище.

1 – 2; 2 – 3; 3 – 4; 4 – более 5. Арабские цифры на части Б – номера станций.



Общее количество зоопланктона, возросшее за последние два десятилетия, теперь в период максимума достигает больших величин — до 8–12 г/м³ [22] (см. рис. 2, А). Пятна высокой плотности (6–8 г/м³) занимают акваторию до 10 км в поперечнике (рис. 4). Высокая биомасса в скоплениях создается за счет крупных форм: ракообразных, а среди коловраток — колоний *Conochilus* (ст. 11, 14, 15, 16). На участках, где роль ракообразных невелика (ст. 18, 19, 20), общие биомассы снижаются (рис. 5).

В большинстве глубоких озер зимой средняя для столба воды биомасса (г/м³) обычно уменьшается по направлению от максимальных глубин котловины к прибрежным мелководьям:

Озеро	Котловина		Свал	Прибрежные участки	
	(19–22 м)	(15 м)	(10 м)	(5 м)	(2.5 м)
Сиверское	1.2		0.3	0.23	
Бородавское	0.98			0.07	
Плещеево	0.96	0.46	0.98	1.8	0.4

В оз. Плещеево зимний зоопланктон характеризуется высокими биомассами до глубины 5 м. Наиболее многочисленный вид *Eudiaptomus graciloides* населяет весь водоем, за исключением прибрежной зоны с глубиной менее 3 м, где распространены „холодные“ песчаные грунты [21]. В период открытой воды пелагиаль озера более богата зоопланктоном (г/м³) в весеннее и летнее время [30]:

	Пелагиаль (15–20 м)	Литораль (1.5–2.0 м)
Май	1.45	0.28
Июль	3.72	1.49

Относительно равномерное распределение зоопланктона в оз. Белом предопределено выровненностью ложа водоема, однообразием биотопов и экологических условий. Зимой только в центре озера, где глубины несколько более 5 м, биомассы немного выше за счет присутствия немногочисленных ракообразных. Летом обычная схема распределения такова: количество зоопланктона по озеру возрастает от устья р. Ковжи (0.7 г/м³) к истоку р. Шексны (8.5 г/м³). Это связано с поступлением в озеро бедных зоопланктоном высокоцветных и мутных вод р. Ковжи, общим стоковым процессом в озере, а также господствующими летом юго-западными ветрами, сгоняющими поверхностные наиболее богатые зоопланктоном воды к северо-восточному берегу (рис. 6). При длительных штормовых ветрах у наветренного берега образуются плотные придонные скопления крупных ракообразных в слое 30–50 см ото дна [1, 26].

Рис. 5. Количество зоопланктона и его состав, % относительной численности групп, в Волжском и Главном плёсах Рыбинского водохранилища в июле 1985 г.

Диаметр кружков соответствует величинам биомассы; цифры — номера промежуточных станций; х — стандартные станции. а — численность, тыс. экз./м³; б — биомасса, г/м³; в — коловратки; з — веслоногие; д — ветвистоусые.

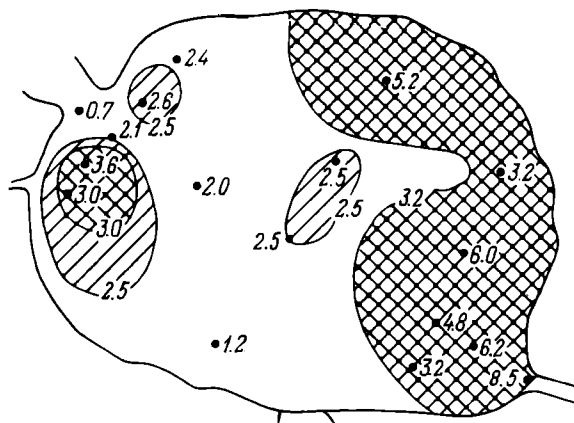


Рис. 6. Горизонтальное распределение зоопланктона (г/м^3) в Белом озере 14–15 августа 1976 г. (по: [1]).

Таким образом, горизонтальное распределение зоопланктона зимой и летом в одном водоеме неодинаково и складывается в результате действия разных условий. В подледный период плотные скопления образуются в наиболее глубоких лишенных проточности участках, где имеются большие иловые отложения. Распределение носит мозаичный характер, скопления невелики по размеру. Летом зоопланктон распределен более равномерно в результате волнового перемешивания. Образование устойчивых циркуляционных зон, где наблюдается повышенная плотность зоопланктеров, происходит в результате суммирования постоянно действующих факторов: конфигурации водоема, направления и силы господствующих ветров, скорости стоковых течений.

Вертикальное распределение

Сравнительный анализ среды глубоких водоемов в периоды летней и зимней стагнаций свидетельствует о большой неоднородности слоев по глубине. Принципиально различны ход температурной кривой, вертикальное распределение ракообразных и общей массы зоопланктона.

Летом распространение тепла идет сверху и температура снижается с глубиной. Температурная кривая имеет резкий перепад, образуя металимнион, который располагается, как правило, в средних слоях. Самая низкая температура отмечается у дна. Фитопланктон и зоопланктон располагаются в эпилимнионе и верхних слоях металимниона; вблизи дна обнаруживаются лишь отмершие особи.

Зимой температура с глубиной повышается, металимнион расположен вблизи дна, наиболее прогреты придонные слои, где и сосредоточена основная масса зоопланктона. Однако некоторые параметры среды имеют сходство. Дефицит кислорода у дна наблюдается и зимой, и летом. Зимой снижение содержания кислорода до 0 мг/л отмечается и у нижней кромки льда над заиленными участками, где происходят процессы окисления метана. Здесь у поверхности отмечается повышенная

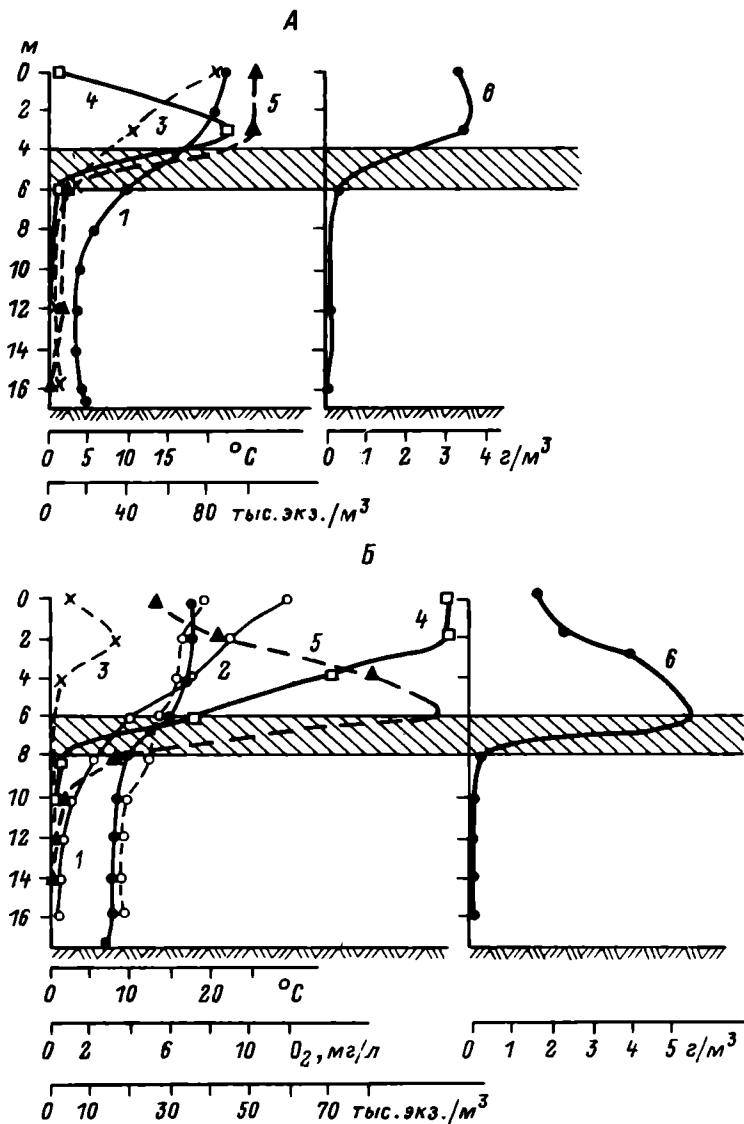


Рис. 7. Вертикальное распределение зоопланктона в оз. Выдогощ в период летней и зимней стратификации.

А — июнь 1973 г.; Б — июнь 1975 г.; В — февраль 1983 г.; Г — март 1985 г. 1 — температура; 2 — содержание кислорода; 3 — коловратки; 4 — ввслоногие; 5 — ветвистоусые; 6 — общая биомасса. Штриховка — летний металимнион.

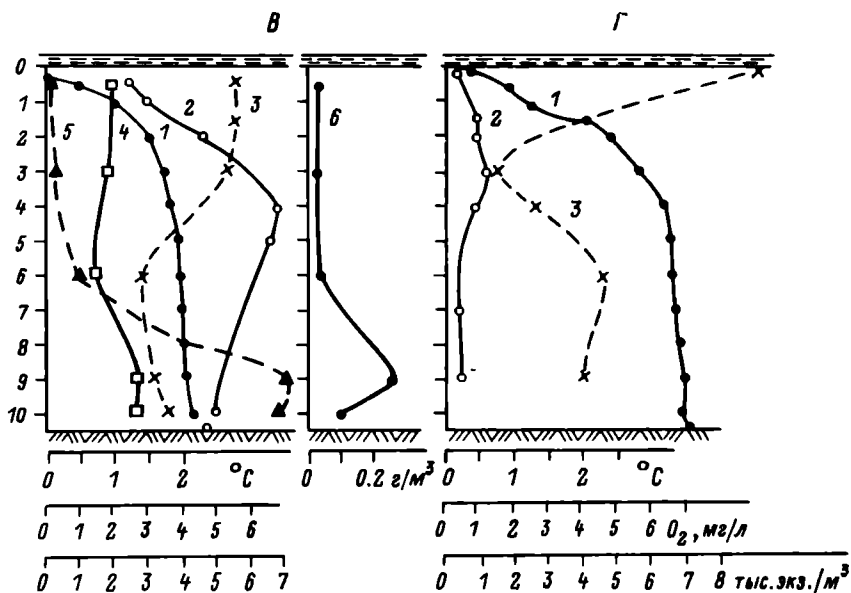


Рис. 7 (продолжение).

численность бактерий. Слоистость в распределении планктона наблюдается в стратифицированных водоемах и зимой, и летом. Однако подо льдом тонкая слоистость водной среды выражена особенно ярко и прослеживается не только в глубоких водоемах, но и в относительно мелких.

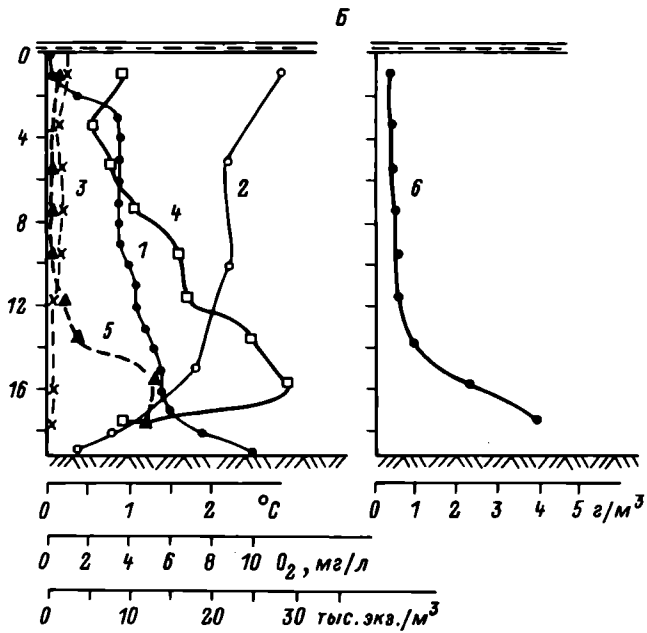
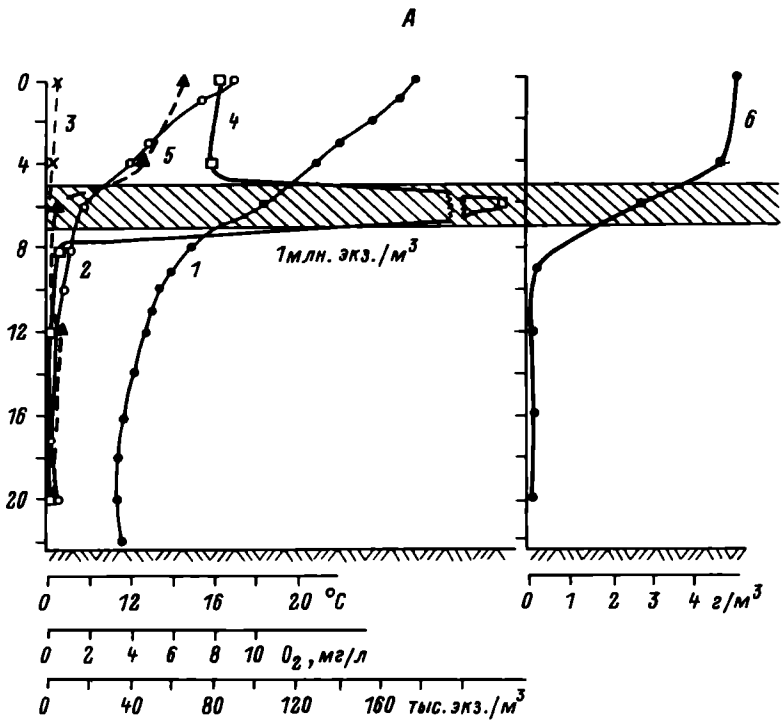
В начале и в конце зимнего периода, когда возможно проникновение света через лед, наблюдается развитие фитопланктона в поверхностном слое, но количество водорослей с глубиной убывает значительно быстрее, чем в период открытой воды.

Летом в стратифицированном оз. Выдогощ эпилимнион, прогретый до 18–22 °С, занимает верхние 4–6 м толщи воды. Здесь же располагаются все группы зоопланктона. Максимум биомассы отмечается на глубине 3–6 м. Холодный эпилимнион (8–10 °С) лишен живого зоопланктона. Зимой в этом озере температура воды быстро возрастает с глубиной. По направлению ко дну увеличивается количество планктонных животных, в основном ракообразных; максимум биомассы наблюдается в придонных слоях (рис. 7).

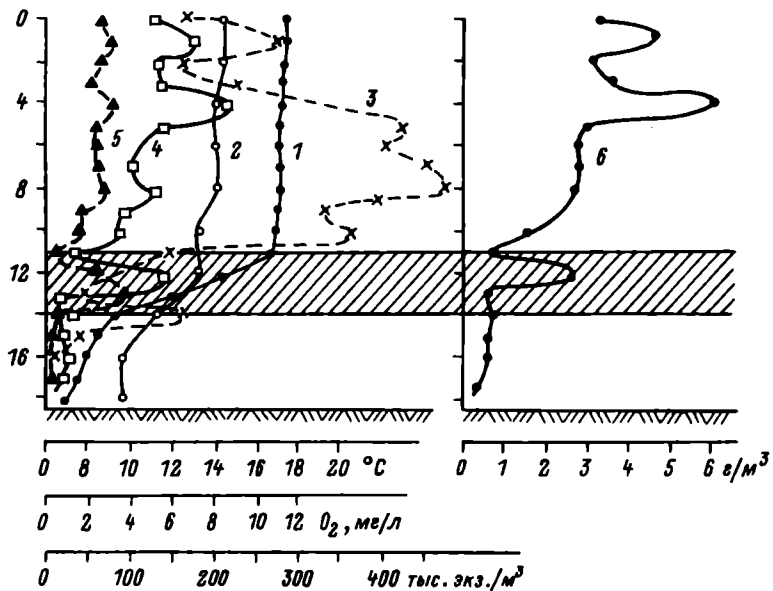
Летом в оз. Сиверском температура воды в эпилимнионе достигает 20–26 °С, в гиполимнионе – снижается до 10–12 °С. В слое скачка, на глубине 5–7 м, перепад составляет 2 °С на метр. Кислород в гиполимнионе практически отсутствует. Весь зоопланктон сосредоточен в эпи-

Рис. 8. Вертикальное распределение зоопланктона в оз. Сиверском в период летней и зимней стагнаций.

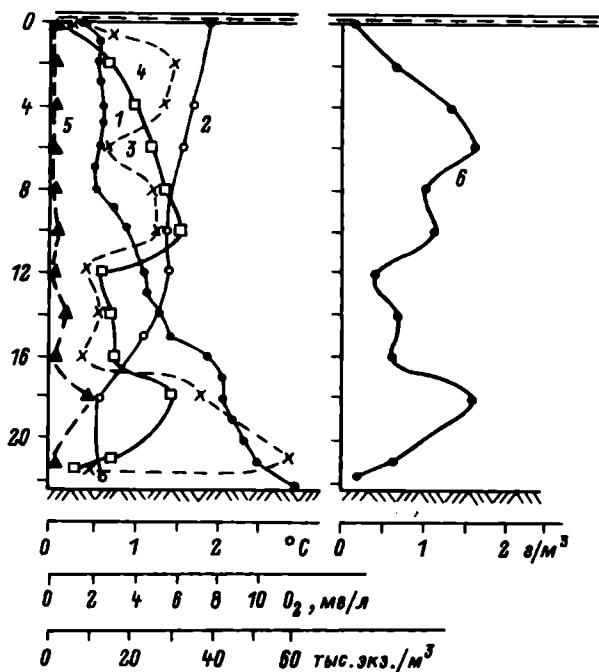
А – август 1977 г.; Б – март 1983 г. Остальные обозначения те же, что и на рис. 7.



А



Б



и металимнионе (до глубины 8 м). Зимой наблюдается обратное распределение зоопланктона — основная его масса сосредоточена глубже 14 м (рис. 8).

В оз. Плещеево летом при глубоком залегании металимниона зоопланктоном заселяется большая часть толщи воды и только глубже 12 м биомасса резко падает. В зимний период в этом озере наряду с придонным скоплением ракообразных наблюдается еще одно — в средних слоях. Отдельные виды располагаются в узких горизонтах воды (рис. 9).

Основные группы зоопланктона в водоеме зимой и летом распределены по-разному. Зимой ракообразные (циклопы, диаптомусы, дафнии, босмины), создающие основу биомассы, сосредоточены только около дна. Вертикальное распределение коловраток летом и зимой отчасти сходно. Максимум их численности наблюдается в поверхностных слоях. Однако зимой кроме скопления в верхнем горизонте образуется еще одно около дна, где коловратки располагаются совместно с ракообразными. Летних придонных скоплений коловраток в обследованных водоемах не зарегистрировано. Это связано с большой устойчивостью именно зимних форм коловраток к дефициту кислорода [32–34]. В оз. Выдогощ при особенно интенсивном выделении и окислении метана подо льдом располагаются огромные пузыри газа, а замор распространяется почти на всю толщу воды (март 1985 г.). В таких условиях для обычного для этого озера придонное скопление ракообразных исчезает, в толще воды встречаются только особенно устойчивые к дефициту кислорода коловратки: *Filinia terminalis*, *Keratella hiemalis*, *Conochiloides natans* (см. рис. 7).

В изученных водоемах, покрытых в обычные зимы толстым слоем снега, фотосинтез наблюдается у нижней кромки льда в начале и в конце подледного периода, когда возможно проникновение света под лед [16]. Чем позже выпадает снег и тоньше его покров, тем интенсивнее вегетация водорослей в начале зимы. Размножение коловраток у нижней кромки льда в начале ледостава связано с наличием здесь водорослей [23].

На Рыбинском водохранилище исследование численности колоний *Microcystis*, зоопланктона и количества взвешенных частиц на разных горизонтах в течение зимы показывает взаимосвязь этих параметров. При позднем развитии снежного покрова, когда толщина его в первую половину зимы не превышает 10 см, наблюдается скопление водорослей в поверхностном слое (зима 1984–1985 гг.). В начале зимы зеленые колонии водорослей присутствуют во всей толще воды, скапливаясь у дна. С увеличением толщины снега они отмирают. В конце зимы колонии полностью оседают на дно и исчезают из придонных проб.

Рис. 9. Вертикальное распределение зоопланктона в оз. Плещеево в период летней и зимней стагнаций.

А — июль 1980 г. (по: [29]); Б — март 1980 г. Остальные обозначения те же, что и на рис. 7.

Дата	Горизонт, м	Количество колоний в литре
23 I	1-2	750
	3-5	2250
	11-12	5000
5 II	1-2	0
	3-5	450
	10-12	375
	13-15	720
22 II	1-2	0
	3-5	25
	12	40
25 III	1-2	0
	12-13	0

Зоопланктон, его возможные кормовые объекты и продукты жизнедеятельности (частицы менее 90 мкм, главным образом водоросли, фекалии, личинные шкурки, части отмерших зоопланктеров) в начале зимы присутствуют в планктоне (до 4 мг/л). В конце зимы происходит оседание этих частиц и общее количество взвеси уменьшается до 2 мг/л. В этот период прозрачность воды максимальна (рис. 10).

В разные сроки зимы вертикальное распределение частиц, служащих пищей зоопланктону и являющихся продуктами его жизнедеятельности, неодинаково. Скопление их отмечается в тех же горизонтах, где сосредоточен зоопланктон. Повышенное количество взвеси¹ в верхнем горизонте соответствует расположению здесь поверхностного скопления коловраток. Скопление органических частиц в придонном гори-

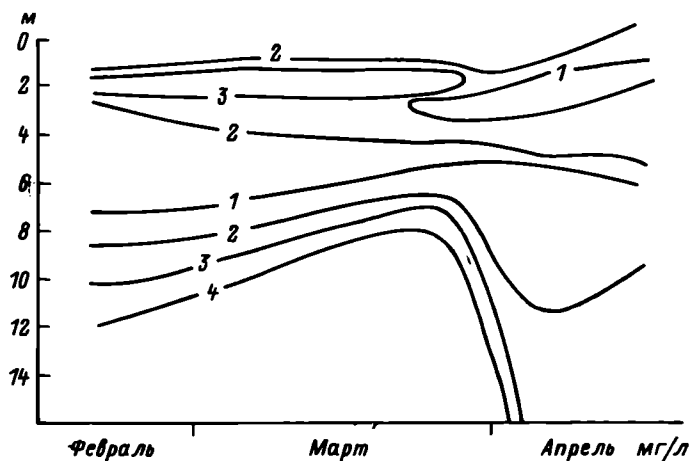


Рис. 10. Динамика взвешенного вещества (мг/л) в русле р. Мологи (1985 г.).

¹ Пробы для определения взвеси брали из воды, профильтрованной через газ № 67, т. е. зоопланктон и крупные колонии синезеленых из проб были изъяты.

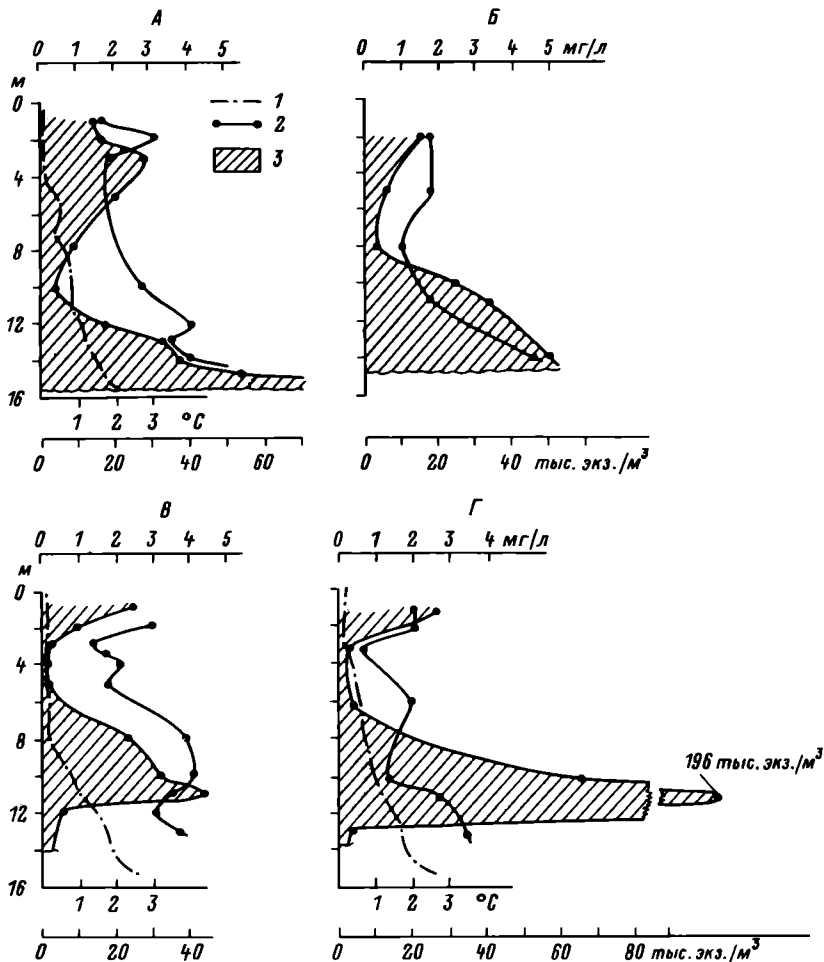
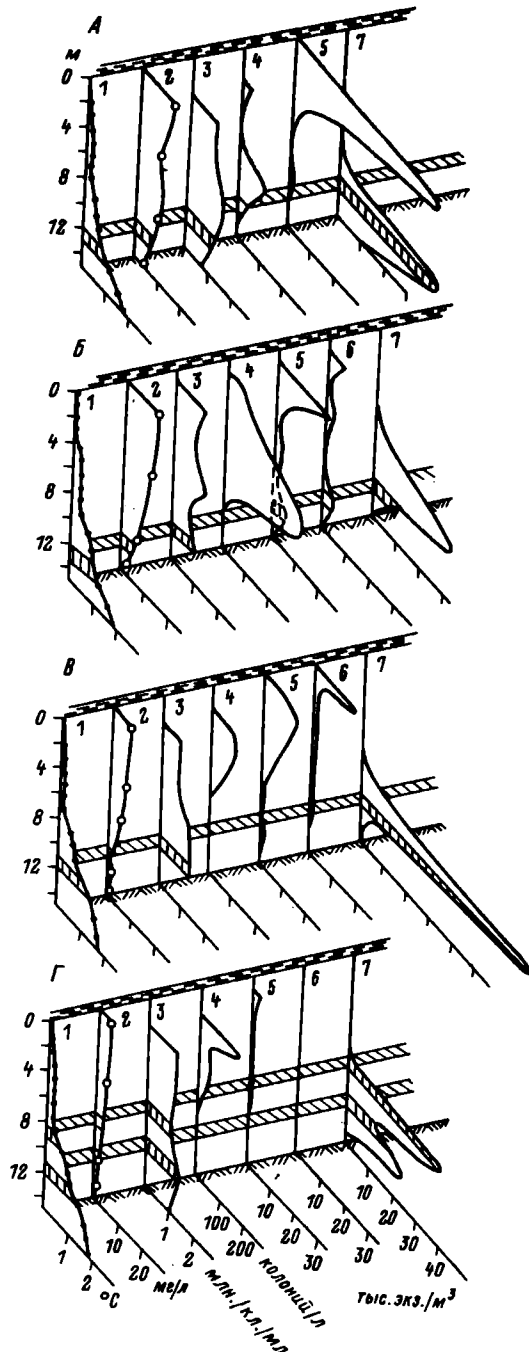


Рис. 11. Вертикальное распределение зоопланктона и взвешенного вещества в русле р. Мологи (1985 г.).

А — 19 февраля; Б — 25 марта; В — 26 марта; Г — 28 марта. 1 — температура; 2 — взвесь; 3 — зоопланктон.

зонте, видимо, связано с действием нескольких факторов: постоянного оседания частиц из всей толщи воды, повышения плотности среды в слое температурного скачка, где они задерживаются, и скопления у дна зоопланктона (а значит и продуктов их жизнедеятельности) (рис. 11).

Относительная стабильность вертикальной структуры зимних биоценозов позволяет выяснить некоторые детали отношений организмов со средой, а также взаимоотношения между отдельными группами и видами. На русле р. Мологи в пределах Главного плёса Рыбинского водохранилища велись регулярные наблюдения за температурным и газовым режимами, а также вертикальным распределением зоопланктона в течение 1978–1985 гг. [23]. Температура в придонном слое (глубина 15 м) максимальна, слой температурного скачка в течение



зимы перемещается вверх. В апреле в связи с подледным прогревом часто образуются два термоклина, дополнительный — в средних слоях. Содержание кислорода за период ледостава прогрессивно падает. В начале зимы он исчезает у дна, в середине — отсутствует уже в широком придонном слое, а в начале апреля его содержание снижается во всей толще воды. Количество бактерий колеблется от 0.4 до 3.2 млн. кл./мл, обычно образуются два максимума: придонный и поверхностный. Средняя численность бактерий для столба воды — 1.2–1.5 млн. кл./мл. Массовый вид простейших — колониальный жгутиконосец *Sphaeroeca voluox* — обычно в большом количестве развивается во второй половине зимы и располагается выше термоклина. Численность простейших резко колеблется в отдельных горизонтах, сохраняясь более постоянной лишь в поверхностном слое, где нет ракообразных. Массовые виды коловраток — *Synchaeta oblonga* и *Polyarthra dolichoptera* — в пространстве обычно разъединены между собой, а также с простейшими. Максимум численности синхет наблюдается в слое 2–3 м, полиартр — у самой поверхности и в термоклизе, простейших — в средних слоях. В конце биологической зимы (апрель), когда коловратки почти исчезают из планктона, простейшие образуют скопления в самом поверхностном слое. Такое распределение подтверждает напряженные взаимоотношения между коловратками и простейшими из-за пищи, а также свидетельствует о выедании коловратками молодых колоний жгутиконосцев и их отдельных особей. Копеподиты *Cyclops kolensis* всегда сосредоточены около дна, в области первого термоклина. По мере полного истощения кислорода у дна они поднимаются в более верхние слои, в область второго термоклина. Обычно во вторую половину марта они активизируются, наблюдается их интенсивный рост и созревание [17, 18]. В слоях, где обитают циклопы, с середины марта весь зоопланктон (простейшие, коловратки, ветвистоусые и диапомусы) исчезает — выедается ими. Скопление циклопов в области термоклина связано также с наличием здесь наибольшего количества органической взвеси, которая, видимо, также потребляется ими (рис. 12).

Зоопланктон зимой образует плотные скопления в глубоких участках водоема, где накоплены иловые отложения и идут активные микробиологические процессы [25]. Наличие пищи — главное условие развития зимних зоопланктоценозов. При обилии пищи скопления формируются при минимальных температурах (0–0.5 °С) и низком содержании кислорода (до 1–2 мг/л), поэтому эти факторы непосредственно на вертикальное размещение отдельных групп не влияют (табл. 4). Полученные коэффициенты корреляции численности коловраток, копепод и ветвистоусых с температурой и содержанием кислорода отражают распределение групп в природе. Коловратки всегда наиболее многочисленны в поверхностном слое, где температура минимальна, а содержание

Рис. 12. Вертикальное распределение температуры (1), кислорода (2), бактерий (3), жгутиконосцев (4), синхет (5), полиартр (6) и циклопов (7) в русле р. Мологи в Рыбинском водохранилище (1982 г.).

А — 18 февраля; Б — 3 марта; В — 18 марта; Г — 7 апреля.

Таблица 4

Связь между плотностью основных групп зоопланктона
и отдельными параметрами среды

Параметр среды	Группа зоопланктона	<i>n</i>	<i>r</i>	Достоверность
Температура, °С	<i>Rotatoria</i>	52	-0.21	Недостовѳерен
	<i>Copepoda</i>	52	0.27	0.95
	<i>Cladocera</i>	52	0.17	Недостовѳерен
Кислород, мг/л	<i>Rotatoria</i>	56	0.13	"
	<i>Copepoda</i>	56	-0.39	0.99
	<i>Cladocera</i>	41	-0.31	0.95
Бактерии, млн.кп./мл	<i>Rotatoria</i>	15	0.54	0.95
	<i>Copepoda</i>	15	0.48	0.95
	<i>Cladocera</i>	14	0.67	0.99

Примечание. *n* — количество наблюдений, *r* — коэффициент корреляции.

кислорода максимально. Ракообразные тяготеют ко дну, глубже всего размещаются циклопы, в этом же направлении увеличивается температура и снижается содержание кислорода. Положительную корреляцию имеют три группы животных с бактериями. Наибольшая положительная связь прослеживается у ветвистоусых. Они размножаются только в придонных слоях, где количество бактерий постоянно повышено [9, 23]. Естественную связь с бактериями имеют коловратки, скопления которых около дна и у поверхности соответствуют вертикальной динамике бактерий [24]. Циклопы всегда приурочены к слоям, богатым простейшими, коловратками, юродью ветвистоусых. Возможно, в плотных скоплениях циклопов (до 1—2 тыс.экз./л) усиленно размножаются сапрофитные бактерии.

Таким образом, в стратифицированных водоемах в период летней стагнации основная биомасса зоопланктона сосредоточена в фотической зоне, в эпилимнионе, где наблюдаются максимальная температура воды и наибольшее насыщение ее кислородом. В период зимней стагнации основная биомасса, которую создают ракообразные, сосредоточена у дна. Коловратки размножаются в двух горизонтах: у нижней кромки льда и около дна. Плотное поверхностное скопление коловраток формируется благодаря вегетации фитопланктона у нижней кромки льда в начале зимы и подледному скоплению бактерий. Коловратки более, чем ракообразные, устойчивы к низким температурам и дефициту кислорода. Размещение простейших, отдельных видов коловраток и ракообразных в различных (узких) слоях воды свидетельствует о напряженных пищевых взаимоотношениях в зимних биоценозах, а положительная корреляция ветвистоусых и коловраток с бактериями — о решающей роли питания для зоопланктона в условиях зимнего водоема.

Круглогодичные исследования динамики численности отдельных групп и видов в Главном плёсе Рыбинского водохранилища (русло р. Мологи) показали, что размах колебаний максимальных значений численности коловраток зимой и летом почти одинаков и составляет около 3–5 раз. Максимальное количество (около 160 тыс. экз./м³) в период открытой воды зарегистрировано в 1978 и 1981 гг., самое низкое (50 тыс. экз./м³) — в 1980 г. Зимой наибольшая численность коловраток (до 40 тыс. экз./м³) наблюдалась в 1981 и 1982 гг., наименьшая (10 тыс. экз./м³) — в 1983 г. В этих же пределах (около 4 раз) проявляются межсезонные колебания численности (рис. 13). Летняя и зимняя фауна коловраток специфична. Только 2 вида (*Keratella quadrata* и *K. cochlearis*) — общие для летнего и зимнего периодов. Встречаются они в осенний переходный период, но активно размножаться начинают только в конце подледного периода [18].

Диатомиды (*Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*) в Рыбинском водохранилище активно размножаются зимой и летом. Минимальная численность наблюдается в ноябре—январе и мае (осенний и весенний переходные периоды). Летний максимум характерен для второй половины лета — август—сентябрь; зимний — для конца ледостава — март—апрель. Наибольшей численности диатомусы достигали летом 1978 г. (10 тыс. экз./м³) и зимой 1979 г. (около 9 тыс. экз./м³); наименьшей — летом 1979 г. (около 4 тыс. экз./м³) и зимой 1980 г. (менее 2 тыс. экз./м³) (рис. 14). Колебания числа диатомусов от года к году и от лета к зиме невелики по сравнению с таковыми коловраток, а особенно ветвистоусых. Высокая устойчивая численность диатомусов зимой отмечена и в других водоемах (озерах Плещеево и Сиверское). Это связано с северным происхождением *Eu. gracilis* и *Eu. graciloides*, входящих в комплекс северного лимнофаунистического региона, и способностью этих видов образовывать многочисленные зимние генерации.

Ветвистоусые — *Daphnia longiremis*, *D. cristata*, *D. longispina* и *Bosmina longirostris* — летние формы, способные размножаться зимой при обилии бактерий и водорослей. В это время их численность может колебаться от 0,8 (1983 г.) до 8 тыс. экз./м³ (1981 г.). Летом размах колебаний менее значителен (рис. 15). Фауна ветвистоусых летом включает группировки с различными экологическими оптимумами, которые при той или иной ситуации в водоеме и при различных погодных условиях в регионе взаимозамещаются [27]. Зимой же набор видов *Cladocera* ограничен так же, как пищевые ресурсы водоема, поэтому благоприятные условия для развития этой группы складываются в отдельных, узко очерченных участках водоема и в редкие годы [23].

Сезонная динамика *Cyclopoidea* не рассматривается, так как зимой размножаются только единичные особи. Фауна циклопов в зимнем водоеме бедна — 3–4 вида, которые находятся в активном состоянии (питаются, растут). Наиболее многочисленна зимой популяция *Cyclops kolensis*, представленная копеподами IV–V стадий, с численностью в придонных слоях до 2 тыс. экз./л. Увеличение плотности циклопов в придонных

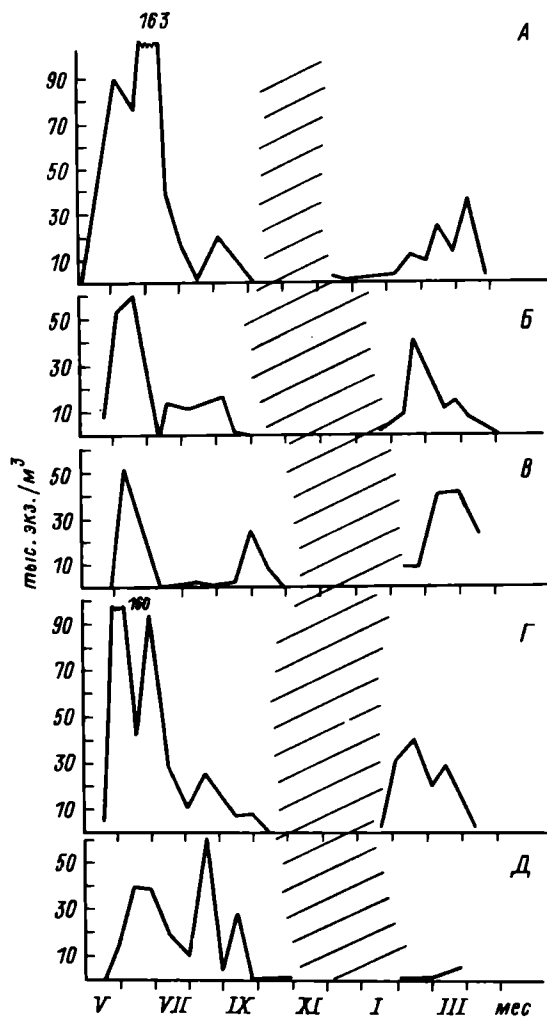


Рис. 13. Круглогодичная динамика численности коловраток в русле р. Мологи в Главном плёсе Рыбинского водохранилища.

А — 1978—1979 гг.; Б — 1979—1980 гг.; В — 1980—1981 гг.; Г — 1981—1982 гг.; Д — 1982—1983 гг. Осенний переходный период заштрихован.

слоях глубоких впадин водоемов происходит главным образом путем переноса особей ветровыми, а затем, плотностными течениями, а не вследствие их размножения. Возрастание численности популяции *S. kolensis* в результате размножения происходит уже после вскрытия водоема.

В Рыбинском водохранилище уровень развития летнего зоопланктона зависит от переменных факторов: погодных условий (колебание климата), площади зарастающей осушной зоны предыдущего года

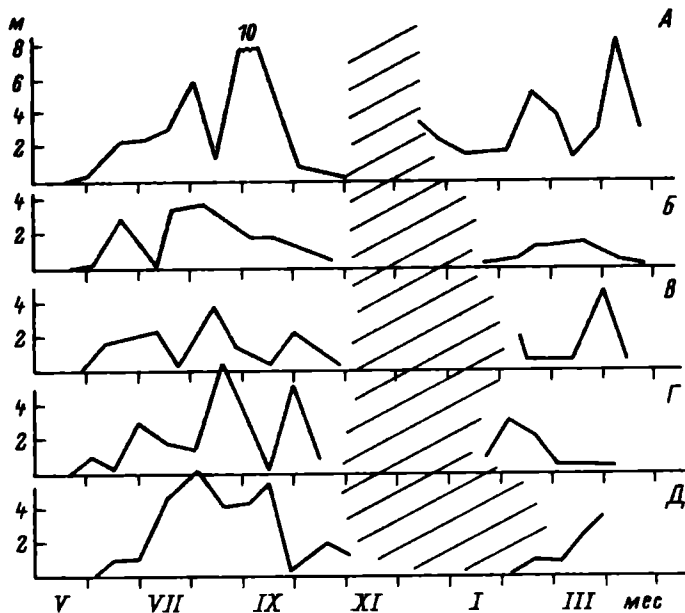


Рис. 14. Круглогодичная динамика численности диатомид в русле р. Мологи в Главном плёсе Рыбинского водохранилища.

Обозначения те же, что и на рис. 13.

(„эффект летования“), а также постоянно действующего фактора — прогрессивного антропогенного эвтрофирования водоема. Межгодовые флуктуации биомассы в последние два десятилетия происходят на другом, более высоком уровне. Рост биомассы продолжается и в последние годы (см. рис. 2, А). Так, средние за сезон (май—октябрь) показатели составляли в 1981 г. 1.9 г/м^3 , в 1982 г. — 1.2 , в 1983 г. — 1.8 г/м^3 .

Экологическая обстановка в водоеме и уровень развития биоценозов зимой зависят от длительности периода ледообразования — предледоставного охлаждения водоема от начала ледовых явлений до полного образования ледяного покрова. Сильные ветры и волновое перемешивание, препятствующие образованию льда, вызывают полное охлаждение не только мелководий, но и толщи воды, и донных отложений глубоких участков. Одновременно происходит интенсивное насыщение воды кислородом, а также массовая гибель планктонных форм. За время зимних исследований на Рыбинском водохранилище период ледообразования изменялся от 3 до 27 сут. Температура воды и количество зоопланктона обнаружили обратную связь с этим параметром, а содержащийся кислород — прямую (табл. 5).

Таким образом, осенний переходный период, часть которого составляет период ледообразования, в значительной степени формирует зимний режим водоема.

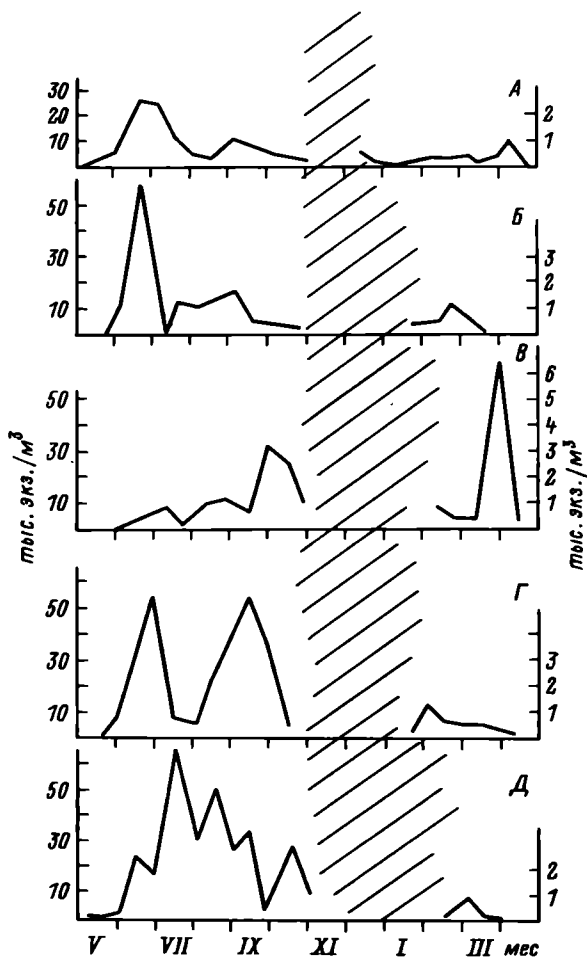


Рис. 15. Круглогодичная динамика численности ветвистоусых в русле р. Мологи в Главном плёсе Рыбинского водохранилища.

По оси ординат: слева — численность летом, справа — то же, зимой.
Обозначения те же, что и на рис. 13.

* * *

Зоопланктонные сообщества водоемов бассейна Верхней Волги относятся к двум различным лимнофаунистическим группировкам, граница между которыми проходит по Волжскому плёсу Рыбинского водохранилища. Колебания климата вызывают в этом водоеме замену одной группировки другой. Процесс эвтрофирования сопровождается сменой видов-доминантов, увеличением общей биомассы зоопланктона и образованием акваторий высокой плотности организмов (до 6–8 г/м³). Поля повышенной плотности формируются в зонах циркуляций, образование которых обусловлено морфометрией водоема и господ-

Таблица 5

Связь между температурой воды, количеством зоопланктона и содержанием кислорода в разные годы

Год	Продолжительность ледообразования, сут	Среднезимняя температура, °С	Среднезимнее содержание кислорода, мг/л	Средняя биомасса, г/м ³
1979*	14	0.89	9.8	0.35
1980	3	0.69	3.1	2.39
1981	9	0.84	5.2	0.59
1982	13	0.58	7.15	0.35
1983	27	0.37	10.2	0.23
1985	10	0.67	5.3	0.49

* Комплексные исследования с января по апрель велись на русле р. Мологи (глубина 16 м) в Главном плёсе.

ствующими ветрами. Эти зоны постоянно существуют в течение летнего периода и представляют собой благоприятные акватории для нагула рыб.

Многолетние исследования водоемов различных типов зимой показали, что зимние зоопланктонные сообщества в отличие от летних имеют специфический состав и иную экологию. Наиболее богатые зимние зооценозы развиваются в глубоких стратифицированных водоемах. Вертикальная структура таких водоемов в летний и зимний периоды имеет принципиальные различия.

Интенсивность развития летних сообществ в значительной степени определяется характером атмосферного переноса, а также режимом уровня воды. В зимний период экологическая ситуация в водоеме формируется под влиянием периода ледообразования.

Мониторинг зоопланктона Верхней Волги ставит своей основной задачей контроль за трофическим уровнем водоемов и их санитарным состоянием. Продолжающийся процесс формирования водохранилищ, усиливающееся антропогенное воздействие, использование водных объектов в различных целях народного хозяйства ставят перед гидробиологами новые проблемы.

До настоящего времени в водоемах средней полосы остаются мало изученными весенний и осенний переходные периоды — критические моменты в жизни водоема, оказывающие решающее влияние на формирование абиотической среды и развитие летних и зимних зоопланктонных сообществ.

Литература

1. *Антропогенное* влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л., 1981. Ч.2
2. Буторин Н. В., Литвинов А. С., Фомичев И. Ф., Поддубный С. А. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения

- при перераспределении стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
3. *Волга и ее жизнь*. Л., 1978.
 4. *Волков А. Ф.* Горизонтальная структура планктонного сообщества и водные массы Рыбинского водохранилища / Ин-т биологии внутренних вод. АН СССР. Борок, 1982. 15 с. Деп. в ВИНТИ 11.01.82, № 152—82.
 5. *Волков А. Ф., Латыш Л. В.* Структура и сезонная динамика планктонного сообщества волжской водной массы Рыбинского водохранилища // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, 1981. Ч. 4.
 6. *Иваньковское водохранилище и его жизнь*. Л., 1978.
 7. *Константинов А. С.* Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе // Успехи соврем. биологии. 1969. Т. 67, вып. 1.
 8. *Константинов А. С.* Общая гидробиология. М., 1966.
 9. *Мануйлова Е. Ф.* Биология *Daphnia longiripa* в Рыбинском водохранилище // Сб. науч. тр. биол. ст. „Борок“ АН СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3.
 10. *Монаков А. В., Семенова Л. М.* Горизонтальное распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище по данным синхронных съемок // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966.
 11. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Итоги работ по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных // Биологические процессы во внутренних водоемах. Л., 1965.
 12. *Мордухай-Болтовской Ф. Д., Монаков А. В.* Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период // Биологические аспекты изучения водохранилищ. Л., 1963.
 13. *Мордухай-Болтовской Ф. Д., Столбунова В. Н., Ривьер И. К.* О нахождении *Moira brachiata* и *M. tigrina* в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1975. № 28.
 14. *Озеро Кубанское*. Л., 1977. Ч. 3.
 15. *Пидгайко М. Л.* Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М., 1984.
 16. *Пырина И. Л.* Условия светового режима и развитие фитопланктона в подледный период в крупных озерных водоемах Северо-Запада // Проблемы исследования крупных озер СССР. Л., 1985.
 17. *Ривьер И. К.* Структура популяции *Cyclops kolensis* Lilljeborg и влияние на нее некоторых абиотических факторов в природе и эксперименте // Морфология и биология пресноводных озерных беспозвоночных. Рыбинск, 1980.
 18. *Ривьер И. К.* Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
 19. *Ривьер И. К.* Некоторые особенности периода летней стагнации на оз. Сиверском // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.
 20. *Ривьер И. К.* Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
 21. *Ривьер И. К.* Количественная и пространственная характеристика зимнего зоопланктона оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
 22. *Ривьер И. К.* Многолетняя динамика зоопланктонного сообщества Рыбинского водохранилища в связи с эвтрофированием // Антропогенное эвтрофирование природных вод. Черноголовка, 1983.
 23. *Ривьер И. К.* Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986.
 24. *Ривьер И. К., Бакастов С. С., Саралов А. И.* Вертикальное распределение зоопланктона в р. Мологе зимой // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, вып. 3.
 25. *Ривьер И. К., Жгарев Н. А.* Экология зимних зоопланктонных сообществ водоемов Верхней Волги // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985.
 26. *Ривьер И. К., Курдин В. П.* О зоопланктоне некоторых мутных водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.

27. Ривьер И. К., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхне-волжских водохранилищ. Л., 1982.
28. Рыбинское водохранилище. Л., 1972.
29. Столбунова В. Н. Зоопланктон оз. Плещеево как компонент его экосистемы // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
30. Тихомиров А. И. Термика крупных озер. Л., 1982.
31. *Limnofauna* Europaеа. Stuttgart, 1967.
32. Miracle M. R., Vicente E. Vertical distribution and rotifer concentrations in the chemocline of meromictic lakes // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 104.
33. Pejler B. Introgression in planktonic rotatoria with some points of view on its causes and conceivable results // *Evolution*. 1956. Vol. 10.
34. Stenson J. A. E. Changes in the relative abundance of *Polyarthra vulgaris* and *P. doli-choptera*, following the elimination of fish // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 104.

Т. Л. Поддубная

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Рыбинское водохранилище — одно из немногих водоемов волжского каскада, где изучение донной фауны началось в год заполнения и продолжается уже на протяжении 44 лет. Довольно подробное обследование макрозообентоса за пределами прибрежной зоны началось в 1952 г. За это время выполнена 21 бентосная съемка и проведены многолетние круглогодичные наблюдения на фиксированной русловой станции в Волжском плесе водохранилища. В каждой съемке материал собирали с 40—175 станций в основном дночерпателями Экмана—Берджа площадью сечения $1/25$ м² и $1/40$ м². До 1978 г. бентос собирали с постоянных станций, установленных Ф. Д. Мордухай-Болтовским [31], с учетом схемы распределения грунтов. В 1978 г. при проведении весенней съемки на 135 станциях был применен метод случайного отбора проб для получения сведений о степени репрезентативных данных о средних величинах биомассы и численности бентоса в целом для водохранилища [2]. В опубликованных работах по результатам съемок оценивался уровень обилия донной фауны, в основном биомассы и встречаемости олигохет, хирономид и моллюсков, на каждом этапе формирования водоема, с указанием динамики массовых видов. Данные о массовых и основных сопутствующих видах беспозвоночных частично опубликованы [2, 9, 17, 21, 26—31, 35, 37]. Жизнь прибрежной зоны водохранилища также исследована достаточно полно [12, 32, 33, 42, 48—50].

Однако обобщения собранной многолетней информации в целом произведено не было. Задача данной работы — проследить сукцессионную динамику состава численности и пространственного распределения макробентических сообществ в зависимости от возраста водоема и формирования его грунтов и выделить основные зообентоценозы в условиях существующего гидробиологического режима. Анализ структуры донных сообществ выполнен по архивным и новым материалам, в сборе и обработке которых принимали участие автор и сотрудники Института биологии внутренних вод АН СССР А. И. Баканов, В. И. Бисеров, В. И. Митропольский и Н. А. Шобанов.

При выделении донных сообществ учитывались как характер биотопов (грунты, глубины, течения), так и доминирующие группы организмов. Выделение последних производилось по индексу плотности [7]. Биомасса, как и частота встречаемости, выражалась в процентах, сходство биоценозов — коэффициентом Жаккара, % [8]. Видовое разнообразие определялось по показателю общего разнообразия Шеннона

числом бит на экземпляр, индекс однообразия трофической структуры — дисперсией биомассы трофических групп бентоса [34]. Разделение животных на трофические группы осуществлялось по схеме, принятой для хирономид [14]. Для характеристики питания и способов добычи пищи использовали собственные [36] и литературные данные. В группу доминирующих видов, или „ядро“ ценоза, включались виды, сумма индексов плотности которых составляла 75 % или более от суммы плотности ценоза.

ФОРМИРОВАНИЕ БИОТОПОВ ДОННЫХ ЖИВОТНЫХ

Видовой состав, распределение, обилие донных беспозвоночных в значительной степени зависят от качества, местоположения в водоеме и мощности грунтовых комплексов. Естественно, что поэтому формирование грунтов не могло не отразиться на формировании донных зообентоценозов.

До образования водохранилища для верхнего участка р. Волги и рек Мологи и Шексны А. Л. Бенинг [5] и Д. А. Ласточкин [20] выделяли четыре основных биотопа: каменистые грунты (20–25 % от общей площади дна); глинистые грунты, смешанные с песком, довольно редкие в Волге, но хорошо представленные в Мологе и Шексне; песчаные грунты, широко распространенные во всех реках; илы, развитые в их придаточных системах.

Заполнение водохранилища весной 1941 г. считается началом формирования грунтов нового водоема [18]. Исходными элементами для их образования послужили затопленные леса и кустарники (55.9 % от затопленных площадей), пашни (11.8 %), луга и высоты (26.6 %), реки и озера (4.2 %). Среди лесных массивов 22.2 % занимали болота [1].

В 1946–1948 гг. водохранилище заполнилось до проектной отметки и установился специфический для нового водоема режим, резко сократилась площадь участков с постоянной проточностью.

Первая детальная грунтовая съемка, проведенная в 1955 г., показала, что многолетнее регулирование уровня водохранилища, своеобразный гидрологический режим отдельных плёсов, сложная морфометрия ложа способствуют большему, чем в реке, разнообразию грунтов и удлиняют процесс их формирования [18].

В первое десятилетие существования водоема наряду с сохранившимися на значительной части ложа первичными грунтами (залитыми почвами) в водоеме шло интенсивное образование вторичных грунтов: торфянистых и переходных илов. По составу грунтов было выделено три типа участков. К первому из них относились площади плёсов в затопленных долинах рек до границы с Главным плёсом. Для них было характерно размещение серых илов на глубинах более 6–8 м и аллювиального происхождения песчаных илов на глубинах более 8 м. Ко второму типу были отнесены районы северной и северо-восточной частей Главного плёса, занятых в основном затопленными лесами с торфянистыми илами, лежащими на глубинах 4–7 м, и почвами, сохранившимися здесь

выше изобаты 10 м. Участки третьего типа в западной и юго-западной частях Главного плёса характеризовались наличием серых илов, образовавшихся в результате отложения автохтонных грунтообразующих материалов.

В первый период формирования грунтов (1941–1961 гг.) произошло постепенное освобождение водохранилища от затопленной древесной растительности. В значительной степени были разрушены торфяные сплавины. Наиболее интенсивное разрушение лесов шло в первые 8 лет. За эти годы очистилось 900 км² (из 1500 км²), в последующие 12 лет — 468 км², в 1961 г. под древесными остатками оставалось всего 130 км² акватории [44].

В 1965 г. была проведена вторая детальная грунтовая съемка. При анализе грунтовых комплексов выяснилось [19], что по мере очищения водоема процесс переформирования первичных и образования вторичных грунтов интенсивно проходил в диапазоне глубин 0–10 м: песчаные грунты продвинулись до глубины 7–8 м, ниже 8–10 м появились явные признаки эрозии почв в результате размыва дерновины с образованием песчанистого наилка из пылеватых песков или песчанистых илов. В Главном плёсе значительно сократились площади, занятые торфянистыми илами.

Во втором периоде формирования донных отложений (1962–1975 гг.) образовались новые биотопы заиленных почв и илистых песков. Появилась также необходимость разделения биотопа серых илов на два: серых илов русел в зонах интенсивного илонакопления и серых илов прирусловой поймы со слабым илонакоплением.

В целом для водохранилища в его литоральной зоне стали преобладать песчаные пляжи открытого волнению побережья (30.7%), в сублиторали с глубинами от 2–4 до 6–10 м — размываемые почвы (25.9%), в профундали (глубже 10 м) — илисто-песчаные грунты. Площади наиболее продуктивных биотопов (защищенное побережье с растительностью и серые илы профундали) составили в водоеме около 9%. Узкоспецифичные биотопы галечно-валунных гряд в литорали и торфяных сплавин заняли соответственно 1.7 и 1.3% от общей площади дна. Разнообразие типичных местообитаний гидробионтов свелось к 11 биотопным комплексам [39], 5 из них (защищенное побережье с растительностью и без нее, песчаные пляжи мелководий, галечно-валунные гряды и торфяные сплавины) расположены в литорали и 6 (размываемые почвы, песчаные плато, не тронутые размывом почвы, крупнозернистые пески русел, участки со слабым и интенсивным илонакоплением) — в открытых плёсах водохранилища с глубинами более 4–6 м. В третьем периоде (1975–1985 гг.) в формировании биотопов наметилось замедление темпов перестройки грунтового комплекса. Грунтовая съемка 1978 г. показала резкое уменьшение площади под затопленными почвами и увеличение песчано-илистых отложений. Илистые отложения стали накапливаться выше 10-метровой изобаты (табл. 1).

За годы формирования произошли заметные изменения в химическом составе грунтов (табл. 2). На всех илах, кроме торфянистых, увеличилось содержание азота, судя по серым илам, в основном за счет

Таблица 1
Площадь грунтов водохранилища, % (по: [10])

Биотоп	Год съемки		
	1955	1965	1978
Почвы	66	15	5
Пески и илистые пески	20	37	42
Песчанистые серые и серые илы	8	35	40
Переходные илы	4	5	5
Торфянистые илы	13	8	8

Таблица 2
Механический и химический составы грунтов

Показатель состава грунта	Серый ил	Песчанистый серый ил	Торфянистый ил	Почва	Песок	Илистый песок	Литературный источник
Сумма фракций мельче 0.01, %	30	10-30	30	10-30	5	5-10	[18]
Общий азот (% от сухой массы грунта)	0.25	0.16	0.7	0.25	0.04	0.16	[43]
	0.31	0.27	0.87	0.29	0.05	0.3	[45]
	0.3	0.26	0.4	—	—	0.22	[44]
	0.42	0.50	0.61	0.56	0.2	0.27	[11]
Легкогидролизуемый азот (% от общего азота)	28.8	33.1	—	—	—	—	[43]
	55.5	40.3	—	—	—	—	[44]
Углерод (% от сухой массы грунта)	5.7	4.08	30.3	5.6	0.3	1.7	[43]
	5.9	5.4	27.4	5.8	1.6	1.8	[45]
	7.2	5.1	22.5	—	—	2.6	[44]
	5.6	5.6	7.0	6.5	2.3	3.9	[11]
Отношение C/N	13.2	14.0	22.3	12.0	34.2	5.7	[43]
	17.8	16.7	31.5	22.8	14.3	13.8	[45]
	20.7	16.1	53.4	—	—	11.8	[44]
	13.3	13.3	17.4	11.6	11.0	14.4	[11]
Общий фосфор (% от сухой массы грунта)	0.065	0.109	0.008	—	—	0.025	[44]
Легкогидролизуемый фосфор (% от общего)	82.0	46.2	97.2	—	—	54.1	[44]
Биомасса бактерий в илах	49.2	57.3	16.1	1.3	—	—	[43]
	31.0	—	—	—	—	—	[44]

его легкогидролизуемых фракций. Количество углерода резко снизилось в торфянистых илах, осталось неизменным на серых и песчанистых и в 2—6 раз возросло на песках. Соотношение C/N, косвенно характеризующее источник поступления органического вещества, в настоящее время близко на грунтах разных типов и свидетельствует о его автохтонном происхождении в основном за счет разрушения сообществ фито- и зоопланктона. Произошли обогащение легкоусвояемым органическим веществом песков и качественная перестройка состава органического вещества торфов и размытых почв, в целом способствующие улучшению условий питания илоядных беспозвоночных.

Изменение механического состава грунтов сопровождается возрастанием содержания мелких фракций. Резкое увеличение площадей песчанистых серых и серых илов, заменивших затопленные почвы, леса и болота, снизило макромасштабное разнообразие биотопных структур и изменило их качество. Основные изменения произошли в литорали и сублиторали водоема, наиболее подверженных воздействию ветровых течений.

Трансформация биотопов, в разной степени проявившаяся на разных участках водохранилища, в процессе формирования ложа сопутствовала изменению условий существования донных животных.

На биотопе серых илов бывших русел рек в результате резкого уменьшения проточности произошло увеличение седиментации взвесей, повысилась скорость илонакопления. В структуре верхних слоев илов стали преобладать наиболее мелкие частицы минерального и органического происхождения. Суточное перераспределение иловых фракций и их вынос за пределы участка незначительны. Температурные условия имеют четкий сезонный ход, и аномалии в прогреве или охлаждении грунтов отсутствуют [3], волнение не достигает дна, основные потоки воды, вызванные работой ГЭС, не затрагивают данные участки.

Различия между биотопами серых илов бывших русел рек, расположенных в разных районах водохранилища, проявляются в скорости илонакопления и соотношении в седиментах частиц автохтонного и аллохтонного происхождения. Площади, занимаемые этими илами, составляют сейчас около 520 км². Высота слоя илонакопления к 1978 г. колебалась в пределах 33—78 см. Интенсивность илонакопления за год оказывалась равной 1.47—2.13 см [11]. Условия на биотопе способствуют массовому развитию типичных пелофильных форм беспозвоночных.

Биотопы серых илов в зонах слабого илонакопления, как правило, соседствуют с серыми илами первого типа, занимая менее глубоководные и маломеандрированные участки бывших русел рек, до затопления представлявшие зону речных перекатов. Они отличаются большей сезонной неравномерностью режима, смывом части накопленных за вегетационный период седиментов при весеннем и зимнем увеличении проточности, преобладанием в грунтах средних по величине фракций органо-минерального комплекса тем большим, чем выше в речном плесе располагается биотоп.

Здесь совмещаются условия для массового развития типичных пелофильных и частично лимнореофильных видов донных беспозвоночных.

Биотопы песчанистых серых илов занимают глубоководные участки поймы бывших рек, между подводными возвышенностями и собственно руслом. До затопления это были в основном пойменные луга и болота, погребенные сейчас под вторичными отложениями, образовавшимися в результате размыва близлежащих подводных плато. Режим на биотопах достаточно динамичен, илонакопление меньше, чем на серых илах, и происходит в основном за счет автохтонных процессов. Площадь этих биотопов за время формирования ложа водохранилища увеличилась до 40 % и составляет теперь около 1300 км². Осадконакопление в среднем равняется 0.3–0.4 см/год, высота слоя ила на разных участках — 10–42 см [11].

Серые песчанистые илы в Волжском плёсе водохранилища имеют в настоящее время следующий механический состав:

Размер фракций, мм	Содержание в грунте, %
1–0.50	0
0.5–0.20	0.4
0.2–0.10	6.3
0.1–0.05	35.2
0.05–0.01	29.3
0.01	28.8

Слой мелкозернистых и органических частиц, в сумме дающих более 93 % от содержимого грунта, достигает толщины 22–25 см и включает в себя 6.7 % органического углерода, 0.53 % общего азота и 0.18 % общего фосфора. Ежегодно слой увеличивается примерно на 6 мм, условия на биотопе становятся все более благоприятными для существования пелофильных животных, но соответствуют развитию и лимнореофильных.

Биотопы песков и илистых песков, в настоящее время занимающие более 40 % дна, располагаются преимущественно в литорали и на мелководных плато сублиторали водоема и находятся под постоянным воздействием ветровых течений и волнения. Ранее здесь располагались различных типов лесные массивы с типичными для этой климатической зоны супесчаными почвами.

При большой мозаичности рельефа дна и сложной системе течений биотопы данного типа на отдельных участках очень неравнозначны по условиям существования гидробионтов. На чистых песках банок и открытого побережья с галечно-валунными конкрециями создаются благоприятные условия для развития псаммолитофильных видов, на заиленных впадинах — только пелофильных. Скопления древесных остатков заселяются минирующими формами. В прибрежной зоне встречаются участки с частично или полностью изолированными и заболачиваемыми мелководьями.

Соотношения площадей мезоструктурных элементов внутри данного биотопа в разных районах водохранилища различны, но сейчас везде преобладают илистые или пылеватые пески.

Массовому развитию донных беспозвоночных на биотопе в целом препятствуют недостаток пищевого органического вещества и отсутствие для гидробионтов убежищ от механического воздействия волнения. Эти ограничения снимаются на биотопах защищенного побережья с растительностью, но при переменном уровне водохранилища они существуют только 5—6 мес в году.

В годы с высоким весенне-летним уровнем, следующим за мало-водным, в побережье возникает также временный биотоп летовавшего дна, частично занятый отмершей прошлогодней наземной и земноводной растительностью. Вследствие слабой изрезанности береговой линии защищенное побережье составляет менее 1% от всей площади водоема [4].

На тех участках водохранилища, где в зону литорали попали верховые болота, образовался биотоп торфяных славин. По мере разрушения таких славин биотоп превращается в мелководное пространство, заполненное торфяной крошкой с примесью песка.

При движении от берега вглубь в речных плёсах водохранилища в настоящее время преобладает следующий вариант смены биотопов: заросшее мелководье → открытое мелководье с песком, илистым песком или торфянистым илом → волнозащитный бар (гряды разрушаемых островов) → пески и илистые пески литорали → песчанистые или прирусловой поймы → серые илы бывших русел. В Главном плёсе все выглядит так: открытое мелководье с песком, пылеватым песком, остатками галечно-валунных гряд и торфяных славин или затопленных деревьев → пески, илистые пески, переходные и торфянистые илы или почвы sublиторали → песчанистые и серые илы прирусловой поймы → серые илы бывших русел и озерных котловин.

ДИНАМИКА СОСТАВА И СТРУКТУРА ДОННЫХ ЗООЦЕНОЗОВ

В период неустойчивого режима наполнения (1941—1947 гг.) русловые участки водохранилища сохраняли относительно высокую проточность и на них продолжительное время удерживалась типичная потамофильная фауна [21]. Речная группа тубифицид в этот период успешно сосуществовала на речных биотопах с лимнофилами [22]. Однако уже начиная с 1948 г. на русловых участках Волжского плёса и в глубоких озерных котловинах стали резко преобладать лимнофильные виды [15].

После проведения первой бентосной съемки в 1952 г. Ф. Д. Мордухай-Болтовской [31] показал, что при чрезвычайной неоднородности и пестроте биотопов, несмотря на резкие смены глубин и грунтов, донная фауна водохранилища характеризовалась крайней бедностью и однообразием видового состава.

Можно было выделить только два сложившихся и ясно очерченных биоценоза: глиптотендипес (на мертвых лесах) и мотылевый (на илах). Мотылевый биоценоз в форме униодно-мотылевого нормально развивался только в эстуариях бывших рек. В центральной части водохранилища четко выделяемого биоценоза не было, так как незаиленные почвы и пески были слабо заселены смесью фрагментов этих двух основных биоценозов. В пробах бентоса в это время было обнаружено около 50 видов и форм олигохет, хирономид, моллюсков и пиявок.

Первое детальное описание донной фауны водохранилища, дифференцированное по типам биотопов, было выполнено только после проведения последующих бентосных съемок.

Сейчас представляется возможным с той или иной степенью подробности рассмотреть динамику населения и оценить его вклад в формирование бентоса по десяти основным биотопам: серых илов (без разделения на участки слабого и сильного илонакопления), серых песчанистых (песчанистых серых) илов, илистых песков, незаиленных песков сублиторали, песков открытой литорали, защищенной литорали с растительностью, почв, затопленных лесов, торфянистых и переходных илов.

Зооценоз серых илов сформировался на участках бывших русел рек Волги, Шексны и Мологи и в озерных котловинах Главного плёса на глубинах 14–22 м.

В пределах ценоза за период исследований отмечено 30 видов бентосных организмов, из них олигохет — 9, моллюсков — 5, личинок хирономид — 13, пиявок — 3 вида. В состав доминирующей группы входят *Chironomus plumosus* L., *Isochaetides newaensis* Mich., *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Procladius choreus*. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в 50-х и начале 60-х годов — 29. В 80-х годах количество видов уменьшилось до 16 за счет полного выпадения тех видов личинок хирономид, которые и раньше в биоценозе встречались единично. 15 видов в биоценозе присутствуют постоянно на протяжении всех 44 лет: 7 видов олигохет, 7 видов личинок хирономид и 2 вида моллюсков. В общей биомассе ценоза *Chironomus plumosus* может достигать 60%, а *Isochaetides newaensis* — 30%. Доля остальных хирономид и олигохет не превышает 10%, некоторые виды встречаются единично. По численности олигохеты превосходят личинок хирономид, особенно *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix hammoniensis*. Моллюски и пиявки малочисленны и вклад их в биомассу бентоса незначителен.

Сезонная динамика численности и биомассы обусловлена в основном особенностями жизненных циклов массовых видов. Поэтому, когда лидеры (личинки *Chironomus plumosus*) переходят в стадию имаго и вылетают из водоема, то в биоценозе преобладают тубифициды с основным по биомассе видом *Isochaetides newaensis*.

В целом ценоз представлен сообществом пелофильных организмов, основу которого составляют тубифициды. Если раньше этот биоценоз назывался униодно-мотылевым, то теперь его с большим основанием можно назвать мотылево-тубифицидным. Развиваясь в однообразных

условиях, на однородных грунтах, не испытывающих разрушающего действия течений, ценоз полностью сформировался и с 60-х годов в малой степени подвержен изменениям сукцессионного характера.

Биотопы серых илов в зонах слабого илонакопления заселены смесью сообществ донных беспозвоночных, характерных для типичных серых и песчаных серых илов, и в зависимости от местоположения в водоеме ближе или к хирономидно-тубифицидному зооценозу (*Chironomus plumosus* + *Isochaetides newaensis*) или тубифицидному (*Isochaetides newaensis* + *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Chironomus plumosus*), а до начала интенсивного заиления прирусловой поймы были аналогичны последнему.

Зооценоз песчаных серых илов сформировался в зонах прирусловой поймы с глубинами 8–14 м. Постоянные наблюдения на данном типе биотопа проводятся уже в течение 33 лет в Волжском плёсе на разрезе ст. Борок—Коприно.

Из анализа результатов многолетних и сезонных наблюдений стало ясно, что этот биотоп всегда обладал более разнообразным видовым составом донных животных (79 видов). Наибольшее видовое разнообразие здесь отмечалось в 1957–1958 гг. — 27 видов и форм личинок хирономид, 17 видов олигохет и 17 видов моллюсков (всего 61 вид). К 1970 г. число видов хирономид уменьшилось до 21, олигохет — до 13, моллюсков — до 13. К исходу третьего десятилетия существования водохранилища на биотопе обитало 47 видов. К 1985 г. количество видов хирономид сократилось до 15, разнообразие олигохет и моллюсков не изменилось, а всего в составе фауны был зарегистрирован 41 вид животных. Постоянно присутствуют в биоценозе 28 видов.

В состав доминирующей группы входят те же 5 видов животных, отмеченных для серых илов, но до 80-х годов лидером был *Isochaetides newaensis*, а в последнее 5-летие, после резкого снижения численности этой олигохеты, по встречаемости и индексу плотности это положение занял *Chironomus plumosus*. Высокие численность и биомасса отмечены здесь у *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix hammoniensis*. Остальные виды, в основном личинки мелких хирономид, появляются на биотопе в небольшом количестве или единично только в летние месяцы. Биомасса их невелика, поэтому существенного влияния на величину продуктивности биоценоза они не оказывают. Биоценоз в последние годы стал более тубифицидным. Видимо, это происходит из-за увеличившегося количества поступающих биогенных элементов в Волжский плёс из Ивановского водохранилища. Ценоз может быть назван мотылево-тубифицидным.

Зооценоз илистых песков сформировался на заиленных песках сублиторали с глубинами 4–8 м, заменивших собой затопленные леса и почвы, и в настоящее время занимает около 25 % площади дна водоема. Средняя высота верхнего слоя иловых отложений здесь не превышает 4 см.

На первом этапе формирования сообщества было обнаружено 50 видов донных животных: 27 видов хирономид, 10 — олигохет, 9 — моллюсков, 3 — пиявок и 1 вид ракообразных (*Asellus aquaticus*). Наибольшим видовым разнообразием характеризовались участки, граничащие с нижележащим биотопом песчаных серых илов.

На втором этапе формирования (70-е годы) число видов в сообществе снизилось до 43, половину из них составляли хирономиды. К 80-м годам в ценозе осталось всего 25 видов животных за счет выпадения и ранее редко встречавшихся видов мелких хирономид.

В ядро ценоза входят 6 видов с ведущими *Chironomus plumosus* и *Isochaetides newaensis*, которые дают около 50 % биомассы. Кроме них постоянно встречаются и местами многочисленны псаммофилы *Psammoretyctides barbatus*, *Stictochironomus crassiphorseps* и *Potamothrinx moldaviensis*.

Зооценоз чистых песков образовался на биотопах двух категорий: на участках литорали водохранилища, подверженных волновому размыву (пески открытого побережья), и песчаных банках сублиторали. Открытое побережье преобладает и представляет собой песчаные отмели, лишенные зарослей вследствие постоянного смыва иловых осадков.

В сообществах беспозвоночных на чистых песках открытой литорали в последние десятилетия обнаружены 19 видов олигохет, 21 — хирономид и 9 — моллюсков. Единично и повсеместно встречаются личинки гелеид и поденок [42].

На первом этапе формирования водохранилища фауна была значительно беднее и состояла из единичных личинок хирономид, пиявок, тубифицид и люмбрикулид, представляющих собой как бы фрагменты пело- и литофильных биоценозов при отсутствии типичных псаммофильных форм [33]. В настоящее время после некоторой стабилизации в ценозе среди олигохет доминируют *Limnodrilus hoffmeisteri*, у хирономид — *Cryptochironomus* gr. *defectus*, иногда *Chironomus plumosus*, из моллюсков — сферииды (*Euglesa henslovana*). Биомасса бентоса значительно ниже, чем на других участках, и сильно колеблется по годам и районам — от 0.2–0.3 до 3.5 г/м².

На размываемых песчаных банках сублиторали донное население еще беднее. До 60-х годов здесь не было обнаружено постоянных группировок организмов, соотношение видов в разные годы было различным и доминантные формы постоянно менялись. Всего здесь насчитывалось 12 видов беспозвоночных: 5 видов олигохет, 6 — личинок хирономид и 1 вид моллюсков. По численности и биомассе преобладали олигохеты.

В настоящее время состав сообщества стабилизировался. Число видов увеличилось до 18, доминантными стали *Isochaetides newaensis* и *Psammoretyctides barbatus*.

Зооценоз почв. В 50-х годах незаиленные почвы с затопленным лесом или без него покрывали 55 % площади дна, занимая центральную часть водохранилища. В этот период биотоп был заселен крайне бедными неоднородными по экологическому составу донными беспозвоночными, без четко выделяемых доминирующих видов. Но литофильные формы или обитатели плотных субстратов встречались здесь чаще и в большем количестве, чем на илах. Среди хирономид количество видов рода *Glyptotendipes* было значительно больше, чем *Chironomus plumosus* и видов рода *Procladius*. Среди олигохет люмбрикулид (*Rhynchelmiss limosella*, *Stylodrilus heringianus*, *Lumbriculus variegatus*) было не меньше, чем тубифицид. Ф. Д. Мордухай-Болтовской [31] указывал, что среди

форм, обитающих на этом типе грунта, нет ни одной с высокой численностью и повсеместной встречаемостью. В это время на биотопе было найдено 16 видов.

В процессе разрушения дернового покрова почв изменилась их структура, площадь сократилась до 15 %, несколько изменился биоценоз. Резко уменьшилась численность *Glyptotendipes paripes*, совершенно выпал *Asellus aquaticus*. Более четко выделились доминирующие виды олигохет сем. Lumbriculidae. В большем количестве стали встречаться *Lumbriulus variegatus*, *Stygodrilus heringianus*. Такой состав биоценоза определился к 1970 г. В последнее десятилетие площадь почв сократилась до 5 %, состав биоценоза в целом сохранился, но на некоторых участках водоема доминируют люмбрикулиды, на других — тубифициды и личинки рода *Procladius*. вновь появился *Asellus aquaticus*. Всего на биотопе был обнаружен 31 вид животных.

Зооценоз торфянистых илов. В 50-х годах торфянистые илы занимали 13 % площади дна центральной части водохранилища. Здесь фауна распределялась хоть и неравномерно, но без ярко выраженной зависимости от глубины и элементов бывшего рельефа и была представлена группировкой беспозвоночных, которую Мордухай-Болтовской [32] называл биоценозом мотылей. В фауне торфянистых илов мотыли преобладали, они составляли 90 % от всех хирономид по биомассе и 65 % от общей биомассы бентоса. Второе место занимали личинки рода *Procladius*, а субдоминантными видами оказались представители тубифицид. Всего в биоценозе было найдено 32 вида. Из них 13 — хирономид, 11 — олигохет, 7 — моллюсков и 1 — представитель ракообразных. Кроме первых 5 видов, остальные встречались реже, в небольшом количестве или единично. *Chironomus plumosus*, хотя и был доминирующим видом; но обладал невысокими биомассой и численностью. Фауна носила в целом пелофильный характер. Бедность объяснялась недостаточным количеством пищи для пелофилов.

За последующие 20 лет структура торфянистых илов изменилась и занимать они стали меньшую площадь — 8 % от всей площади водоема от 4-метровой изобаты и глубже. Количество видов уменьшилось в основном за счет личинок хирономид. К началу 80-х годов на этом биотопе было обнаружено только 5 видов хирономид, 9 — олигохет, 3 — моллюсков. *Ch. plumosus* стал встречаться только на остатках торфянистых илов на глубине, где они сохранились.

Этот биоценоз в отличие от описанных выше так и не проходил стадию интенсивного мотылевого развития. По данным бентосных съемок 1980 и 1982 гг., *Ch. plumosus* на биотопе торфянистых илов уже не встречался. В настоящее время в его ядро входят 5 видов, а доминирующими стали *Isochaetides newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Procladius choreus*, субдоминантом сохранился *Chironomus plumosus*. *Isochaetides newaensis* доминирует в основном на торфянистых илах, на глубинах 4–8 м. В последнее десятилетие возросла роль тубифицид, люмбрикулиды встречаются реже и в гораздо меньшем количестве. Сообщество стало более пелофильным и по соотношению численности видов называть его

можно ценозом *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Procladius*, по соотношению биомассы — тубифицидно-мотылевым.

Зооценоз затопленных лесов. Мертвые леса представляют собой биотоп, заселенный обростателями или перифитоном. Основными обитателями были личинки хирономид — *Glyptotendipes* gr. *gripekoveni* (11.6 г/м²), *Endochironomus* gr. *tendens* (3.4 г/м²), *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Limnochironomus* gr. *nervosus*. Ручейников представляла главным образом личинка *Cyrnus flavidus*. Субдоминирующей группой были пиявки с биомассой около 8 г/м². В защищенных от волнобоя сухостоях население было богаче, чем в открытых, сильно промываемых волной мертвых лесах.

Грунт под деревьями заселяли настоящие бентосные формы. Состав их зависел от характера самого грунта и биоценоза обростаний, расположенного над ним. Среди промываемых открытых сухостоев песок был населен бедно. Основную массу здесь составляли виды родов *Glyptotendipes* и *Cryptochironomus*, а также олигохеты из сем. Lumbriculidae.

Под защищенными сухостоями грунт представлял собой заиленные пески и почвы. В фауне также преобладали виды рода *Glyptotendipes*, но в большем количестве, чем на песках, и вся фауна здесь в целом по биомассе была в 1.5 раза богаче, чем в грунтах открытых сухостоев. Таким образом, фауна обростаний мертвых лесов была вполне сложившимся и процветающим биоценозом с биомассой от 24 г/м² в открытых сухостоях до 208 г/м² в защищенных. Остатки мертвых лесов вдали от берегов были населены несравненно беднее — 6.7 г/м² с фауной, состоящей в основном из пиявок и хирономид.

При подробном обследовании эпифауны затопленных лесов в 1959 г. [23] было обнаружено всего 108 видов и форм, относящихся к различным группам беспозвоночных. Основную часть фауны составляли личинки хирономид (51 форма). Все типы мертвых лесов: незащищенные, расположенные у открытых берегов и подвергающиеся действию волны, полузащищенные, расположенные за островами, и защищенные были заселены сходными видами. Массовыми формами по-прежнему оставались *G. glaucus*, *Cricotopes* gr. *silvestris* и *Endochironomus albipenis*. Субдоминирующей группой были пиявки [23, 24]. Зооценоз затопленных лесов существовал до 70-х годов.

Зооценозы защищенного побережья с растительностью. Исследования в защищенном и полузащищенном побережьях в Волжском плёсе у пос. Борок проводились неоднократно [12, 13, 25, 32, 41, 42, 46, 47]. В результате этих работ было выяснено, что видовой состав хирономид, олигохет и моллюсков не претерпел сильных изменений. Состав основных видов хирономид (50 видов) в последние годы близок к установленному ранее, но всего в побережье встречается до 134 видов. Основную биомассу дают личинки *Chironomus plumosus* и *Camptochironomus tentens*. К массовым видам также относятся *Cryptochironomus* gr. *defectus*, виды родов *Procladius*, *Polypedilum*, *Tanytarsus*, *Paratanytarsus*.

Олигохеты представлены 37 видами. На грунтах доминируют *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex*, в зарослях — *Nais variabilis* и *Stylaria lacustris*. Моллюски представлены 25 видами, из которых наиболее

Таблица 3

Динамика числа видов зообентоса

Биотоп	1952—1968 гг.				общее число видов, экз.
	общее число видов, экз.	общая численность экз./м ²	биомасса, г/м ²	видовое разнообразие, бит/экз.	
Серые илы	29	1440	21.0	3.2	21
Серые песчанистые илы	61	1629	14.5	3.7	48
Торфянистые илы	28	420	2.8	3.9	24
Переходные илы	22	565	4.7	3.8	18
Почвы	16	200	0.9	3.4	22
Пески	13	113	0.4	3.2	15
Илистые пески	—	—	—	—	44

распространены *Viviparus contectus*, *Bithynia tentaculata*, *Sphaerium corneum* и *Euglesa casertana*. Среди прочих животных преобладают личинки гелеид, поденок.

Видовое разнообразие и состав биоценоза резко меняются в зависимости от уровня водохранилища. По мере высыхания водоема происходит почти полная гибель фауны. После затопления на следующий год первыми заселяют биотоп личинки хирономид, способные перезимовывать в слабообводненном грунте. Наиболее богата фауна заросшего защищенного побережья в многоводные теплые годы, следующие за маловодными.

В целом динамика видового состава основных зообентоценозов Рыбинского водохранилища на протяжении трех периодов формирования его гидробиологического режима показана в табл. 3.

Для биотопов торфянистого и переходного илов Главного плёса характерно снижение видового разнообразия, подтверждаемое падением индекса Шеннона с 3.6 до 2.2 бит/экз. и с 3.8 до 2.7 бит/экз. соответственно типу ила.

На почвах и песках произошло некоторое увеличение числа видов при относительно стабильных индексах разнообразия. Почти полностью исчез биоценоз глиптотендипес затопленных лесов. В речных плёсах на серых илах существенно снизились общее число видов донных беспозвоночных и индексы видового разнообразия.

Ведущим фактором произошедших изменений в составе сообществ следует считать перестройку грунтовых комплексов в процессе геоморфологических преобразований ложа водоема, направленных на перераспределение грунтообразующих материалов, захоронение мертвой древесины и увеличение заиленных площадей.

В материалах последних 7 лет показано, что в сообществах донных животных на разных биотопах сосуществуют трофические группировки шести типов (табл. 4).

1968—1978 гг.			1978—1985 гг.			
общая численность, экз./м ²	биомасса, г/м ²	видовое разнообразие, бит/экз.	общее число видов, экз.	общая численность, экз./м ²	биомасса, г/м ²	видовое разнообразие, бит/экз.
2870	19.5	2.0	16	3310	27.4	2.4
2890	19.0	2.8	41	7500	24.6	2.1
360	2.5	3.5	16	660	2.3	3.3
1300	10.1	3.0	13	420	2.9	2.7
472	2.5	3.1	21	660	4.0	3.3
240	2.1	3.3	18	425	4.1	3.2
630	8.7	—	25	1150	11.2	—

Макробентические сообщества серых и серых песчаных илов представлены всеми шестью типами трофических группировок. Однако ядро сообщества формируют группы фильтраторов-собирателей — *Chironomus plumosus*, глотателей, представленных *Isochaetides newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*, хищников — активных хватателей родов *Procladius* и *Cryptochironomus*, т. е. животные, которые утилизируют питательное вещество как из придонных слоев воды с поверхности грунта, так и из толщи иловых отложений. Утилизация органического вещества в этих сообществах идет в равной мере как по пастбищному, так и по детритному пути. Относительно высокое содержание легкогидролизуемого органического вещества в этих грунтах и хороший кислородный режим благоприятно сказываются на развитии данного сообщества.

На торфянистых и переходных илах, которые в последний период наблюдений качественно сильно изменились, сформировались сообщества, состоящие из четырех трофических групп. Ядро их составляют детритофаги-глотатели, в основном *Limnodrilus hoffmeisteri*, и хищники — активные глотатели (представители рода *Procladius*). Утилизация органического вещества здесь идет преимущественно по детритному пути (мертвое органическое вещество—редуценты—первичные консументы, детритофаги—вторичные консументы). Личинки родов *Procladius* и *Cryptochironomus* охотно поедают олигохет. Довольно значительно представлены здесь и мелкие моллюски фитодетритофаги-фильтраторы — *Euglesa henslovana*, *Pisidium amnicum*.

На почвах, где сосуществуют пять трофических типов животных, ядро сообщества сформировалось в основном за счет доминирующей группы детритофагов-фильтраторов с преобладанием моллюсков рода *Pisidium*. Субдоминирующие группы — детритофаги-глотатели и детритофаги-собиратели, из олигохет сем. Lumbriculidae — *Stylodrilus heringianus*

Таблица 4

Экологическая характеристика макробентических сообществ Рыбинского водохранилища

Биотоп	Сообщество	Трофическая группировка, %						Общая численность, экз./м ³	Биомасса, г/м ²	Chironomus plutosus, % от биомассы	Общее количество видов, экз.	Видовое разнообразие	Показатель доли минерализации	δ
		I	II	III	IV	V	VI							
Серые илы	<i>Chironomus plumosus</i> + <i>Isochaetides newaensis</i>	66.7	1.8	0.1	29.0	0.2	1.6	3590	27.6	66.7	16	2.7	0.48	24.9
Серые песчанистые илы	<i>Chironomus plumosus</i> + <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	46.6	6.3	0.2	47.5	3.3	0.1	7502	24.6	44.3	41	2.3	0.97	21.1
Торфянистые и переходные илы	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> + <i>Procladius</i>	5.7	19.2	—	61.5	—	18.0	485	2.3	6.5	17	2.2	0.36	21.9
Почвы	<i>Stylogdrilus heringianus</i>	0.5	49.5	25.2	23.5	—	2.5	660	4.0	0.5	21	2.9	0.46	23.7
Пески	<i>Chironomus plumosus</i> + <i>Isochaetides newaensis</i> + <i>Psemmoglycides barbatus</i>	4.8	30.4	—	62.4	—	2.4	425	4.1	4.8	13	2.1	0.49	24.2

Примечание. I — фитодетритофаги — фильтраторы-собиратели, II — фитодетритофаги — фильтраторы, III — детритофаги-собиратели, IV — детритофаги-глотатели, V — всеядные собиратели-хвостатели, VI — хищники — активные хвостатели, δ — дисперсия трофических группировок.

и *Lumbriculus variegatus*, способные жить на твердых субстратах и питаться мертвым автохтонным органическим веществом, падающим на поверхность грунта. Утилизация органического вещества здесь также идет в равной степени как пастбищным, так и детритным путем.

На песках в донные сообщества входят четыре трофические группировки с преобладанием детритофагов-глотателей (тубифициды), которым сопутствуют фитодетритофаги-фильтраторы (моллюски рода *Pisidium*). Сообщество имеет низкую плотность особей, так как биотоп обеднен органическим веществом и находится в зоне глубин с интенсивным волнением.

В дальнейшем на основной площади дна водохранилища от изобат 4–6 м следует ожидать усложнения трофической структуры донных макрозооценозов и исчезновения ныне еще существующих неполноценных по утилизации и трансформации органического вещества сообществ почв, торфянистых и переходных илов.

Прибрежные сообщества, обитающие на неустойчивых биотопах песков, сохраняют повышенную динамичность своего состава и продуктивности на всех существующих площадях. Также нет оснований ожидать увеличения продуктивности зооценозов защищенного побережья. Возможно заболачивание части защищенных биотопов, оказавшихся изолированными за баром из песчаных наносов, и как следствие этого перестройка заселяющих их сообществ.

СЕЗОННЫЕ ФЛУКТУАЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ЗООБЕНТОСА

Многолетние наблюдения за сезонной динамикой численности и биомассы зообентоса наиболее подробно проводились на контрольной станции разреза ст. Борок—Коприно в Волжском плёсе на основном для водохранилища биотопе песчаных серых илов.

Было установлено, что колебания численности и биомассы бентоса в целом определяются здесь флуктуациями состава и обилия популяций *Chironomus plumosus* и *Isochaetides newaensis*, связанных с особенностями жизненных циклов составляющих их особей.

Первый массовый вылет *Chironomus plumosus* начинается при температуре воды 14–15 °С в мае и длится до середины или конца июня [47–49, 51]. В это время и наблюдается минимальная численность личинок этого вида, а максимум их обилия на биотопе приходится на июль–сентябрь после появления молоди. При увеличении численности личинок в начале июля резко снижается биомасса. К осени последняя увеличивается в связи с ростом особей новой генерации. Популяция мотыля имеет один вылет на глубинных участках водоема (рис. 1).

Личинки других хирономид мелкие. Биомасса и численность их оценивались суммарно. Увеличение численности популяций видов из родов *Tanytarsus*, *Harnischia*, *Procladius* наблюдается с мая—начала июня, а максимум приходится на конец июня—июль (до 1500 экз./м²). К осени намечается снижение численности. Несмотря на малую массу молодых

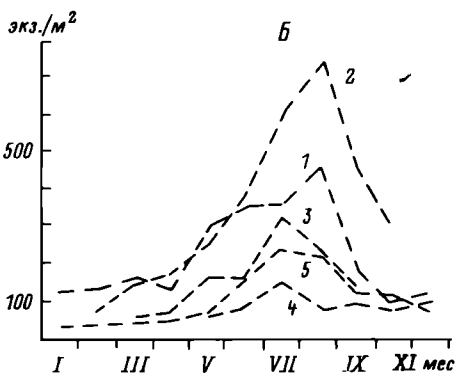
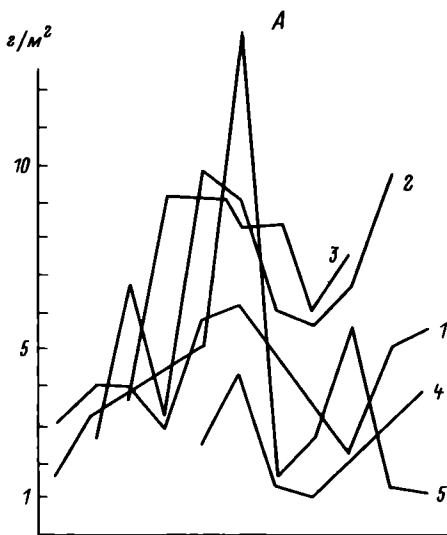
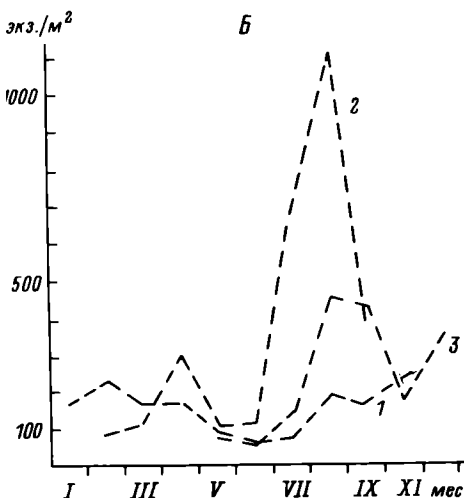
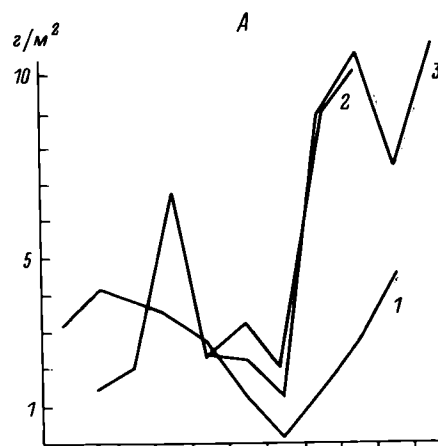


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы (А) и численности (Б) *Chironomus plumosus* в разные годы.

1 — 1957 г.; 2 — 1958 г.; 3 — 1981 г.

Рис. 2. Сезонная динамика биомассы (А) и численности (Б) *Isochaetides newaensis* в разные годы.

1 — 1957 г.; 2 — 1958 г.; 3 — 1967 г.; 4 — 1981 г.; 5 — 1985 г.

личинки, явного падения биомассы не наблюдается. В течение года она низка и держится приблизительно на одном уровне — 0,5–1,5 г/м². Таким образом, вылет любого вида хирономид, кроме *Chironomus plumosus*, существенного влияния на величину биомассы не оказывает.

Основу популяции тубифицид образуют особи *Isochaetides newaensis*. Колебания его биомассы определяют сезонную динамику биомассы тубифицид в целом. Однако динамика численности тубифицид, особенно

Рис. 3. Сезонная динамика биомассы олигохет (А) и хирономид (Б) в разные годы.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

в последнее десятилетие, определяется другими массовыми видами: *Limnodrilus hoffmeisteri*, а также *Potamothrix hammoniensis*.

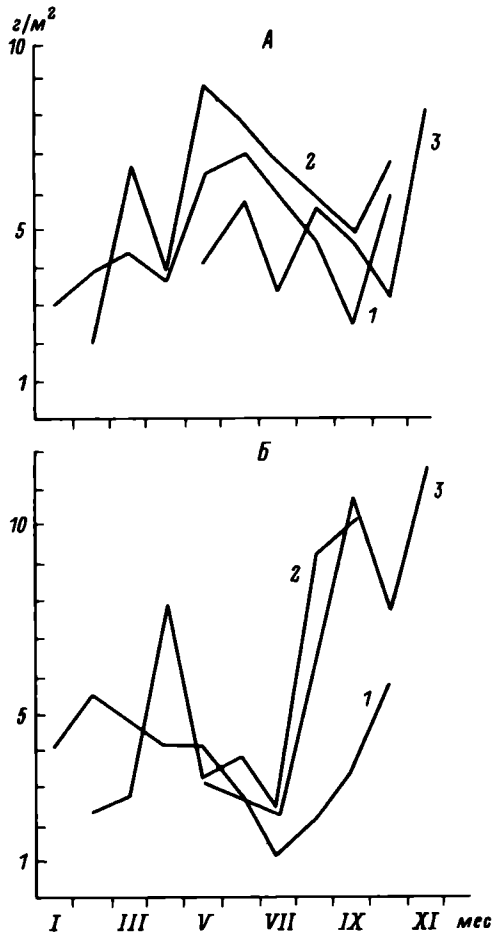
В весенне-летний период 60–80 % популяции тубифицид составляют взрослые особи — производители. Численность их в это время невысокая и начинает увеличиваться только с конца июня. Максимум отмечается в июле—августе и связан с массовым появлением молоди. К осени численность уменьшается, но в это время она всегда выше весенней (рис. 2).

Высокая биомасса *Isochaetides newaensis*, а также других более мелких тубифицид отмечается в мае—июне перед размножением. Максимум биомассы соответствует началу откладки коконов. В конце июля—августе масса червей после размножения резко уменьшается в результате отмирания части старых особей. К осени биомасса опять увеличивается.

Динамика численности и биомассы других видов тубифицид, из которых наиболее многочисленны *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix hammoniensis* с общей биомассой в среднем 4–5 г/м², имеет те же закономерности, что и у *Isochaetides newaensis*.

Наблюдения над сезонной динамикой хирономидно-тубифицидного сообщества, проведенные в разные периоды формирования водоема, показывают, что, несмотря на резкие колебания численности, в разные годы сохраняется устойчивый жизненный цикл как у *Chironomus plumosus*, так и у *Isochaetides newaensis*. Максимальные значения численности отмечаются в июле—августе при минимальной в это время биомассе (рис. 3).

Несмотря на то что общая биомасса наиболее низка в июле, в целом ее сезонные колебания меньше, чем в каждой из этих



групп в отдельности, вследствие несовпадения сроков размножения и роста нового поколения.

В последние годы отмечается большая сглаженность кривых биомассы и численности, свидетельствующая об относительной стабилизации условий существования донных беспозвоночных.

МНОГОЛЕТНИЕ ФЛУКТУАЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ЗООБЕНТОСА

Обобщение данных всех бентосных съемок с учетом ранее опубликованных результатов анализа сукцессий по этапам формирования бентофауны [2, 6, 40] показывают общую картину произошедших изменений обилия животных за последние 33 года существования Рыбинского водохранилища (табл. 5).

В целом по сравнению с первым периодом формирования гидробиологического режима водохранилища количество макрозообентоса (без крупных моллюсков) увеличилось в 3 раза. Наиболее резкие изменения произошли между первым и вторым периодами, когда биомасса бентоса в водоеме удвоилась. Это увеличение связано с расширением площадей биотопов серых и резким увеличением серых песчанистых илов. Биомасса сообществ серых илов при этом возросла незначительно,

Т а б л и ц а 5

Вклад сообществ

Биотоп и биоценоз	1948—1968 гг.		
	площадь биотопа, км ²	средняя биомасса зообентоса	
		г/м ²	%
Серые илы	314	9.6	23.0
Песчанистые серые илы	160	4.1	5.0
Илистые пески	210*	2.6*	4.0
Чистые пески сублиторали	300*	0.2	0.5
Пески открытой литорали	400*	1.0*	3.0
Защищенная литораль	270	12.0	2.5
Почвы	1040	2.6	21.0
Затопленные леса	1190	24.1	22.0
Торфянистые илы	590	2.8	12.5
Переходные илы	180	4.7	6.5
Все зооценозы	4550	2.8	100
Масса макрозообентоса без крупных моллюсков, тыс. т		13.1	

* Приблизительно.

в песчаных серых — увеличилась более чем в 2 раза. Вклад сообществ этих двух биотопов в общую биомассу бентоса водохранилища превышает 70%. Заметно возросла роль биотопа илистых песков сублиторали, резко снизилось значение почв, торфянистых и переходных илов, исчезли затопленные леса.

Средняя биомасса бентоса в водохранилище возросла в 3 раза, и в соответствии с существующими рыбохозяйственными классификациями [16] водоем переходит в категорию средне- и высококормных для бентосоядных рыб [2].

Основная роль в формировании численности и биомассы макрозообентоса Рыбинского водохранилища принадлежит 6 видам донных животных: 3 видам хирономид и 3 — тубифицид.

Анализ спектральной плотности рядов их численности позволил выявить определенную периодичность в появлении урожайных поколений, различную у популяций разных видов. Оказалось, что обилие *Chironomus plumosus* имеет 5–6-летнюю цикличность, *Isochaetides newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, видов родов *Procladius* и *Cryptochironomus* — 6–7-летнюю, а *Potamothrix hammoniensis* — 4–5-летнюю. У всех олигохет и хищных хирономид выделяются подпериоды колебаний численности в 3–4 года, совпадающие с установленной нами экспериментально средней продолжительностью жизни особей [38]. Оказалось, что годы с пиками численности разных видов беспозвоночных не совпадают.

в формировании биомассы

1968–1978 гг.			1978–1985 гг.		
площадь биотопа, км ²	средняя биомасса зообентоса		площадь биотопа, км ²	средняя биомасса зообентоса	
	г/м ²	%		г/м ²	%
370	19.5	28.0	520	27.4	33.0
1150	8.7	38.0	1300	12.6	38.0
480	3.8	7.0	1080	6.2	15.0
500	1.6	3.0	300	4.1	3.0
700	3.5	9.5	640	3.5*	5.0
80*	9.0*	3.0	20*	15.5	1.0
550	2.6	5.5	230	4.0	2.0
130	24.0*	1.5	10*	24.0*	0.5
360	2.5	3.5	260	2.6	1.5
230	10.1	1.0	130	2.9	1.0
4550	5.7	100	4550	9.5	100
	25.9			43.3	

Межвидовые корреляции (P = 95 %)

<i>Chironomus plumosus</i> — <i>Isochaetides newaensis</i>	0.02
<i>Ch. plumosus</i> — <i>Potamothrix hammoniensis</i>	0.3
<i>Procladius horeus</i> — <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	−0.3
<i>Procladius horeus</i> — <i>Potamothrix hammoniensis</i>	−0.2
<i>Cryptochironomus</i> — <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	−0.7
<i>Cryptochironomus</i> — <i>Potamothrix hammoniensis</i>	0.05
<i>Chironomus plumosus</i> — <i>Procladius horeus</i>	−0.14
<i>Chironomus plumosus</i> — <i>Cryptochironomus</i>	−0.15

В противофазе колеблется численность *Chironomus plumosus* и *Isochaetides newaensis*, *Isochaetides newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*, совпадают годы с обилием видов родов *Procladius* и *Cryptochironomus* — хищных хирономид, питающихся молодью *Chironomus plumosus*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix hammoniensis*. Долгопериодные колебания, видимо, определяются суммой климатообразующих и местных факторов с переменной ролью ведущего.

Анализ 33-летних рядов флуктуаций численности и биомассы 4 доминирующих видов животных в связи с колебаниями ряда других факторов на постоянной станции биотопа серых песчанистых илов Волжского плёса водохранилища позволил выявить следующую картину (рис. 4).

Численность обитающей на биотопе популяции *Chironomus plumosus* за период наблюдений 7 раз резко увеличивалась и 5 раз была минимальной. Наибольшие подъемы численности приходились на 1959, 1961, 1978 и 1984 гг., а глубокие провалы — на 1962, 1967, 1975 и 1981 гг. Остальные годы были средними по урожайности поколения (64%). Пики в 85% случаев совпали с массовым развитием зоопланктона и повышенной температурой воды. Биомасса особей колебалась синхронно с численностью.

Все резкие спады численности и биомассы личинок пришлось на годы с 10–20-кратным увеличением плотности популяций ерша, основного потребителя *Ch. plumosus* на данном биотопе, и хищных хирономид. Отсутствует корреляция численности с объемом стока, уровнем водохранилища, численностью бактерий, солнечной активностью, плотностью нагульных скоплений другого массового бентофага — леща.

Численность *Isochaetides newaensis*, наиболее крупного представителя тубифицид, обитающего совместно с хирономидами на всех участках биотопа серых песчанистых илов, изменялась в меньших пределах. Более резко колебалась биомасса популяции: в течение 12 лет из 33 она была в 2–4 раза выше среднего уровня и в течение 6 лет — ниже его. Подъемы биомассы *Isochaetides newaensis* в 75% случаев совпали с высокой температурой воды и в 58% — с повышенной численностью зоопланктона и бактерий. Корреляция между годами с низкой биомассой, численностью потребителей и прочими факторами отсутствует.

Limnodrilus hoffmeisteri — мелкая массовая форма. За 13-летний период наблюдений численность его популяции была выше средних значений. Высокая численность популяций вида в 85% случаев

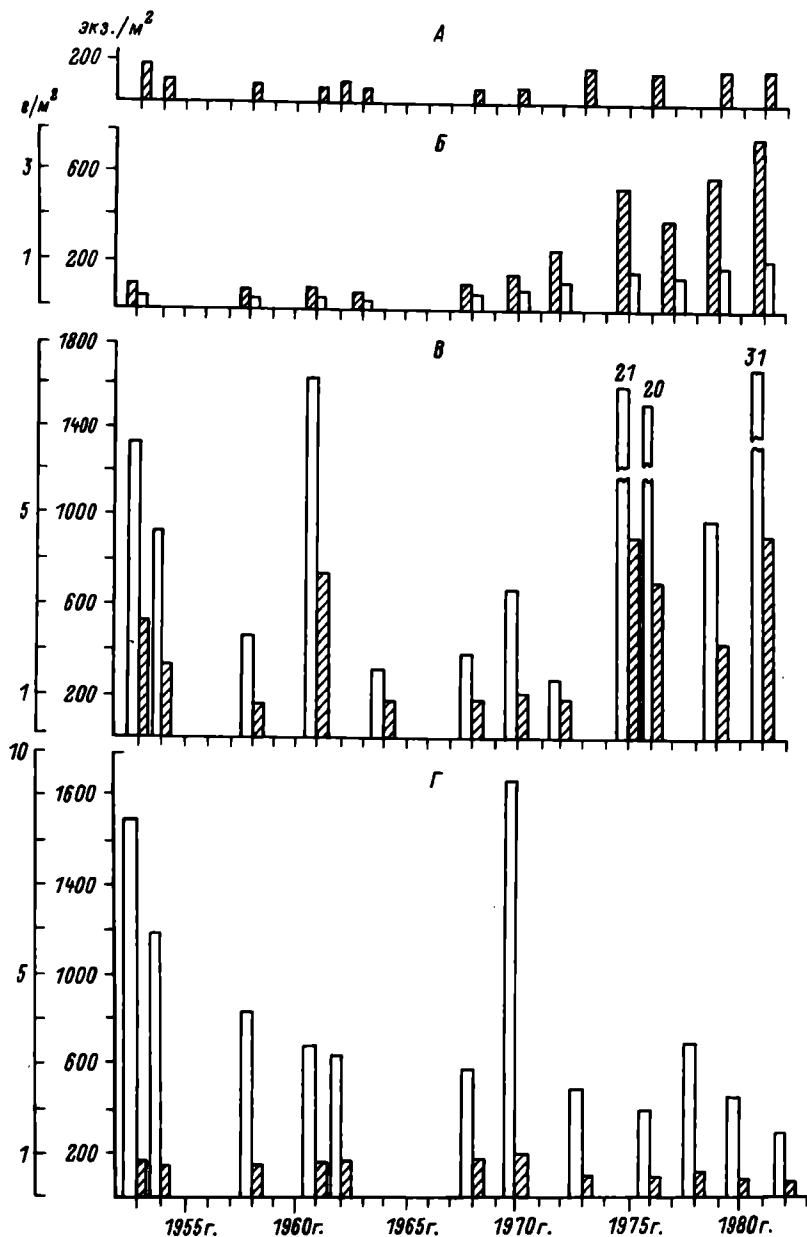


Рис. 4. Многолетняя динамика численности (1) и биомассы (2) массовых видов на серых песчаных flats глубоких участков водоема.

А — виды рода *Procladius*; Б — *Potamothenis hammoniensis*; В — *Chironomus plumosus*; Г — *Isochaetides newaensis*; Д — *Limnodrilus hoffmeisteri*.

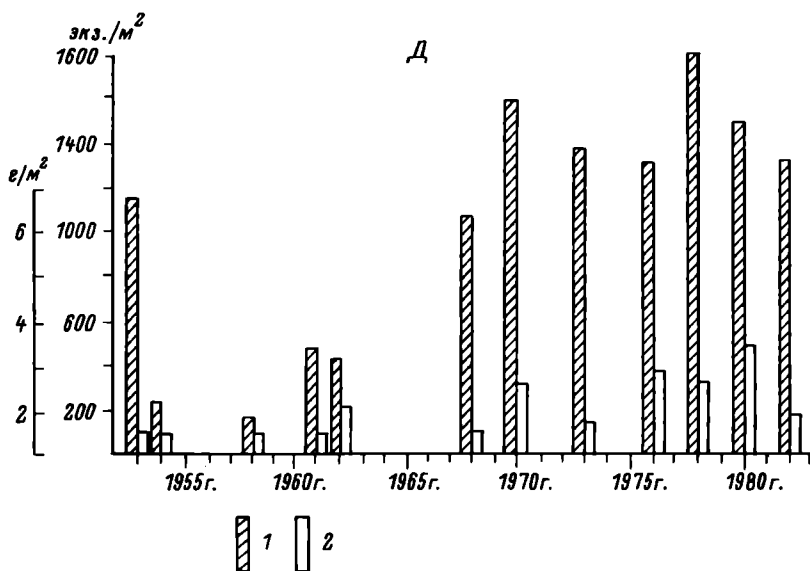


Рис. 4. (продолжение).

совпала с теплыми годами, а в 64 % — с повышением численности бактерий, фито- и зоопланктона и в 57 % случаев — со снижениями численности *Chironomus plumosus*.

Численность *Potamothenis hammoniensis* стала увеличиваться на биотопе серых песчаных илов начиная с 1964 г. и к настоящему времени возросла в среднем в 20 раз. Первые резкие подъемы численности и биомассы произошли в 1971 г., они совпали с максимумом биомассы *Isochaetides newaensis* (с самой мощной вспышкой численности зоопланктона и резким повышением температуры воды). За этим подъемом (после падения в 1972 г.) вплоть до 1977 г. следовало равномерное, но небольшое увеличение числа особей данного вида, а затем в 1978 и 1981 гг. началось новое повышение численности. Первое из них совпало с очередным пиком количества *Chironomus plumosus*, зоопланктона и высокой температурой, второе — с резким подъемом численности *Limnodrilus hoffmeisteri*.

В сообществе биотопа серых илов бывшего русла Волги, которое обследовалось в среднем 1 раз в 2—3 года, основу численности и биомассы больших, чем на серых песчаных илах, составляли 3 вида животных — *Chironomus plumosus*, *Isochaetides newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. За последние 5 лет здесь также несколько повысилась роль *Potamothenis hammoniensis* (рис. 5).

На серых илах по сравнению с серыми песчаными для популяции *Chironomus plumosus* характерен более резкий подъем численности и биомассы в 1976—1982 гг., следующий после длительного провала в 70-х годах и отсутствовавший на предыдущем биотопе. Пики обилия на этих биотопах в теплые и многоводные 1953 и 1961 гг. совпали с высокой плотностью бактерий и зоопланктона.

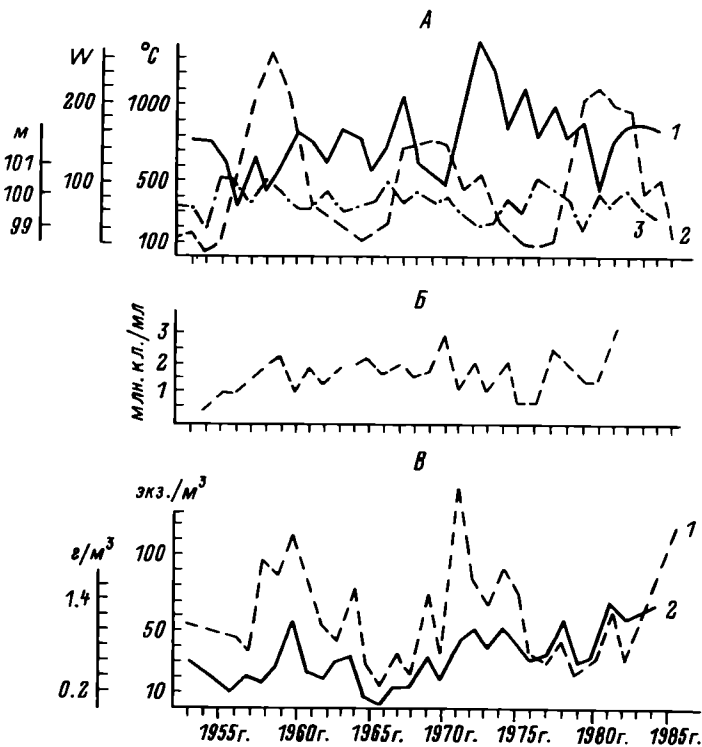


Рис. 5. Многолетняя динамика показателей обилия массовых видов гидробионтов и факторы среды.

А — динамика изменения температуры воды, °С (1), солнечной активности, числа Вольфа (2) и уровня воды, м (3). Б — динамика численности бактерий в воде. В — динамика численности (1) и биомассы (2) зоопланктона. Г — динамика численности (1) и биомассы (2) *Potamothrix hammoniensis*. Д — то же, *Limnodrilus hoffmeisteri*. Е — то же, *Isochaetides newaensis*. Ж — то же, *Chironomus plumosus*. (З — численность орша, тыс. экз./км²).

Плотность популяции *Isochaetides newaensis* на серых илах во все годы наблюдений была относительно стабильной. Более чем в 2–3 раза она возрастала только дважды — в 1953 и 1970 гг. 1970 г. характеризовался резким подъемом численности бактерий и очень низкими численностью и биомассой *Chironomus plumosus*. Количество *Limnodrilus hoffmeisteri* на данном биотопе стало увеличиваться с 1968 г. и с небольшими колебаниями поддерживается на новом уровне до настоящего времени. Это устойчивое увеличение числа на серых илах русел началось на 12 лет раньше, чем на серых песчаных илах прирусловой поймы, и вызвано, видимо, значительно ранее начавшимся здесь процессом илонакопления и обогащения илов легкогидролизуемым органическим веществом. Другие факторы на флуктуации численности и биомассы доминирующих видов беспозвоночных сообщества серых илов оказывают минимальное влияние.

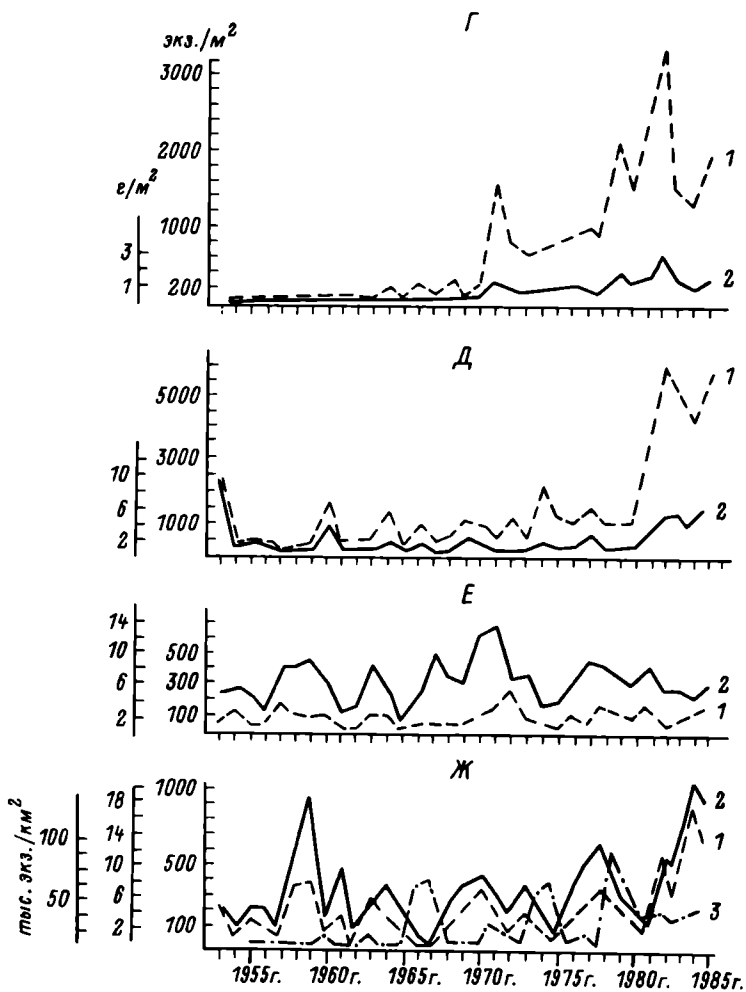


Рис. 5. (продолжение).

В целом для фауны основных по продуктивности серых и серых песчаных илов характерны три периода увеличения численности и биомассы: в 1958–1961 гг., 1970–1979 гг. и начиная с 1980 г. по настоящее время. Они соответствуют периодам повышенной эвтрофикации, вызванной вначале вовлечением в круговорот захороненного органического вещества при размыве первичных грунтов ложа водоема (60-е годы), а затем увеличением поступления в воду антропогенного органического вещества (середина 80-х годов) за счет промышленных бытовых стоков с суши и судоходства, а в самые последние годы из-за резкого увеличения смыва минеральных и органических удобрений с сельскохозяйственных угодий.

Сообщества донных беспозвоночных на шести типичных и основных по продуктивности биотопах Рыбинского водохранилища за период его существования прошли три этапа формирования. Первые два из них были связаны с резкими изменениями условий (эффект заполнения и перестроения ложа), а третий был относительно равномерным и характеризовался повышением поступления в водоем биогенного стока с суши.

Ядро всех изученных биоценозов на указанных этапах формирования донной фауны составляли популяции эврибионтного хирономидно-тубифицидного сообщества 6 видов животных (3 вида хирономид и 3 вида олигохет). Различия между биоценозами разных типов определяются числом, набором и соотношением сопутствующих видов.

Всего в состав донных биоценозов входят 93 вида животных, принадлежащих 5 систематическим группам (см. приложение). Основная биомасса формируется на серых, песчанистых серых илах и илистых песках. Вклад сообществ этих биотопов в общую биомассу бентоса в водохранилище превышает 70 %.

Характерной особенностью хирономидно-тубифицидного сообщества оказалась его высокая устойчивость к внешнему воздействию. Основными факторами в формировании структуры донных сообществ и их количественного развития являются скорость осадконакопления, скорость течения и температура воды.

В многолетних флуктуациях численности и биомассы массовых видов прослеживается стабильная цикличность, но продуктивность сообществ в целом в последний период испытывает тенденцию к уменьшению амплитуды ежегодных колебаний при общем более высоком уровне плотности донного населения.

Серьезных нарушений в прохождении сезонных ритмов жизнедеятельности популяций за исследуемый период не наблюдалось.

Закономерно ежегодное повышение численности в июне—сентябре с максимальной биомассой осенью и весной.

В структурном отношении сообщества донных беспозвоночных Рыбинского водохранилища в настоящее время в целом находятся на этапе сукцессионного развития, для которого характерна высокая сбалансированность. Это состояние, если не произойдет экстремальных изменений среды, сохранится и в ближайшем будущем.

Литература

1. Антимова О. П. Рыбинское водохранилище // Изв. Гос.НИИ озер и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1961. Т. 50.
2. Баканов А. И., Митропольский В. И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941—1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
3. Бывастров С. С. Распределение и динамика температуры дна Рыбинского водохранилища в зимний период // Динамика водных масс водохранилищ в связи с распределением организмов. М.; Л., 1965.

4. *Белавская А. П., Кутова Т. Н.* Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
5. *Бенинг А. Л.* К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов, 1924.
6. *Бисеров В. И., Митропольский В. И.* Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1980–1982 гг. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 67.
7. *Броцкая В. А., Зенкевич Л. А.* Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ин-та ВНИРО. М., 1939. Т. 4.
8. *Вейнштейн Б. А.* Об оценке сходства между биоценозами // Биология, морфология и систематика водных организмов. М.; Л., 1976.
9. *Винберг Г. Г.* Материалы к количественной характеристике макробентоса Волжского плёса водохранилища // Тр. биол. станции „Борок“. М.; Л., 1950. Вып. 1.
10. *Законнов В. В.* Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 51.
11. *Законнов В. В., Зиминова Н. А.* Осадконакопление и аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
12. *Зеленцов Н. И.* Сезонная динамика численности и биомассы хируномид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в 1970 г. // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.
13. *Зеленцов Н. И.* Сезонная динамика хируномид прибрежной зоны Волжского плёса Рыбинского водохранилища в 1971–1972 гг. // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.
14. *Изюкова Э. И.* Питание и пищевые связи личинок массовых видов хируномид Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975.
15. *Иоффе Ц. И.* Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища // Проблемы гидробиологии внутренних вод. М.; Л., 1954. Вып. 2.
16. *Иоффе Ц. И.* Формирование донной фауны водохранилищ и опыт классификации // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1961. Т. 50.
17. *Ключарева О. А.* Бентос Моложского залива Рыбинского водохранилища в 1966 г. // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1975. Вып. 14.
18. *Курдин В. П.* Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. АН СССР. М.; Л., 1959. Вып. 1 (4).
19. *Курдин В. П., Зиминова Н. А.* Об изменениях в грунтовом комплексе Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1968. № 2.
20. *Ласточкин Д. А.* Гидробиологическое исследование рек Волги и Мологи // Тр. Ивановского с.-х. ин-та. Иваново, 1936. Вып. 2.
21. *Ласточкин Д. А.* Рыбинское водохранилище // Природа. 1947. № 5.
22. *Ласточкин Д. А.* Динамика донного населения равнинных водохранилищ // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. М.; Л., 1949. Т. 1.
23. *Луферов В. П.* Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л., 1963.
24. *Луферов В. П.* Заселение древесного субстрата из толщи воды // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л., 1965.
25. *Марголина Г. Л.* Сравнительная характеристика животного населения зарослей высшей водной растительности Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1958. № 2.
26. *Митропольский В. И.* К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.; Л., 1963.
27. *Митропольский В. И., Луферов В. П.* Распределение бентоса в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л., 1966.
28. *Митропольский В. И.* Донная фауна Рыбинского водохранилища (по материалам 1970 г.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 17.
29. *Митропольский В. И.* Состояние зообентоса Рыбинского водохранилища в 1973 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 39.

10. *Митропольский В. И.* Состояние зообентоса Рыбинского водохранилища в 1976 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 41.
11. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции „Борок“. М.; Л., 1955. Вып. 2.
12. *Мордухай-Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я.* Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции „Борок“. М.; Л., 1958. Вып. 3.
13. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1974. Вып. 12.
14. *Несис К. Н.* Некоторые вопросы пищевой структуры морского биоценоза // Океанология. 1965. Т. 3, вып. 4.
15. *Поддубная Т. Л.* Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953–1955 гг. // Тр. биол. станции „Борок“. М.; Л., 1958. Вып. 3.
16. *Поддубная Т. Л.* Материалы по питанию массовых видов тубифицид Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ, АН СССР. М.; Л., 1961. Вып. 4, 7.
17. *Поддубная Т. Л., Митропольский В. И., Шилова А. И., Зеленцов Н. И.* Донная фауна Рыбинского водохранилища по материалам 1968 г. // Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971.
18. *Поддубная Т. Л.* Размножение и плодовитость *Tubifex tubifex* (Müll.) (Oligochaeta, Tubificidae) в разных экологических условиях // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.
19. *Поддубный А. Г.* Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971.
20. *Рыбинское водохранилище и его жизнь.* Л., 1972.
21. *Семерной В. П.* Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974. № 21.
22. *Семерной В. П., Митропольский В. И.* Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.
23. *Сорокин Ю. И.* Биомасса бактерий и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, АН СССР. М., 1959. № 4.
24. *Тачлов С. Н.* Динамика изменения затопленной древесной растительности и торфяных славин на Рыбинском водохранилище // Сб. работ Рыбин. гидрометеорол. обсерватории. Л., 1965. Вып. 2.
25. *Трифоновна Н. А.* Содержание и выделение соединений азота донными отложениями Рыбинского водохранилища // Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974.
26. *Фенюк В. Ф.* Материалы по фауне отмирающей водной растительности в Рыбинском водохранилище // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, АН СССР. М., 1958. № 1.
27. *Шилова А. И.* О сроках вылета и количество генераций *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, АН СССР. М., 1958. № 1.
28. *Шилова А. И.* О сезонном изменении популяции *Tendipes plumosus* L. и *T. tentans* F. в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биологии водохранилищ, АН СССР. М., Л., 1960. Вып. 3 (6).
29. *Шилова А. И.* О сезонных изменениях численности и биомассы тендипедид в Рыбинском водохранилище // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, АН СССР. М.; Л., 1960. № 6.
30. *Шилова А. И., Куражковская Т. Н.* Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плёса Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.

51. Шилова А. И., Шобянов Н. А. Таксономические и биологические особенности трех микропопуляций *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюз. совещания-семинара по модельным видам водных беспозвоночных. Паланга, 10–15 октября 1983 / Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Вильнюс, 1984. С. 86–99. Деп. в ВИНТИ 28.05.84, № 3494.

Приложение

Видовой состав донных беспозвоночных на разных грунтах Рыбинского водохранилища за пределами прибрежной зоны

Mollusca

<i>Unio pictorum</i> (L.)	<i>E. casertana</i> (Poil.)
<i>Anodonta piscinalis</i> Nils.	<i>E. nenslowana</i> (Sheppard)
<i>Amesoda solida</i> (Norm.)	<i>E. supina</i> A. Schmidt
<i>A. scaldiana</i> (Norm.)	<i>E. pulchella</i> Stelf.
<i>Sphaerium corneum</i> L.	<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)
<i>Pisidium amnicum</i> (Müll.)	<i>Valvata piscinalis</i> (Müll.)
<i>Neopisidium moitasserianum</i> Palad.	<i>V. pulchella</i> Studer.
<i>Euglesa subtruncata</i> Malm.	<i>Viviparus viviparus</i> (L.)
<i>E. ponderosa</i> Stelfox.	<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)

Oligochaeta

<i>Ophidonais serpentina</i> (Müll.)	<i>Peloscolex ferox</i> (Eisen)
<i>Aulodrilus plurisetus</i> (Piquet.)	<i>Psammoryctides barbatus</i> (Grube)
<i>A. limnobius</i> Bretsch.	<i>P. albicola</i> (Mich.)
<i>Potamothrix moldaviensis</i> (Vejd et Mrázek)	<i>Limnodrilus udekemianus</i> Clap.
<i>P. hammoniensis</i> Mich.	<i>L. helveticus</i> Piquet
<i>P. bavaricus</i> Oesch.	<i>L. hoffmeisteri</i> Clap.
<i>Ilyodrilus templetoni</i> South	<i>L. parvus</i> Southern.
<i>Tubifex tubifex</i> (Müll.)	<i>L. claparedeanus</i> Ratzel
<i>Isochaetides newaensis</i> Mich.	<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müll.)
<i>I. michaelsoni</i> Last.	<i>Stylodrilus heringianus</i> Clap.
	<i>Rhynchelmis limosella</i> Hoffm.

Hirudinea

<i>Piscicola geometra</i> L.	<i>Glossiphonia complanata</i> Johnson
<i>Helobdella stagnalis</i> L.	<i>Hemiclepsis marginata</i> Vejd
<i>Herpobdella nigricolis</i> (Brandes)	

Chironomidae

<i>Procladius choreus</i> (Mg.)	<i>Harnischia curtilamellata</i> (Mall.)
<i>P. ferrugineus</i> (Kieff.)	<i>Leptochironomus tener</i> (K.)
<i>P. nigriventris</i> (Kieff.)	<i>Limnochironomus tritonus</i> K.
<i>Psilotanytus imicola</i> Kieff.	<i>L. lobiger</i> K.
<i>Ablabesmia monilis</i> L.	<i>L. nervosus</i> (Staeg)
<i>Pattastia campestris</i> Edw.	<i>Lipiniella arenicola</i> Shilova
<i>Ortocladius consobrinus</i> (Holmgr.)	<i>Parachironomus vitiosus</i> Goetgh.
<i>Ortocladius</i> sp.	<i>P. gr. pararostratus</i> Lenz.
<i>Crycotopus silvestris</i> (F.)	<i>Pentapedilum exsectum</i> K.
<i>Chironomus cingulatus</i> Mg.	<i>Polypedilum convictum</i> (Walk.)
<i>C. plumosus</i> L.	<i>P. nubeculosum</i> (Mg.)
<i>Chironomus</i> sp.	<i>P. bicrenatum</i> K.

Cryptochironomus gr. *defectus* K.
C. redekei Krus.
C. supplicans (Mg.)
C. psittacinus (Mg.)
C. ussouriensis G.
C. gr. vulneratus (Zett.)
Cryptocladopelma viridula (F.)
Endochironomus albipennis Mg.
E. tendens F.
Glyptotendipes paripes Edw.
G. gripekoveni K.
G. glaucus (Mg.)
G. polytomus

P. scalaenum Schr.
Paratendipes albimanus Mg.
Paralauterborniella nigrochalteralis (Mall.)
Pseudochironomus prasitanus (Staeg.)
Stictochironomus crassiforceps (K.)
S. „connectens N 2' Lipina
Microtendipes gr. *chloris* (Mg.)
Cladotanytarsus mancus (Walk.)
Tanytarsus gr. *gregarius* Kleff.
T. gr. lauterborni K.
Stempellina minor Edw.

Crustacea

Asellus aquaticus L.

А. Г. Поддубный

ТЕОРИЯ ЛОКАЛЬНЫХ СТАД РЫБ КАК ОСНОВА УПРАВЛЕНИЯ РЫБОПРОДУКТИВНОСТЬЮ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ

Рыбохозяйственный фонд внутренних водоемов СССР огромен — 240 тыс. км² озер, более 70 тыс. км² водохранилищ и около 0.5 млн. км² рек.

В настоящее время с этой акватории государством добывается около 195 тыс. т рыбы. Это в основном лещ, щука, судак, плотва, налим, синец, чехонь, снеток, а на юге страны — еще и сом, сазан, белый и пестрый толстолобики, тюлька. Около 200 тыс. т рыбы, преимущественно леща, окуня, плотвы, вылавливают ежегодно на внутренних водоемах рыболовы-любители.

Однако рыбопродуктивность в целом остается очень низкой: на озерах она составляет 600—1500 кг/км², в водохранилищах — 300—4600 кг/км², а в среднем по всем категориям водоемов не превышает 1000 кг/км² и везде оказывается не менее чем в 2—6 раз ниже прогнозируемой биопродукционными расчетами.

Рыбохозяйственной наукой и практикой предпринимаются значительные усилия по повышению уловов пресноводной рыбы, но ощутимого масштабного эффекта они пока не дают. Одной из причин низких уловов на внутренних водоемах является недостаточный облов ряда популяций рыб.

Многочисленными исследованиями показано, что в экосистемах внутренних водоемов, несмотря на ухудшение условий обитания рыб из-за антропогенного воздействия, всегда имеется недоиспользуемый резерв ихтиомассы в популяциях так называемых малоценных и неохраняемых рыб (корюшка, снеток, тюлька, ерш, уклея, синец, плотва, окунь).

Так, последние съемки плотности рыбного населения водохранилищ Волги и Дона (рис. 1) позволили установить, что биомасса этих рыб местами достигает 30—70 тыс. кг/км², а неиспользованные запасы в целом в данной системе водохранилищ составляют несколько тысяч тонн [7].

Аналогичное положение наблюдается во всех крупных системах водохранилищ с развитой пелагиалью. Недоиспользуются запасы пелагических, ряда донных и прибрежных рыб также и в озерах [4].

Тормозом в использовании имеющегося резерва, позволяющего уже сегодня, по крайней мере, удвоить уловы, служит отсутствие у рыбной промышленности средств и методов селективного отлова этих рыб

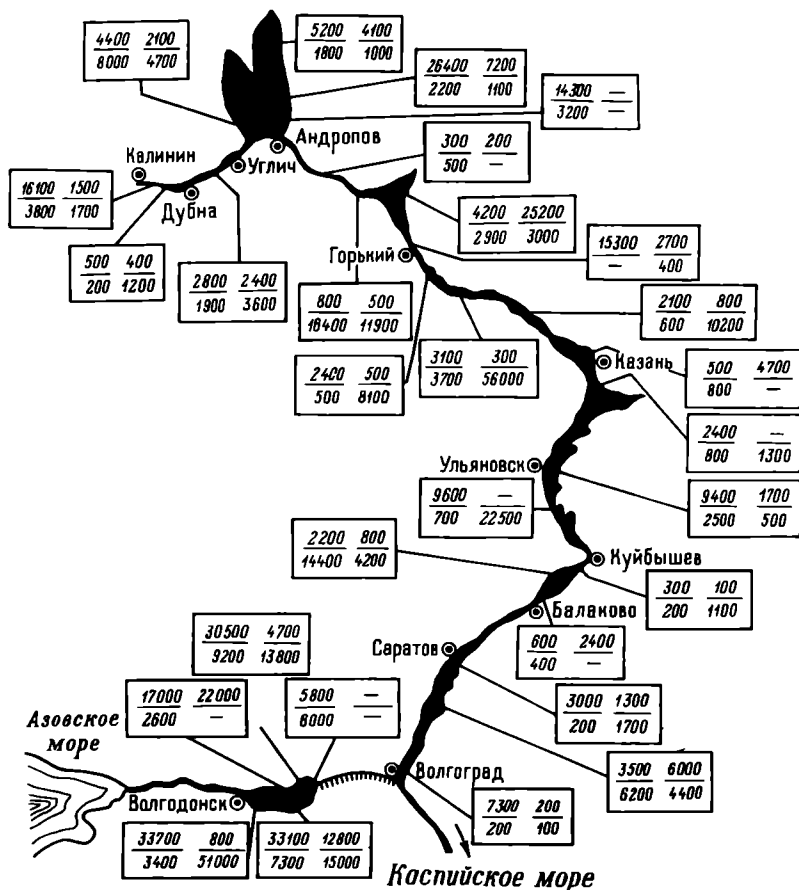


Рис. 1. Плотность рыбного населения в водохранилищах Волги и Дона.

Цифры на рисунке обозначают иктиомассу пелагических (над чертой) и донных (под чертой) рыб, кг/км². Колонка слева — данные съемки августа 1982 г; справа — августа 1985 г.

без ущерба для ценных видов, а также плохое знание практиками закономерностей распределения рыб и поведения их промысловых скоплений.

Задача интенсификации использования в экосистемах внутренних водоемов запасов рыб в основном организационно-техническая. Ее решение в ближайшем будущем зависит только от степени усилий рыбохозяйственной науки и практики по внедрению современных гидролокационных методов обнаружения сезонных мест концентрации скоплений неиспользуемых рыб и их оперативного облова в сжатые сроки соответствующим набором орудий лова.

Другой и основной причиной низких уловов рыбы во внутренних водоемах служит, на наш взгляд, отсутствие у рыбохозяйственников четко разработанных научных основ управления рыбопродуктивностью

ведущих объектов промысла в условиях комплексного водопользования. К настоящему времени выявлены важные для обоснования принципов управления общие закономерности.

I. Доказано наличие на подавляющем большинстве нагульных биотопов массовых ценных рыб неиспользуемых резервов пищи в виде зоопланктона, зообентоса и молоди малоценных рыб. Состояние кормовой базы продолжает улучшаться в результате антропогенного эвтрофирования водоемов.

II. Обосновано, что основным фактором, сдерживающим освоение естественно формируемых в водоемах резервов пищи, является низкая численность особей в популяциях потребителей, вызванная нарушением условий естественного воспроизводства их запасов.

III. И наконец, показано, что численность особей в природных популяциях массовых рыб подвержена поддающимся количественной оценке долгопериодным и кратковременным флуктуациям.

Первые у разных видов рыб имеют продолжительность от 6 до 11 лет и вызваны воздействием на урожайность поколений сочетаний глобальных климатообразующих факторов. Вторые, с периодом в 2—4 года, определяются локальными причинами, в значительной степени поддающимся управлению.

К числу основных локальных факторов повышенной смертности рыб могут быть отнесены обмеление и загрязнение нерестовых притоков, преграды нерестовому ходу производителей, сокращение площадей заросшего мелководья (мест икротетания ценных фитофильных рыб) и нагульных биотопов (убежищ молоди), нарушение газового и температурного режимов при изъятии стока, прямая гибель при попадании в промышленные и сельскохозяйственные водозаборы и ряд других.

Главной целью рыбохозяйственных мероприятий на внутренних водоемах является достижение соответствия между продукцией кормовых организмов и численностью ценных рыб — потребителей этой продукции путем оптимизации условий воспроизводства популяций продуцентов и консументов.

К настоящему времени установлено [8, 10], что подавляющее большинство видов рыб существует в водоемах в форме местных популяций, названных нами локальными стадами.

Локальное стадо — одновидовая разновозрастная самовоспроизводящая группировка особей, связанных общностью происхождения на одном репродуктивном биотопе и использующая определенные места нагула и зимовки (рис. 2).

В зависимости от взаиморасположения триады необходимых для жизни особей биотопов — репродуктивного, нагульного и зимовального — локальное стадо может обитать на небольшой (десятки и сотни квадратных метров) или значительной (многие квадратные километры) акватории.

Особи смежных стад часто используют общие места нагула и зимовки, но в нормальных условиях никогда не контактируют с более удаленными группировками. Группы локальных стад, размножающихся на соседних нерестилищах одного района (приток, залив), относительно

Рис. 2. Места нереста проходных (1) и жилых (2) рыб, нагульно-зимовальный этап (3) и миграционные циклы массы особей (4) двух локальных стад леща в Рыбинском водохранилище.



обособлены от таких же групп стад других районов и аналогичны поселениям животных, описанным в зоологической литературе под названием „популяция“, „экологическая популяция“, „локальная популяция“.

Группы этих популяций в озере и водохранилище в свою очередь относительно изолированы от населения других водоемов, население бассейна или географической зоны —

от соседних и т. д. Обмен между популяциями одной или разных категорий, обеспечивающий территориальное единство видового населения в целом, происходит в результате взаимопроникновения молодежи преимущественно из пограничных локальных стад. В реке популяция обычно представлена множеством локальных стад, с обособленными у каждого из них местами размножения и последовательно совпадающими биотопами нагула и зимовки [8].

Смежные стада, как правило, обитающие в сходных условиях, не имеют стойких различий в биологических признаках и могут быть достоверно выделены только после анализа миграционных циклов рыб. Группы стад плёсов или экологических участков водохранилищ, напротив, часто различаются темпом роста особей, их упитанностью и рядом экстерьерных признаков. Все указанные группы стад и многие стада четко различаются по возрастному составу особей. Это связано с урожайностью молодежи, родившейся на разных нерестовых участках.

Локальное стадо неоднородно. В его состав входят особи всех возрастных групп, свойственных видовой популяции, имеющие значительные индивидуальные различия в биологических признаках, ритмах жизнедеятельности и стереотипах поведения. По сумме признаков все локальные стада во внутренних водоемах можно разделить на две большие категории: жилые и проходные рыбы.

На примере леща, судака, плотвы, окуня и других рыб обнаружено, что особи сходного физиологического состояния в массе способны группироваться в определенных зонах биотопа, образуя скопления, аналогичные описанным Н. В. Лебедевым [5] элементарным популяциям, но существующие сравнительно небольшое время. В подавляющем большинстве, особенно в зонах аккумуляции биомассы и местах зимовки, уловы рыбы каждого вида представлены в скоплениях разновозрастными и разновозрастными особями. Одновременно меченые особи в этих же скоплениях, пойманные вместе группами по 2, 3, 5 рыб, всегда очень сходны по размеру, массе и упитанности. Следовательно, скопления

образуются в результате подхода групп одноразмерных особей, близких по физиологическому состоянию и энергетическим возможностям. Однако на одном местообитании одновременно (особенно в период нагула) собираются разные группы и скопление по размерно-массовым и возрастным признакам в целом становится неоднородным. Скопления могут быть нерестовыми, нагульными и зимовальными. Они существуют временно и неустойчивы по численности особей. Очень часто, особенно в речных условиях, нагульные и зимовальные скопления образуются из оседлых рыб нижележащего стада и мигрирующих особей, пришедших из верхних участков, тогда как в озерных плёсах водохранилищ и озерах их составляют преимущественно мигранты из одного-двух смежных стад или только оседлые рыбы данного стада. Исследования на экологических полигонах [9] показали, что ядро скопления взрослых особей вида летом и зимой составляют преимущественно самки, а изменения численности связаны с подходом и уходом незрелых особей и самцов.

Весной основная масса фитофильных рыб сосредоточена в прибрежной полосе озерных плёсов и в притоках, где взрослые особи размножаются, а неполовозрелые нагуливаются, так как необходимая кормовая база здесь развивается раньше. Летом в прибрежье остается меньшая часть взрослых рыб, а скопления обнаруживаются в сублиторали и батии, вдали от берега. Осенью несколько увеличивается численность рыб в речных плёсах, но по-прежнему она остается высокой и в озерных плёсах. Это положение сохраняется зимой с более или менее резко выраженной тенденцией к смещению рыб в эстуарии речных плёсов и выходу их на расширенные участки.

У особей локального стада четко выражены три типа миграций: нерестовые, предзимовальные и вынужденные зимовальные (при падении уровня воды и заморах). Перемещения в нагульный период представляют собой пассивный скат в пределах „своей“ водной массы с местными подвижками в сторону скоплений пищи, или состоят из двух фаз — активной миграции к участку нагула (четвертый тип миграций) и затем местных перемещений в его пределах.

Производители посещают избранные ими нерестовые участки каждый сезон. Зарегистрированы повторные выходы одних и тех же меченых рыб ежегодно в течение 3—4 лет после мечения точно на тот участок нерестилища, часто очень небольшой по площади, где они были пойманы в первый раз.

Во время нагула взрослые особи стада всегда концентрируются в двух основных районах: вблизи нерестилищ и на значительном удалении от них. Удаленные скопления образуются уже через несколько дней после окончания икрометания. Составляющие их особи быстро совершают нагульную миграцию из литорали в глубь водоема, а затем, достигнув озерных зон аккумуляции биомассы, обитают там до начала зимы. Рыбы, оставшиеся после икрометания в районе нерестилищ, нагуливаются и при благоприятных условиях здесь же зимуют.

Сравнение размерного состава меченых рыб, вторично пойманных в периоды нагула на периферии и в центре ареала локального стада, дает основание говорить о миграциях в глубь водоема более крупных особей.

По данным обратных расчислений темпа роста этих рыб видно, что они имели значительно более высокие приросты длины тела в раннем возрасте, и в результате — лучший рост в целом.

Массовое мечение рыб на местах нагула в озерных зонах аккумуляции биомассы позволяет наблюдать, как осенью, после окончания нагула, часть рыб покидает озерные пастбища, поднимается в район нерестилищ и здесь, на более глубоких участках сублиторали, залегает на зимовку. Другая часть рыб зимует в озерных плёсах вблизи от мест летне-осеннего нагула, а к нерестилищам поднимается весной непосредственно перед икрометанием. По типу миграции эти рыбы сходны с озимыми и яровыми особями проходных осетровых и лососевых, описанных Л. С. Бергом [2]. Наличие озимых и яровых особей к настоящему времени установлено в локальных стадах многих карповых, окуневых, сельдевых и сомовых рыб [10].

Молодь (потомство стада) в зависимости от вида рыбы и экологических особенностей нерестовых участков либо ведет оседлый образ жизни на местах рождения (лещ), либо выносится течением (синец, окунь, налим, снеток, тюлька и др.), либо активно скатывается в озерный плёс (судак). В водохранилище озерного типа даже у пелагических рыб большинство молоди, как правило, не выносится за пределы ареала взрослых особей. Этому способствуют суточные вертикальные миграции молоди, благодаря которым она попеременно оказывается в потоках противоположного направления (поверхностные и придонные компенсационные течения, циклональные и антициклональные круговороты).

Если ритм суточных вертикальных миграций нарушается и молодь постоянно находится в каком-то одном потоке, возможность ее уноса от мест рождения увеличивается. Однако известно, что поверхностные и придонные течения, многократно меняя направление при разных ветрах и при взаимодействии со дном, территориально ограничивают перемещения озерных масс воды или после цикла дрейфа вновь возвращают их в первоначальный район. Вместе с водой возвращаются и унесенные из этого района планктон и молодь рыб.

Наиболее интенсивен вынос молоди в условиях постоянного стокового течения реки или руслсового водохранилища. Значительная часть ее безвозвратно уходит из стада, являясь фондом, за счет которого происходит освоение новых ареалов и пополнение нижележащих водоемов. При совместном использовании кормовых и зимовальных участков увеличивается возможность временного смешения соседних стад, но к широкому взаимообмену особями это не приводит, ибо следующей весной все вновь оказываются строго обособленными на своих нерестилищах.

Величина ареала, занятого стадом, не остается постоянной, а испытывает значительные сезонные и многолетние колебания. Наиболее компактно стадо размещено весной, а во время зимовки оно занимает максимальную акваторию.

Локальное стадо сохраняется до тех пор, пока существует его репродуктивный биотоп. В процессе освоения ареала четко определяются миграционные пути, стереотипы поведения и ориентации у внутростадных

биологических группировок. Этим обеспечивается целостность ареала стада, а специализация отдельных скоплений и стай в питании и их дифференциация в отплавлении других жизненных функций служат механизмами, с помощью которых наиболее полно осваивается среда и достигается максимально возможный в данных условиях уровень воспроизводства.

Большинство группировок рыб, описанных в литературе под названиями „локальная популяция“, „биологическая группа“, „местная популяция“, „обособленная популяция“, „раса“, как территориальные группировки представляют собой или крупные стада, или группы стад, а называемые „стадами“ группировки кильки, сардины и ряда других рыб на самом деле — явно группы локальных стад. Множеством мелких скоплений озимых и яровых особей представлены внутривидовые биологические группировки в волжских стадах осетра. Частными случаями скоплений, образующихся за счет близких по составу групп особей и стай, только в очень стабильных условиях, на однородных биотопах нагула и зимовки, являются элементарные популяции, описанные Н. В. Лебедевым [5].

Территориальные группировки разных рангов — семьи, колонии, стада, элементарные популяции, экологические популяции, географические популяции — известны у большинства животных. Из них колонии, стада и элементарные популяции соответствуют введенным нами категориям — скопление—стая, экологические популяции — стаду, географические популяции — группе стад региона.

В зависимости от качества и взаиморасположения освоенных триад биотопов все многообразие миграционных циклов особей локальных стад в мировой фауне можно свести к пяти основным типам: „сельдевому“, „лещевому“, „лососевому“, „плотвичному“ и „угревому“, условно названными так по видам рыб, на которых тот или иной тип был изучен наиболее полно [10].

Популяция I типа (локальное стадо, группа локальных стад) постоянно обитает на относительно изолированном участке озера, водохранилища или моря и перемещается в пределах этого участка по сложной траектории (рис. 3, 1). Относительная изоляция популяций во многих зонах ареала обеспечивается наличием условий для размножения, нагула и зимовки особей вида и спецификой гидродинамического режима данного участка водоема (наличие циркуляционных течений). Популяции I типа не совершают активных миграций, но могут перемещаться на большие расстояния, дрейфуя с течениями и отправляя основные жизненные функции на тех или иных участках кольца дрейфа в сезоны и сроки, обусловленные ритмами их созревания и биологической активности. Этот тип миграций характерен для многих видов сельдевых, карповых и сиговых рыб, имеющих пелагическую икру и обитающих в толще воды открытых плёсов водоемов.

Группировка особей II типа территориально использует для размножения участок литорали водоема, а нагуливается и зимует на смежных с ним биотопах сублиторали и батии, не заходя в притоки (рис. 3, II). У производителей четко выражена нерестовая миграция из глубины

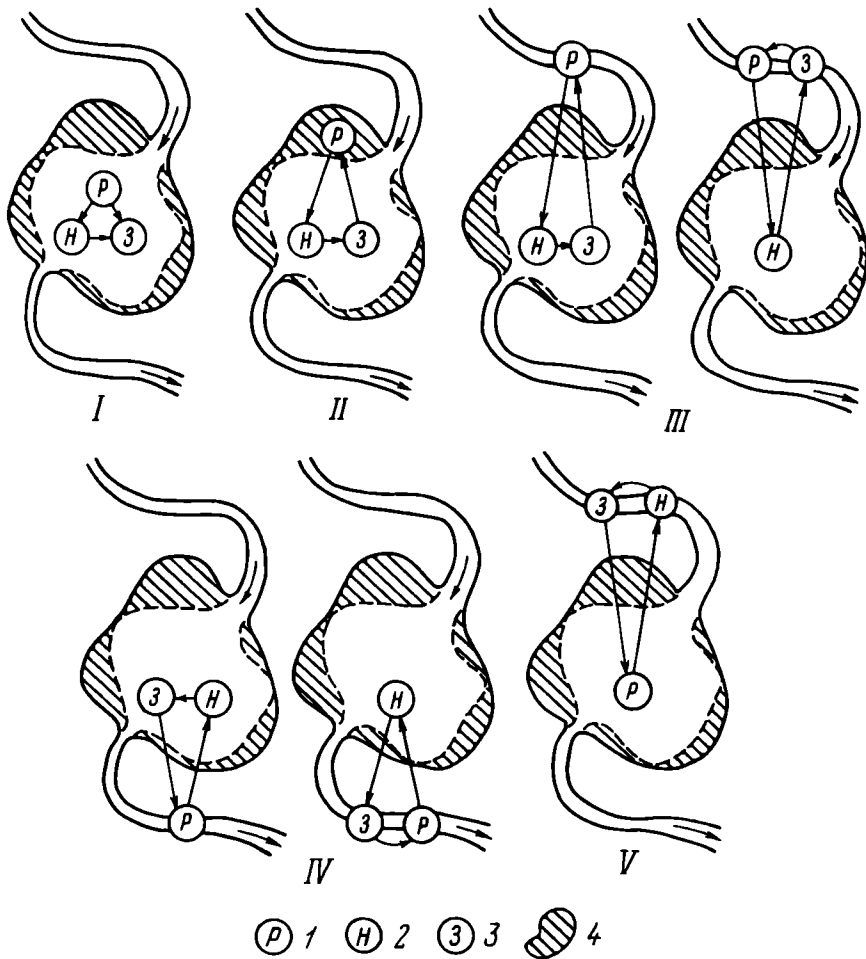


Рис. 3. Типы (I–V) миграционных циклов у рыб в системе река–озеро (водохранилище, море).

1, 2, 3 – репродуктивный, нагульный и зимовальный биотопы; 4 – литораль.

в прибрежье, ориентированная по градиентам температуры, солености и, возможно, комплексу химических веществ, характеризующих „запах“ репродукционного биотопа. С производителями на нерестилища часто подходят неполовозрелые особи – их миграция является нагульной, так как в прогретой литорали весной, как правило, больше пищи.

После икротетания производители постепенно перемещаются на нагульные биотопы батиали. Первыми репродукционный биотоп покидают активные мигранты. Молодь задерживается в литорали до осени и затем уходит на зимовку в сублитораль. Нагульные и предзимовальные перемещения особей на биотопах батиали и сублиторали у локальных стад с данным типом миграционного цикла невелики по расстоянию, могут

быть разнонаправленными и у разных скоплений происходить не синхронно во времени.

При зимнем (летнем) локальном дефиците кислорода в ряде озер и водохранилищ, подверженных сильному антропогенному воздействию, часто наблюдаются вынужденные массовые миграции рыб, носящие характер „бегства” и направленные в стороны от заморной водной массы, обычно от верховьев плёсов к центру водоема, а в водохранилищах — в приплотинную зону верхнего бьефа с возможным скатом части особей в нижний бьеф.

II тип миграций наблюдается у особей многих локальных стад фитофильных и псаммофильных карповых, окуневых, сиговых, сомовых, тресковых и других рыб.

III тип миграционных циклов свойствен яровым особям локальных стад проходных и полупроходных рыб (рис. 3, III). В эту категорию объединяются как классические мигранты (лососевые, осетровые и некоторые сельдевые), преодолевающие при входе в реки солевой барьер, так и мигранты из локальных стад туводных рыб. Общим для них является исторически или генетически закрепленная резкая пространственная удаленность репродукционных биотопов от мест нагула, определяемая повышенной требовательностью производителей к качеству и степени стабильности условий на нерестилищах и отсутствием этих условий в основном водоеме, используемом для нагула.

Эти рыбы, за которыми можно с полным правом сохранить название проходных, ежегодно или через интервал в несколько лет 1 раз в жизни или многократно совершают массовые преднерестовые миграции в реки к местам размножения, а после икрометания — столь же массовые, но часто растянутые во времени, преднагульные миграции. У моноциклических рыб с одноразовым нерестом последние у производителей отсутствуют, а миграционный цикл составляет покатная нагульная миграция молоди, ее зимовальные перемещения в основном водоеме и анадромная преднерестовая миграция взрослых зрелых рыб к местам икрометания, расположенным в верхнем, среднем или нижнем течении рек.

Подвариантом III типа миграций является перемещение озимых экологических групп локальных стад проходных рыб, размножающихся весной, но заходящих в реки, в районы репродуктивных биотопов, осенью предыдущего года.

IV тип миграционных циклов характерен для ряда местных популяций проходных рыб озер и водохранилищ с рыбопропускными сооружениями, освоивших репродукционные биотопы в реках, вытекающих из нагульного водоема (рис. 3, IV). Эти рыбы совершают преднерестовую миграцию вниз по течению реки, а после икрометания возвращаются на озерные нагульные биотопы, где обитают до следующего нереста. В локальных стадах здесь также обнаружены группы озимых особей, уходящих в район нерестилищ осенью, т. е. совершающих зимовально-нерестовую миграцию.

Молодь этих рыб по достижении определенных размера и возраста мигрирует вверх по реке и постепенно проникает в основной водоем,

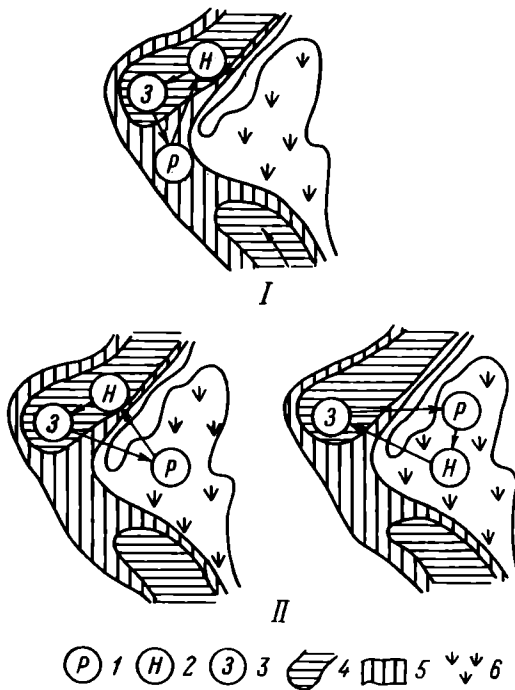


Рис. 4. Типы (I—II) миграционных циклов в системе река—пойма.

4 — углубления русел; 5 — перекаты; 6 — затопленная пойма. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

где затем оседло живет до наступления половой зрелости. IV тип миграций описан пока в основном только для ряда видов карповых рыб.

V тип миграций характерен для речных угрей, репродукционные биотопы которых находятся в море, а нагульные и зимовальные — в пресных речных и проточных озерных водах. Кроме европейского *Anguilla anguilla* (L.), японского (*A. japonica* Temm. et Schl.) и американского (*A. anguilla rostrata* Re Suenr) речных угрей этот тип миграций обнаружен также у представителя индийских угреобразных рыб — *Phisodonophis boro* (Ham et Buch). Известно, что личинки речного угря от морских нерестилищ течениями приносятся к устьям рек, проходят метаморфоз и затем поднимаются в реки, где обитают до наступления половой зрелости, после чего совершают катадромную миграцию из рек в море, участвуют в икрометании и погибают [6, 12].

В системе река—пойма (рис. 4) обнаружены только два типа миграций.

I тип миграций жилых речных рыб присущ реофилам, размножающимся на биотопах перекатов, нагуливающимся и зимующим в углублениях русел, заливах и водоемах придаточной системы, расположенных ниже по течению.

В зависимости от гидрологических условий участка реки молодь может быть пассивно разнесена на более удаленные от репродукционного биотопа нижележащие нагульные участки, что значительно увеличит протяженность их будущих преднерестовых миграций вверх.

II тип миграций свойствен жилым лимнореофильным рыбам, использующим в качестве репродукционных биотопы заливаемой во время половодья поймы, покрытые луговой или земноводной растительностью. Здесь же отнерестившиеся производители и неполовозрелые особи осуществляют нагул, если пойма находится в залитом состоянии более или менее длительное время, или рыба сразу скатывается в русло реки, где обитает до очередного подъема уровня воды.

Перечисленные типы миграционных циклов характерны для ихтиофауны в целом и проявляются вне зависимости от географического положения ареала популяций.

Эта типизация исключает установившуюся в литературе двойственность терминологических понятий: в природе существуют только проходные и жилые рыбы, и нет полупроходных и частично жилых. Категория так называемых полупроходных рыб искусственна, равно как и противопоставление морских проходных рыб пресноводным.

Важным фактом нужно считать наличие в популяциях проходных рыб внутренних водоемов озимых и яровых форм, ранее описанных только для осетровых и лососевых. Они уже обнаружены в нерестовых популяциях многих исследованных видов карповых и окуневых рыб и, являясь отражением внутривидового полиморфизма, способствуют повышению устойчивости популяций к негативному воздействию среды. Конкретно это проявляется в расширении набора нерестовых площадей и в повышении эффективности размножения за счет одновременного икротетания на лучшем репродукционном биотопе, в освоении большого набора нагульных биотопов и рассредоточении в период зимовки, что снижает вероятность гибели особей стада при заморах, от переохлаждения, болезней и других причин.

Существование в нерестовых популяциях озимых и яровых особей, видимо, закреплено наследственно и свойственно оно только проходным рыбам локального стада, нагульные биотопы которых значительно удалены от репродуктивных. Об этом косвенно свидетельствуют различия в соотношениях численности тех и других у локальных стад, находящихся в условиях разной обеспеченности репродуктивными биотопами.

Наличие в локальных стадах оседлых и мигрирующих (проходных) рыб в целом также необходимо рассматривать как исключительно важное приспособление популяций к существованию в изменчивых условиях. При этом проходные рыбы, видимо, функционально отвечают за сохранение генофонда популяции и расселение особей, а оседлые — способствуют поддержанию ее высокой численности.

Вопрос о степени консервативности наследования соответствующих признаков в потомстве проходных, оседлых, озимых и яровых особей локального стада еще требует своего решения путем специальных исследований. Однако уже имеется ряд интересных данных, в той или иной степени раскрывающих суть этой важной проблемы.

Так, наблюдения на зарегулированных реках, превращенных в каскады водохранилищ, показывают, что в результате резкого изменения условий из популяции стенобионтных реофильных и лимнофильных рыб выпадают только оседлые группировки, а проходные продолжают существование в притоках (осетровые, хариусовые, голавль, елец, подуст). Более эврибионтные проходные виды, например каспийская вобла в Мингечаурском водохранилище [1] и малый тупорылый осетр в водохранилище Холиок на р. Коннектикут [13], образовали местные популяции, дав оседлых рыб.

Каспийская селька, азовская тюлька и игла-рыба образовали высокочисленные оседлые популяции в водохранилищах Волги и Дона [7], а оседлая белозерская корюшка путем катадромных миграций заселила водоемы Средней Волги [3]. Малейшее изменение условий на репродукционных биотопах в лучшую сторону сразу вызывает ответную реакцию проходных резервантов. Так, образование на открытых участках литорали Рыбинского водохранилища песчаных пляжей быстро привело к появлению на них оседлых популяций ельца [11]. Многочисленные примеры взаимопереходов проходных рыб в оседлые и обратно показывают лососевые [6].

Все это косвенно свидетельствует о том, что свойственный виду полиморфизм в той или иной степени наследственно закреплен у каждой особи нерестовой популяции, а степень его реализации определяется конкретными условиями на триадах биотопов в ареалах локальных стад.

Проведенные исследования позволили однозначно прийти к выводу, что управлять нужно локальными стадами, обитающими на конкретной триаде биотопов (а не населением водоемов в целом), поддерживая на этих биотопах оптимальные условия жизнедеятельности особей на всем протяжении их жизненного цикла.

Величина освоенной акватории и протяженность миграционных циклов особей у разных локальных стад различны. Неодинаковы структура и воспроизводительная способность разных стад. Существенно варьируют по кормности освоенные ими нагульные биотопы, а условия в ареале в целом зависят от силы антропогенного воздействия. Поэтому разработке конкретных программ управления должен предшествовать отбор в водоеме стад, способных по комплексу признаков в сжатые сроки и с минимальными затратами повысить свою рыбопродуктивность. Бессмысленно управлять численностью локальных стад, обитающих в приплотинных районах ГЭС с большим скатом молоди в нижний бьеф и на других участках водоемов с экстремальными условиями.

Очевидно, что стратегия и тактика управления будут иметь свои особенности в водоемах разного целевого назначения. По этому признаку все внутренние водоемы целесообразно подразделить на заповедники, заказники и водоемы общего пользования.

Статус водоемов-заповедников определен достаточно четко — основное назначение их сохранить неизменным генофонд флоры и фауны и предотвратить исчезновение редких видов.

Рыбохозяйственной эксплуатации эти водоемы не подлежат. Однако рыбоводная помощь охраняемым популяциям по линии природоохранных мероприятий должна быть предусмотрена.

Заказники — водоемы с ограниченным водопользованием (а их большинство) должны разделяться в зависимости от цели режимного регулирования на водоохранные, рекреационные и рыбопродукционные. Все они подлежат рыбохозяйственной эксплуатации, но в разных масштабах.

На водоемах-заказниках, главная задача которых — сохранение нужного качества воды, используемой в целях питьевого и других видов водоснабжения, сопутствующее рыбное хозяйство ограничено в своих действиях поддержанием численности ихтиофауны и съема рыбопродукции на уровне, исключающем повышение эвтрофирования водоема, ведущего к ухудшению качества воды.

На водоемах-заказниках рекреационного назначения основные усилия должны быть направлены на сохранение и воспроизводство эффективной для любительского рыболовства численности спортивных рыб и создание комфортных условий для отдыха населения. Государственное и колхозное рыбные хозяйства должны здесь специализированно использовать запасы неспортивных рыб, например фито- и планктофагов, оказывая им необходимую рыбоводную помощь.

Водоемы-заказники целевого рыбохозяйственного назначения призваны обеспечить максимальный съем рыбной и другой биологической продукции за счет полного использования популяциями гидробионтов имеющихся и формируемых кормовых ресурсов с исключением негативного влияния других водопользователей.

Водоемы общего пользования необходимо рассматривать как неорганизованную форму заказников, еще не прошедших стадии нормализации отношений между основными водопотребителями и выделения основного водопользователя.

Рыбное хозяйство на внутренних водоемах может развиваться по охотничьему, животноводческому и смешанному типам.

Охотничий тип определяет получение рыбной продукции в виде резерва половозрелых особей от каждой видовой популяции ихтиоценоза, формируемого в водоеме естественным и рыбоводным путями. Этот тип в настоящее время характерен для большинства эксплуатируемых гидрозкосистем.

Наиболее перспективный животноводческий тип ведения рыбного хозяйства направлен на вылов интенсивно разводимого приплода в моменты кульминации его ихтиомассы и резерва старшевозрастных рыб при сохранении в водоеме или на фермах элиты производителей.

Описанные выше закономерности экологического районирования биотопных структур и локализации стад рыб открывают возможности одновременного использования крупных внутренних водоемов для создания рыбных хозяйств охотничьего и животноводческого типов, рекреационных и водоохранных заказников, т. е. вести на них смешанное многоотраслевое хозяйство.

Разработка и реализация локальных программ управления рыбопродуктивностью должны основываться на достаточно полном знании местных условий и особенностей жизненных циклов отобранных для управления популяций рыб.

Управлять нужно в первую очередь набором видовых популяций местных рыб, уже адаптированных к условиям существующих на участке триад биотопов, а не пытаться заменить их акклиматизируемыми видами, хотя они по своим продукционным показателям, на первый взгляд, могут считаться более выгодными. Дело в том, что аборигены в сформированных экосистемах не уступают вселенцам свои экологические ниши, а свободных ниш здесь очень немного.

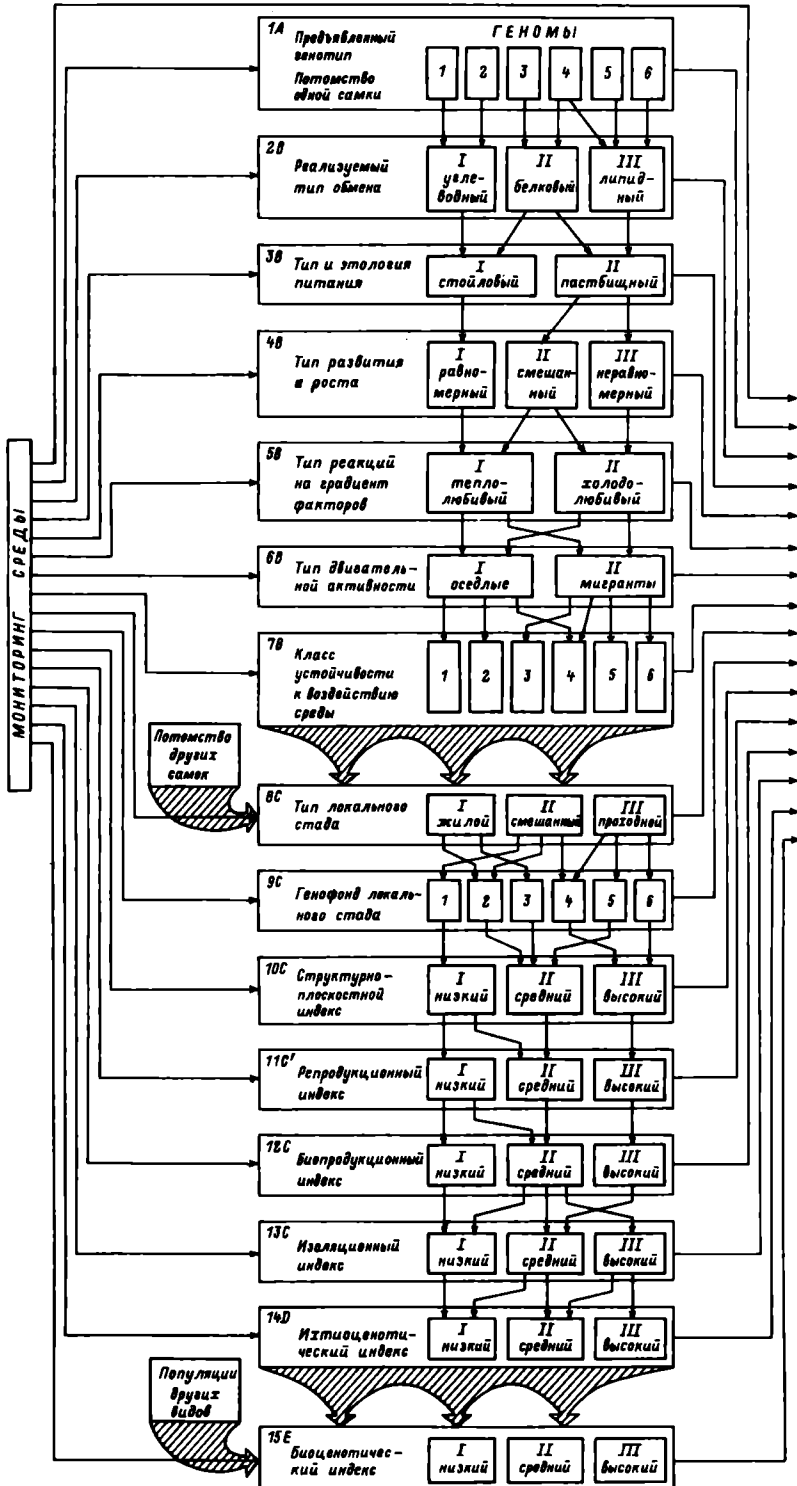
Для широкомасштабного управления следует подбирать поликультуры аборигенов, уже показавших в водоеме возможность достижения при благоприятных сочетаниях условий высокой численности. Эти поликультуры должны обязательно включать в себя комплекс популяций фитофагов, планктофагов, бентофагов и хищников с целью наиболее полной утилизации всех имеющихся и формируемых резервов пищи.

В настоящее время существующими методами уже возможно оценить биопродукционную емкость нагульных биотопов локальных стад рыб, узнать фактическую плотность особей, использующих эти биотопы для создания полезной человеку икhtiомассы, и на основе этих исходных данных определить масштабы помощи популяциям, необходимой для достижения в освоенном ими ареале соответствия между количеством пищи и численностью потребителей.

Основные по объему, набору способов и затратам рыбохозяйственные мероприятия должны быть направлены на реконструкцию литорали водоемов и притоков, т. е. на те комплексы биотопов, которые отвечают за начальные наиболее уязвимые звенья формирования численности поколений, выполняя функции „родильных домов“, „яслей“ и „детских садов“. Именно здесь наблюдается наибольшая смертность потомства, приводящая к недонасыщению потребителями основных нагульных биотопов.

В рыбохозяйственном ареале локального управления уже имеется набор эффективных способов, прошедших опытную проверку. К ним, в частности, относятся сравнительно недорогие управляемые нерестилища на обвалованных участках литорали, системы прерывистых дамб-маршей, за которыми восстанавливаются разрушенные волнобоем нагульные участки и убежища для ранней молодежи, нерестовые поля из отходов синтетических материалов, компенсирующие недостаток нерестовых субстратов, нерестовые панели из пенобетона и многие другие. Важно правильное территориальное размещение комплекса этих средств и соблюдение норм их эксплуатации.

К сожалению, в рыбном хозяйстве еще допускается значительное распыление сил и средств, призванных улучшить условия воспроизводства рыб. Нигде согласованно не выполняется весь комплекс мер по обеспечению нормального прохождения рыбой всех этапов жизненного цикла: одно мероприятие осуществляется на одном участке водоема, другое — на другом, и это исключает получение ожидаемого эффекта.



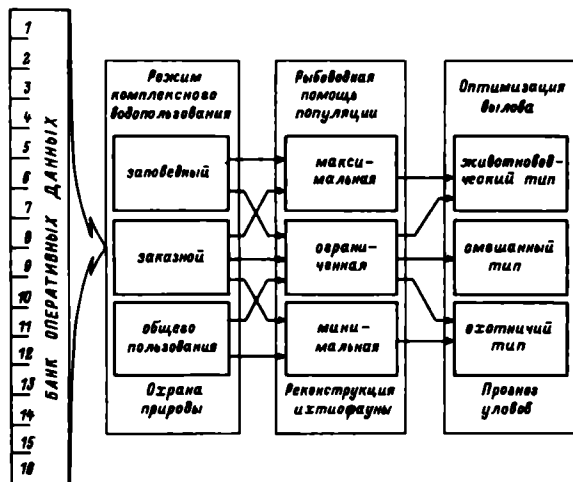


Рис. 5. Необходимые характеристики и схема сбора информации для разработки основ управления рыбопродуктивностью.

Возраст и ранг объекта исследования: *A* — от икринки до малька; *B* — от личинки и старше; *C* — все особи локального стада; *C'* — все половозрелые особи локального стада; *D* — все типы локальных стад данного вида в водоеме; *E* — локальные стада популяций разных видов. Остальные объяснения в тексте.

Не внедряется в практику как важнейшая организационная мера достаточно хорошо разработанное положение о местных рыбохозяйственных производственных объединениях, призванных под единоначальной ответственностью обеспечить для объектов управления весь круг хозяйственной деятельности по созданию, охране и эксплуатации запасов и реализации получаемой продукции.

Важным дополнительным источником рыбной продукции может стать развитие аквакультуры на базе отчлененных участков литорали, не используемых для воспроизводства основных популяций ценных рыб и не затрагивающих интересы других водопотребителей.

В управляемых рыбхозах этого типа возможна интенсификация специализированного производства ихтиомассы высокого качества за счет направленного выращивания быстрорастущих ценных видов рыб, отбираемых путем селекции и гибридизации, без затрат на это дефицитных участков суши, продукции сельского хозяйства и без нанесения вреда рекреации, энергетике, судоходству.

Возможности для развития специализированных рыбоводческих и племенных ферм на озерах и водохранилищах поистине огромны, так как мелководная литораль во многих из них занимает более 10—40% акватории.

Доказана и во многих странах мира успешно освоена система совместного с рыбой разведения на литоральных товарных фермах водоплавающей птицы, пушного зверя, одновременное использование их

для сельского и рыбного хозяйства, например по технологии „водного пара“.

Массовое внедрение системы районированного управления рыбопродуктивностью внутренних водоемов требует интенсификации разработки ряда важных направлений, гидроэкологических исследований и дальнейшей консолидации усилий науки и практики.

Схема исследовательского процесса, имеющего конечной целью создание функциональных программ рыбохозяйственных мероприятий по управлению рыбопродуктивностью водоемов, включает три группы блоков экологической информации – организменный, популяционный и биоэкологический (экосистемный), банк оперативных данных и 3 блока управления (рис. 5).

В 1-й группе содержатся 7 блоков (программ) специализированных исследований жизнедеятельности особей в контролируемых условиях среды с паспортизацией интегральных количественных показателей их способности реализовать в онтогенезе наследственные возможности развития и роста.

Исследованиями в рамках 1–7-й программ блока онтогенеза охватываются все возрастные группы особей вида по принципу синхронного анализа состояния строго паспортизированных особей.

В 1-й блок группы включается цикл эколого-генетических разработок, направленных на определение набора генотипов, предъявляемых среде для реализации парами (гнездами) производителей.

Исследования во 2-м блоке отвечают на вопрос о преобладающих типах обмена веществ (углеводный, липидный, белковый) у разных по качеству особей потомства в конкретных условиях эксперимента и водоема.

В 3-м блоке формируются обобщенные количественные характеристики типов и этологии питания особей с учетом их исходной разнокачественности (стойловый и пастбищный типы, с разными расходами энергии на поиск и принятие пищи, тратами на обмен и рост).

4-й блок обеспечивает получение обобщенной информации о типах развития и роста особей в этих условиях (стационарный, нестационарный и смешанный типы роста, варианты скорости развития).

5-й блок определяет спектр адаптаций особей к ведущим факторам абиотической среды (температура, pH, течение и др.).

В 6-м блоке исследуются типы двигательной и миграционной активности у жилых, проходных, озимых и яровых рыб.

7-й блок отвечает за получение классифицированных данных об устойчивости особей, отличающихся по набору маркеров из блоков 1–6, к болезням и экстремальным действиям среды.

Обобщенные характеристики индивидуальной изменчивости особей от сеголетка (икры, личинки, малька) и старше интегрируются на уровне второй группы блоков (8–13), определяющих качество и функционирование видовых популяций.

8-й блок обеспечивает получение информации о типах локальных стад рыб – элементарных единицах управления (соотношения проходных и жилых особей разного качества, занятый ареал).

9-й блок содержит данные о спектре генотипической разнокачественности особей локального стада, реализованном в условиях данной триады биотопов (репродукционные, нагульные и зимовальные).

В 10–12-м блоках определяются соответственно структурно-плотный, репродукционный и биопродукционный индексы локальных стад разных типов, занимающих в водоеме разные триады биотопов.

13-й блок позволяет получить изоляционные индексы локальных стад (оценить степень оседлости и относительной изолированности особей, масштабы их утечки и проникновения в другие стада и экосистемы).

Обобщенные количественные представления о типах, структуре и классах продуктивности локальных стад интегрируются на уровне ихтиоценоза (всех локальных стад видовых популяций) и экосистемы водоема в целом (взаимодействующего сообщества растений и животных).

В 14-й блок включается цикл исследований, имеющих конечной целью получение обобщенных в виде ихтиоценологических индексов данных о роли и месте по энергетике и силе взаимосвязей набора конкретных местных популяций (локальных стад) в сообществе рыб водоема.

В 15-м блоке интегрируется информация об экосистемных индексах популяций разных видов рыб, дающих количественные представления об энергетической роли этих популяций в общем балансе экосистемы, степени освоения биотопов водоема, силе воздействия и зависимости от других популяций растений и животных.

Информация, полученная при разработке всех 15 блоков, аккумулируется в банке оперативных данных в виде системы рабочих программ, позволяющих рассматривать разновариантные задачи в 3 блоках управления: 1) комплексного водопользования и природоохранных мероприятий (заповедники, заказники и водоемы общего пользования); 2) масштабов и качества рыбоводной, мелиоративной и охранной помощи нуждающимся популяциям (локальным стадам); 3) прогнозирования величины и организации оптимального съема рыбопродукции при эксплуатации экосистемы в животноводческом, охотничьем или смешанном режимах.

Важным и обязательным компонентом схемы, связанным с отдельными блоками (программами) должен быть мониторинг среды, включающий в себя получение: 1) побиотопных характеристик распределения, динамики и связей гидрофизических и химических полей (температура, течение, биогенные элементы, кислород, углекислота и пр.); 2) количества, качества и скорости трансформации продукции растений и животных (микро- и макрофлора, простейшие, фитопланктон, зообентос) и обобщенных индексов состояния, устойчивости, агрегированности, взаиморасположения и степени обилия в водоеме типичных биотопных структур.

Каждый блок (программа исследований) схемы системой вероятностных связей соединен с соседними, что позволяет оценить преемственность информации и уровня глубины разработки соответствующих программ.

Качество конечного результата (эффективности управления) зависит от степени реализации всех исследовательских программ и получения в каждой из них набора признаков, количественно описывающих ход изучаемого процесса.

По мере накопления информации закономерны совершенствование блок-схемы по качеству, количеству и содержанию рабочих программ, дальнейшая конкретизация содержания мониторинга среды, разработка системы банковых операций и программ управления рыбопродуктивностью.

В результате реализации обоснованного блок-схемой системного анализа адаптационных свойств особей и популяций в целом ожидается значительное ускорение разработки теоретических основ управления рыбопродуктивностью природных гидрэкосистем и внедрение в практику комплексного водопользования конкретных программ управления.

Использование принципа регулирования численности популяций ценных видов через управление продуктивностью их отдельных локальных стад открывает возможность более четкого планирования рыбоводных мероприятий, внедрения для разных стад одного водоема наиболее эффективного в местных условиях типа рыбного хозяйства, проведение рыбохозяйственной реконструкции водоема в полном объеме поэтапно сначала для одних, затем для других групп локальных стад, что значительно ускорит получение эффекта от реализации мероприятий и позволит избежать распыления сил и средств.

Таким образом, общая программа рыбохозяйственных мероприятий должна состоять из серии локальных программ, тесно увязанных с местными условиями и четко определенным конечным результатом работы, выраженным в величинах прироста рыбной продукции.

Рыбохозяйственные мероприятия, выполняемые водопользователями для компенсации ущерба, наносимого их отраслью биологической системе водоема, должны быть органической частью общей программы мероприятий, направленных на поддержание надежности ее функционирования и повышение съема биопродукции.

Масштабы долевого участия водопользователей в решении генеральной задачи определяются в зависимости от силы вносимого ими негативного воздействия.

Это воздействие может приводить к гибели экосистемы, либо полностью или частично нарушать условия воспроизводства популяций ценных гидробионтов.

Примеры полной гибели экосистем имеют место при использовании водоемов или их участков как резервуаров для промышленных и бытовых стоков, сброса теплых вод ТЭС и АЭС и работы ГАЭС. Наносимый ущерб в этом случае максимален, его компенсация должна достигаться искусственным разведением рыбы в аквакультуре в объеме, не меньшем потенциальных рыбопродукционных возможностей разрушенной экосистемы. Критерием эффективности компенсационных мероприятий в данном случае будет величина полученной к заданному сроку рыбной продукции с запланированными видовым составом и товарной массой особей.

Полное нарушение условий воспроизводства ценных рыб наблюдается при гидростроительстве на реках, богатых реофильной фауной, неспособной размножаться, питаться и зимовать в слабопроточной воде. В основном это местные лососевые, осетровые и карповые рыбы, ранее дававшие высокоценную, но небольшую по величине продукцию.

Компенсация ущерба, наносимого популяциям ценных промысловых рыб, может осуществляться разведением в аквакультуре или эквивалентным увеличением продуктивности популяций других видов, способных существовать в измененных условиях при помощи человека. Значительно чаще негативное воздействие затрагивает только один из элементов жизнедеятельности популяции.

В большинстве случаев в первую очередь нарушаются условия размножения рыб из-за разрушения нерестилищ, резких изменений режима на них, исключения возможности прохода производителей и ската на места нагула воспроизведенного ими потомства. Как правило, эти нарушения могут быть устранены выполнением набора обязательных мероприятий, заключающихся в зависимости от силы негативного воздействия в простейшей мелиорации, рыбозащите, создании рыбопропускных сооружений управляемых нерестилищ, нерестово-выростных хозяйств, их комплексов или в полной реконструкции литорали. В принципе современными средствами устраняемы также и нарушения в условиях нагула и зимовки рыбы.

Критерием оценки эффективности проводимых рыбохозяйственных компенсационных мероприятий при восстановлении условий размножения, нагула и зимовки ценных рыб должна служить величина их вклада в повышение рыбопродуктивности экосистемы, выраженная в единицах реально полученной дополнительной продукции, а не в объемах капиталовложений, как это практикуется в настоящее время.

В тех случаях, когда в качестве компенсационного мероприятия утверждается строительство рыбопропускного сооружения, критерием эффективности его работы может быть число пропущенных вверх производителей, но только там, где достоверно установлена полная обеспеченность их нерестилищами, приняты меры по предотвращению обратного ската рыбы после выхода в верхний бьеф и предусмотрена защита молоди от гибели в турбинах и на водосливе.

Критерием эффективности работы построенного в порядке компенсации ущерба рыбозащитного сооружения на водозаборе могут служить отсутствие рыбы в системе водопотребления или расчетная величина сохраненного промыслового запаса. Если полная защита не достигнута и данный фактор смертности не является для популяции решающим, как временная мера допустима дополнительная рыбоводная компенсация ущерба в объеме, соразмерном уничтожаемому промысловому запасу.

Должна быть полностью исключена порочная практика компенсации ущерба межведомственными перекидками средств без выполнения водопользователями конкретных мероприятий по охране и воспроизводству рыбных запасов.

Исключительно важными в связи с резкой интенсификацией развития производительных сил страны на период до 2000 г., определенной

решениями партии и правительства, представляются разработки и реализация мер по предотвращению возможности нанесения ущерба рыбному хозяйству при комплексном водопользовании или снижению силы его негативного воздействия.

Результаты исследований в области экологического районирования показывают, например, возможность расположения водозаборов и сброса отработанных вод в малонаселенных гидробионтами участках и зонах, имеющих в каждом водоеме. Это сразу предопределяет меньшую вероятность попадания рыбы в будущие водозаборные сооружения и гибель ее в целом от антропогенного воздействия.

При планировании берегоукрепительных и дноуглубительных работ на водохранилищах можно предусмотреть одновременную с этими работами мелиоративную подготовку и рыбохозяйственную реконструкцию литорали (сооружение обвалованных управляемых нерестилищ, рыбо-сборных и рыбоотводных каналов, резерва зимовальных ям и т. д.) с меньшими затратами.

При согласовании действий из противоречия в содружество может превратиться добыча в рыбохозяйственных водоемах нерудных полезных ископаемых, если она будет спланирована с одновременной отсыпкой нужных рыбному хозяйству дамб-маршей для формирования защищенных от волнобоя участков мелководий, дамб обвалованных водоемов, рыбоотводных каналов и зимовальных ям.

Таким образом, накопленный гидробиологической и рыбохозяйственной наукой опыт позволяет уже в ближайшее время перейти к существенной интенсификации рыбохозяйственного использования внутренних водоемов.

Резкое увеличение съема рыбной продукции возможно здесь путем перевода рыбного хозяйства на более высокий по сравнению с современным уровень индустриального производства ихтиомассы нужного качества за счет имеющихся и формируемых трофических энергоресурсов природных и искусственных экосистем.

Переход на региональное управление рыбопродуктивностью отдельных локальных стад ценных рыб позволит исключить многие противоречия комплексного водопользования и повысить эффективность рыбохозяйственных мероприятий по воспроизводству и использованию рыбных запасов внутренних водоемов.

По мере накопления опыта локального управления численностью и качеством особей ценных рыб открываются перспективы дальнейшего совершенствования системы и средств управления рыбопродуктивностью, так как локальные индустриальные рыбохозяйственные комплексы явятся необходимой опытно-производственной базой для проверки и внедрения новых научных разработок.

Литература

1. *Аббасов Г. С.* Ихтиофауна основных пресноводных водоемов Азербайджана // *Вопр. ихтиологии.* 1980. Т. 20, вып. 4.

3. Берг Л. С. Яровые и озимые расы проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.; Л., 1953.
4. Иванова М. Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск, 1982.
4. Кудерский Л. А. О путях развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах (озерах, реках, водохранилищах) // Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1974. Т. 87.
6. Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М., 1967.
6. Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., 1971.
7. Поддубный А. Г., Юданов К. М., Малинин Л. К., Стрельников А. С., Лапицкий И. И. Плотность рыбного населения открытых плёсов водохранилищ Волги и Дона // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. М., 1985. (Биологические ресурсы гидросферы и их использование).
8. Поддубный А. Г. О степени устойчивости ареала локального стада рыб // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
9. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971.
10. Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М., 1987.
11. Рыбинское водохранилище. Л., 1972.
12. Шмидт П. Ю. Миграции рыб. М.; Л., 1947.
13. Taubert B. D. Reproduction of shorthose sturgeon (*Acipenser brevirostrum*) In Holyoke Pool, Connecticut River Massachusetts // Copeia. 1980. N 1.

Г. А. Виноградов

ПРОЦЕССЫ ИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ У ПРЭСНОВОДНЫХ КОСТИСТЫХ РЫБ

Изучение влияния различных абиотических факторов на ионообменные процессы, которые обеспечивают осмотический, солевой и кислотно-щелочной гомеостаз внутренней среды, имеет особое значение для пресноводной аутоэкологии. Можно без преувеличения констатировать, что „пресноводность“ обеспечивается достаточно высоким развитием и согласованной работой транспортных и экскреторных систем эффекторных органов.

Проблема происхождения пресноводной фауны давно привлекала внимание многих исследователей [1, 6, 13, 23, 30, 38, 41, 56, 66, 70]. Основные выводы относительно эволюции пресноводной фауны сформулированы на основании изучения осмотического давления, концентраций Na и Cl во внутренних жидкостях и особенностях обмена этих ионов у рыб и беспозвоночных. Возможно, что концепции, обоснованные в этих исследованиях, достаточно полно отражают суть проблемы. Однако остается без должного внимания круг вопросов, связанных с поддержанием гомеостаза других, не менее биологически значимых, чем Cl и Na, элементов, таких как Ca, K и Mg. Пресные воды отличаются от морских исключительным разнообразием солевого состава, содержанием отдельных ионов, pH, большими сезонными и быстрыми в геологическом времени изменениями гидрохимических показателей. Поэтому можно вполне обоснованно рассматривать эти факторы, специфичные для пресных вод, как своего рода барьер, который должны были преодолеть морские „предки“ ныне существующих пресноводных животных.

Исследования, посвященные сравнительному изучению степени развития, особенностям функционирования систем ионной и осмотической регуляции у пресноводных животных, могут представить основные доказательства для решения проблемы происхождения, последующей эволюции пресноводной фауны и специфики эволюционных путей у различных групп гидробионтов.

Цель настоящего исследования — установление закономерностей функционирования физиологических механизмов ионного обмена между организмом и средой при различном минеральном составе воды, а также в связи с проблемой происхождения костистых рыб.

Для определения у рыб ионного обмена между организмом и внешней средой их на 15—30 мин помещали в азрируемую воду различного минерального состава. Объем жидкости и время экспозиции подбирали

таким образом, чтобы меняющийся ионный состав не оказывал влияния на исследуемые параметры. По изменению концентрации вещества в воде рассчитывали скорость чистого потока этого вещества (V_c). Если концентрация его за время опыта уменьшилась, то V_c считали положительной (общее поглощение больше общей потери), а если увеличивалась — отрицательной. Для определения скорости общей потери у рыб применяли 2 способа. При определении V_c в искусственном растворе солей V_0 изучали в том же растворе, но без соли, катион или анион которой определяли. При анализе V_c в естественной воде V_0 определяли в растворе CaCl_2 с концентрацией Ca , равной его концентрации в естественной воде. Общую потерю Ca определяли либо в дистиллированной воде, либо в растворе солей, не содержащем его. На основании этих измерений рассчитывали общую скорость поглощения (V). При этом исходили из того, что скорость чистого потока ионов (V_c) есть результирующая общей потери (V_0) и общего поглощения (V).

$$(V_c) = (V) + (-V_0).$$

Величину скорости общей потери всегда считали отрицательной вследствие обязательного увеличения концентрации вещества во внешней среде (при определении этого параметра).

Концентрацию Na и K определяли на пламенных фотометрах ПФМ=1, ПАЖ=2, FLAVO = 4. Содержание Ca в зависимости от характера проб анализировали на FLAVO = 4 и ПАЖ = 2, а также на атомном абсорбциометре AAS = 1, на котором определяли и концентрацию Mg . Одновременно измерения проводили на 4–8 особях. Перед опытом рыб в течение 7–14 сут не кормили и во избежание стрессорных реакций адаптировали к условиям эксперимента, ежедневно подвергая их тем же процедурам, что и в опыте. Величина рН и температура воды при изучении ионного обмена контролировались.

ОСОБЕННОСТИ ИОННОГО ОБМЕНА

Кинетика поглощения Na из внешней среды у рыб описывается уравнением Михаэлиса–Ментен. Величина константы полунасыщения (K_m) Na^+ у отдельных видов рыб находится в пределах 100–800 мкмоль/л [9, 11, 54, 57]. В отличие от обменов Na и Cl , основные закономерности которых довольно хорошо изучены, физиологические механизмы обмена других ионов фактически не исследовались. В большей мере известны данные относительно обмена Ca между организмом и средой. Способность рыб поддерживать постоянный уровень концентрации Ca в крови независимо от его содержания в окружающей среде в настоящее время можно считать доказанной [62]. Известно, что основная часть Ca (от 80 до 100%) поступает в организм рыб непосредственно из воды [47, 49, 69], причем от 70 до 90% — через жабры [2, 35]. Однако транспорт Ca^{2+} в жабрах рыб, за счет которого идет основное поступление этих ионов, мало изучен. Несмотря на то что в ряде работ

приводятся доказательства о поглощении К и Mg рыбами из пресной воды [9, 11, 14, 19, 40, 53], этот вопрос в настоящее время остается нерешенным из-за малочисленности и противоречивости результатов. Концентрация ионов К и Mg в воде зачастую в десятки раз ниже, чем во внутренней среде. Если эти катионы поступают в организм только алиментарным путем, то такая ситуация ставит пресноводных рыб в крайне невыгодные условия по сравнению с предками, обитавшими в воде с достаточно высоким содержанием солей, поскольку в силу различных причин рыбы в пресной воде в течение длительного времени голодают.

Результаты наших исследований показали, что натрийтранспортирующий механизм у типично пресноводных и эвригаллиных рыб, независимо от их систематической принадлежности, обладает высоким сродством к Na во внешней среде. В исследованном диапазоне концентраций K_m у всех видов рыб составляет (100 ± 20) мкмоль/л. Однако, несмотря на то что подопытные рыбы предварительно были акклимированы к воде со сходным ионным составом и с концентрацией Na^+ 180–200 мкмоль/л, величина скорости общей потери этого иона у разных видов существенно различается (рис. 1, А). Наименьший уровень потери Na наблюдается у двухлеток семги, наибольший — у колюшки трехиглой и плотвы. Окунь, карась и карп по этому показателю занимают промежуточное положение. Поглощение Na^+ превышает потери этого иона, если концентрация Na в воде составляет для семги 25 мкмоль/л, для окуня — 40, для колюшки — 80, для карася и карпа — 100, для плотвы — 200 мкмоль/л. Эти данные свидетельствуют в пользу того, что адаптация плотвы будет затруднена в воде с низкой концентрацией Na. Вероятно, содержание Na в воде менее 100 мкмоль/л выходит за оптимальные для этого вида границы концентрации. Окунь и молодь семги более приспособлены к жизни в воде с низкой концентрацией Na^+ .

Кинетика поглощения Ca^{2+} у различных видов рыб в общих чертах сходна с таковой Na. Однако имеются и значительные различия. Величина K_{mCa} несколько выше K_{mNa} . Отношение $\frac{V_{max Na}}{V_0 Na} = 1.2-1.6$, а

$\frac{V_{max Ca}}{V_0 Ca} \geq 10$, где V_{max} — максимальная скорость поглощения Na^+ или

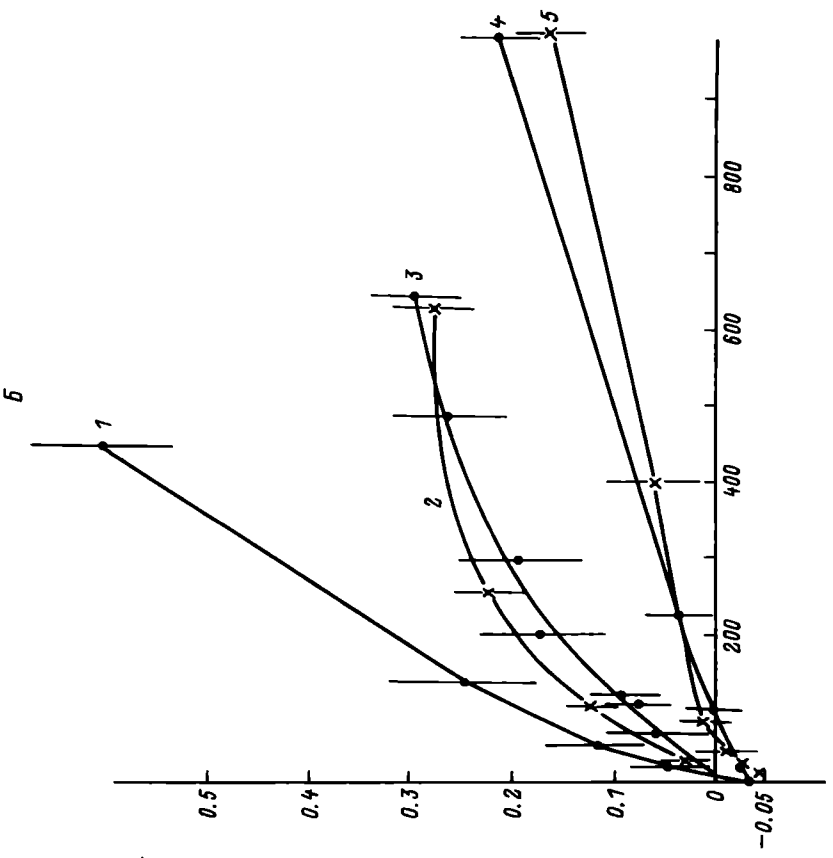
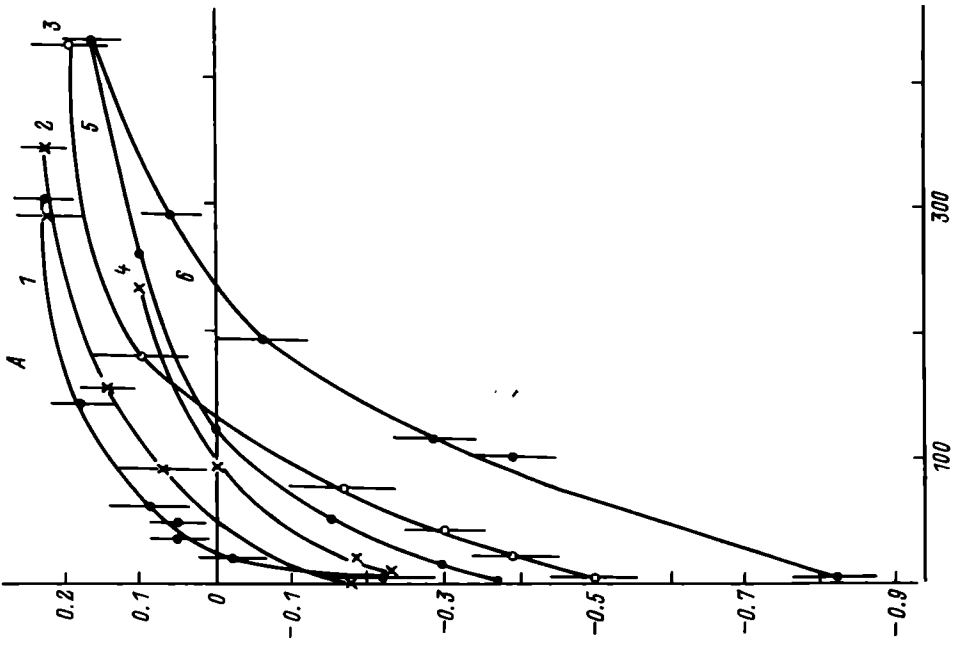
Ca^{2+} , V_0 — скорость общей потери Na^+ или Ca^{2+} . Другими словами, транспорт Na у рыб в диапазоне его концентраций, типичных для пресных вод, в норме незначительно превосходит потери этого иона. Поглощение Ca^{2+} многократно превышает его потери. Именно благодаря этому и осуществляется, вероятно, постоянное накопление и депонирование Ca^{2+} в различных органах и тканях (рис. 1, Б). Сравнительный анализ кинетики поглощения Na^+ и Ca^{2+} показывает, что в отличие от натрийтранспортирующих систем, которые близки к насыщению при 200–300 мкмоль Na/л, сорбция Ca^{2+} достигает максимальной скорости при более высоких концентрациях Ca^{2+} в воде. Очевидно, оптимальные величины содержания Ca в воде, при которых полностью удовлетворяются потребности организма в Ca, для отдельных видов пресноводных

рыб составляют от 400 до 1000 мкмоль Ca^{2+} /л. У рыб, обитающих в воде с более низкой концентрацией, возможно возникновение дефицита Са при недостатке пищи, в период созревания гонад, во время интенсивного роста на ранних стадиях онтогенеза. Обращают на себя внимание большие различия в интенсивности поглощения Са между отдельными видами рыб. Вероятно, это отражает разную потребность того или иного вида в ионах Са. Об этом также свидетельствуют данные об общем содержании Са, Na, K и Mg у представителей пресноводной ихтиофауны [48, 51]. Общее содержание Са у разных видов существенно различается и колеблется от 180 до 650 ммоль/кг массы. Концентрация K, Na, Mg практически одинакова и составляет соответственно около 65, 50, 25 ммоль/кг массы.

Кинетика поглощения K характеризуется более высоким сродством к его содержанию во внешней среде, чем Na и Са. Транспорт K и его потери в среднем в 4–10 раз меньше, чем Na. Обмен K в значительной степени зависит от физиологического состояния рыб (рис. 1, B). Если принять, что общее содержание K у пресноводных рыб в среднем составляет 65 мкмоль/г массы, а скорость его потерь — 0.05 мкмоль/(г·ч) (рис. 1, B), то можно рассчитать время, за которое произойдет снижение содержания K в теле на 50 % при голодании рыб и отсутствии поглощения K из воды. Такой расчет показывает, что уже через месяц голодания концентрация K в организме должна снизиться вдвое. В наших опытах изменения концентрации K в крови у голодающих карпов не было обнаружено. После 3 мес голодания концентрация K в плазме крови была такой же, как и у контрольных рыб (2.4 ± 0.3) мкмоль/л. Полученные данные свидетельствуют не только о наличии физиологических механизмов транспорта K через покровы тела, но и о их важном значении для обеспечения постоянства содержания K в организме рыб.

Кинетика поглощения Mg в настоящее время изучена лишь у карася (рис. 1, Г). В первую очередь обращает на себя внимание очень низкий уровень поглощения и потери Mg. Равновесие между поглощением и потерей Mg наблюдается при концентрации этого элемента во внешней среде около 50 мкмоль/л. В целом кинетические характеристики обмена Mg у карася сходны с таковыми обмена Са и различаются лишь величинами потери и поглощения, которые для Са в 15–20 раз выше, чем для Mg. Интересно отметить, что у рыб отношение общей концентрации Са к среднему содержанию Mg имеет ту же величину. Степень развития кальций- и магнийтранспортирующих систем определяется, по-видимому, потребностью того или иного вида рыб в этих катионах, что в свою очередь может быть обусловлено систематической принадлежностью, особенностями экологии, сезонными факторами.

Результаты настоящего исследования служат доказательством того, что через жабры рыб осуществляется транспорт Na, Са, K и Mg из воды. Величина поглощения катионов в норме превышает уровень их потери. Это позволяет поддерживать гомеостаз Na, Са, K, Mg в организме рыб. Наибольшим сродством к содержанию иона во внешней среде обладает система поглощения K, наименьшим — Са. Величины констант полунасыщения K, Na, Са, Mg коррелируют со средними значениями



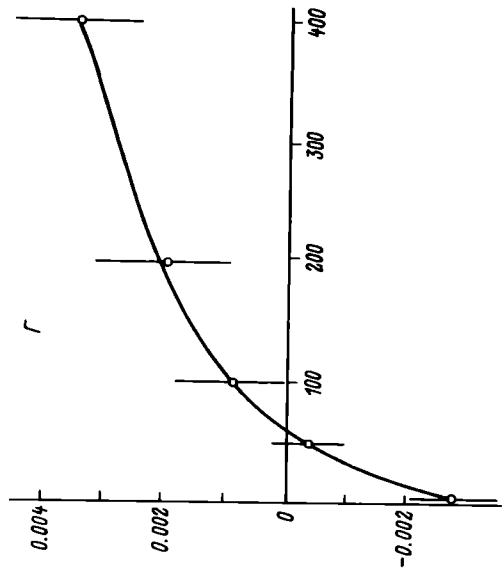
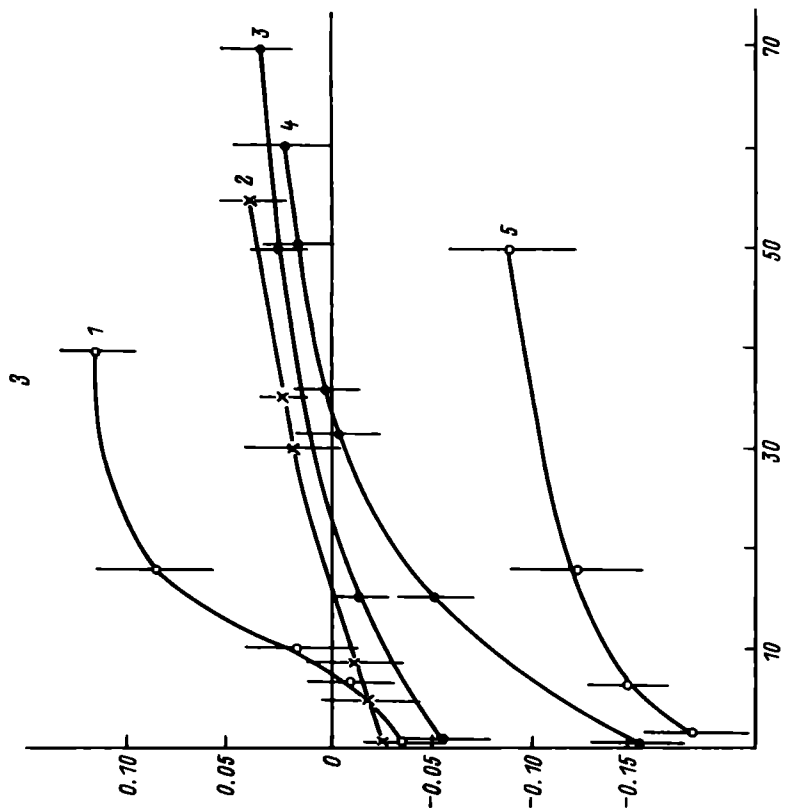


Рис. 1. Обмен ионов между организмом и средой.

А — обмен натрия: 1 — семга (покатники); 2 — окунь; 3 — колюшка девятиглая; 4 — карась; 5 — керп; 6 — плотва. Б — обмен кальция: 1 — колюшка трехглая; 2 — семга (покатники); 3 — окунь; 4 — керп; 5 — карась. В — обмен калия: 1 — семга (пестратки) — опыт I; 2 — карась; 3 — окунь; 4 — плотва; 5 — семга (пестратки) — опыт II. Г — обмен магния у карася.

По оси ординат — скорость обмена ионов, мкмоль/(г · ч); по оси абсцисс — концентрация ионов в воде, мкмоль/л.



концентраций этих катионов, характерных для большинства пресных вод. Особенность обмена Ca и Mg — многократное превышение величины поглощения над уровнем потери этих ионов. Межвидовые и экологические различия наиболее четко проявляются в большом диапазоне изменчивости скорости поглощения Ca. Высокая эффективность и экологическая „пригнанность” систем транспорта K, Ca, Mg к воде, бедной этими катионами, свидетельствуют, что неперенным условием для успешного освоения костистыми рыбами пресных вод было развитие и совершенствование жаберных механизмов транспорта Ca, K, и возможно Mg.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АККЛИМАЦИИ РЫБ К ВОДЕ С НИЗКОЙ МИНЕРАЛИЗАЦИЕЙ

Концентрация ионов Na, K, Ca и Mg в пресных водах колеблется от десятых долей до сотен миллиграммов на литр, поэтому есть основания полагать, что особенности солевого состава могут сказываться на благополучии отдельных видов рыб и в конечном счете определять их распространение в пресных водоемах. Особенно высокой эффективностью систем ионной регуляции, на наш взгляд, должны обладать представители ихтиофауны слабоминерализованных вод, вынужденные компенсировать неизбежные потери ионов из организма за счет их поглощения из воды, чрезвычайно бедной солями. Естественно, что минеральный баланс между организмом и средой может поддерживаться лишь до определенных минимальных концентраций ионов в воде. Эти пороговые концентрации, вероятно, у разных видов рыб различаются. Обязательным условием для определения границ нормы реакции по отношению к дефициту солей во внешней среде является предварительная акклимация рыб к предельно низким величинам минерализации воды. Исследования в этой области экологической физиологии рыб единичны и касаются лишь обмена Na и Ca.

В этой связи представлялось целесообразным изучить влияние акклимации к низкой минерализации воды на кинетические характеристики транспорта Na, K, Ca, общую потерю этих ионов.

В результате акклимации карасей баланс Na устанавливается при его содержании во внешней среде около 10–15 мкмоль/л (рис. 2, А). Новый уровень обмена Na достигается за счет двух адаптивных процессов: значительного снижения величины общей потери Na, которое отмечается уже через 1 сут акклимации и достигает максимума через 2–7 сут, и небольшого увеличения скорости транспорта Na при низких концентрациях его в наружной среде. Сродство натрийтранспортирующих систем в результате акклимации не изменяется.

У сеголеток семги при содержании их в растворе CaCl_2 (10 мг/л) так же как и у карасей, наблюдается постепенное снижение величины общей потери Na. Исходный уровень потери Na — (3.3 ± 0.2) мкмоль/(г·ч). Через 1, 2, 3, 5, 7 сут акклимации величина потери Na соответственно составляет (2.0 ± 0.1) , (0.17 ± 0.1) , (0.15 ± 0.1) ,

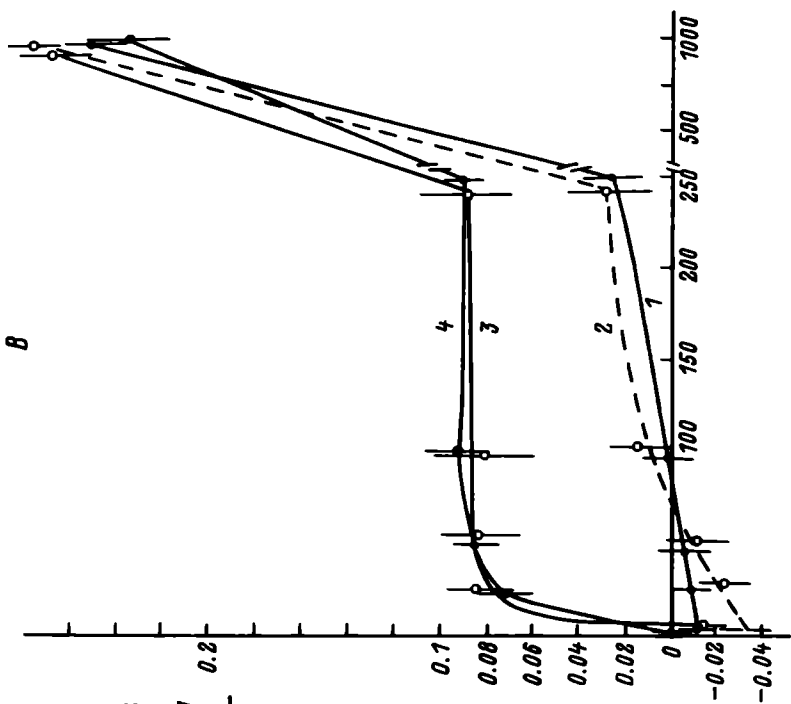
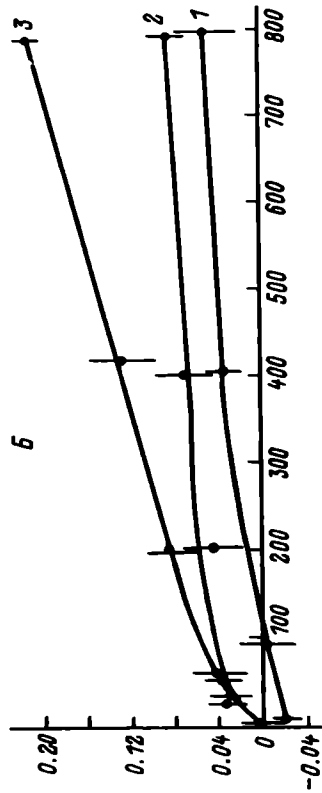
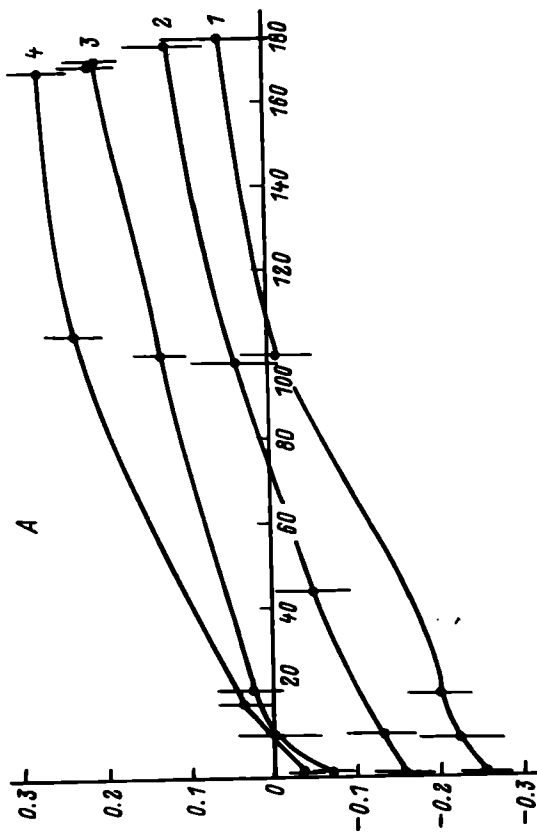
(0.13 ± 0.1), (0.11 ± 0.1) мкмоль/(г·ч). Сходные результаты были получены в аналогичном эксперименте на окунях. Здесь потеря Na за 3 сут акклимации снизилась с (3.5 ± 0.3) до (2.4 ± 0.1) мкмоль/(г·ч).

По данным Мэтца [57], у карасей, помещенных в дистиллированную воду, через несколько суток наблюдается существенное увеличение скорости поглощения Na без изменений уровня его потерь, в то же время в аналогичных опытах на форели обнаружено многократное снижение скорости общих потерь Na [19]. Результаты настоящего исследования согласуются с литературными данными и позволяют считать, что у рыб в зависимости от исходного состояния и длительности акклимации одновременно могут реализовываться оба адаптивных механизма.

Обмен Ca в отличие от обмена Na характеризуется низким уровнем общих потерь по сравнению с его поглощением. Эксперименты показали, что при акклимации карасей к воде, бедной Ca, адаптация осуществляется в основном за счет значительного увеличения скорости поглощения в диапазоне низких концентраций Ca (рис. 2, Б), а уменьшение величины уровня потери Ca имеет второстепенное значение. Однако следует отметить, что достоверные изменения в обмене Ca происходят не ранее, чем через 5 сут акклимации.

Длительное содержание карпов в бескальциевой среде позволило обнаружить сходные изменения в кальциевом обмене (рис. 2, В). Особого внимания заслуживает многократное увеличение интенсивности поглощения Ca при таких концентрациях, при которых у контрольных рыб его поглощение отсутствует. У подопытных рыб через 30 сут транспорт Ca из среды, содержащей Ca 25 мкмоль/л, по величине соответствует таковому у контрольных рыб из среды с концентрацией Ca 400–500 мкмоль/л. Полученные данные свидетельствуют о том, что у карпов при длительной акклимации к воде низкой минерализации значительно увеличивается сродство кальцийтранспортирующих систем в диапазоне низких концентраций Ca (до 250 мкмоль/л), а скорость поглощения этого катиона из раствора с высокой концентрацией CaCl_2 (1 ммоль/л) существенно не изменяется.

Таким образом, главная особенность адаптации карпов к среде с низким содержанием Ca — изменение кинетических характеристик транспорта Ca. Вероятно, такая адаптивная перестройка транспортных механизмов связана со стимуляцией ферментных систем, ответственных за поглощение Ca в жабрах и обладающих высоким сродством к этому катиону. Это предположение подтверждается биохимическими исследованиями Ca^{2+} -активируемой АТФазы в жабрах пресноводных рыб. В микросомальной фракции гомогената жабр пресноводной телпии была выявлена Ca^{2+} -АТФаза с K_m менее 1 мкмоль Ca/л, функционирование которой авторы связывают с транспортом Ca из внешней среды [50]. Кроме того, имеются доказательства стимуляции Ca^{2+} -АТФазной активности в жабрах угря при акклимации его к пресной воде [47]. О возможности снижения K_m кальцийтранспортирующих систем при дефиците Ca во внешней среде свидетельствуют данные, полученные на изолированном препарате жабр форели [63]. В этой работе [64] в отличие от наших данных отмечалось лишь временное



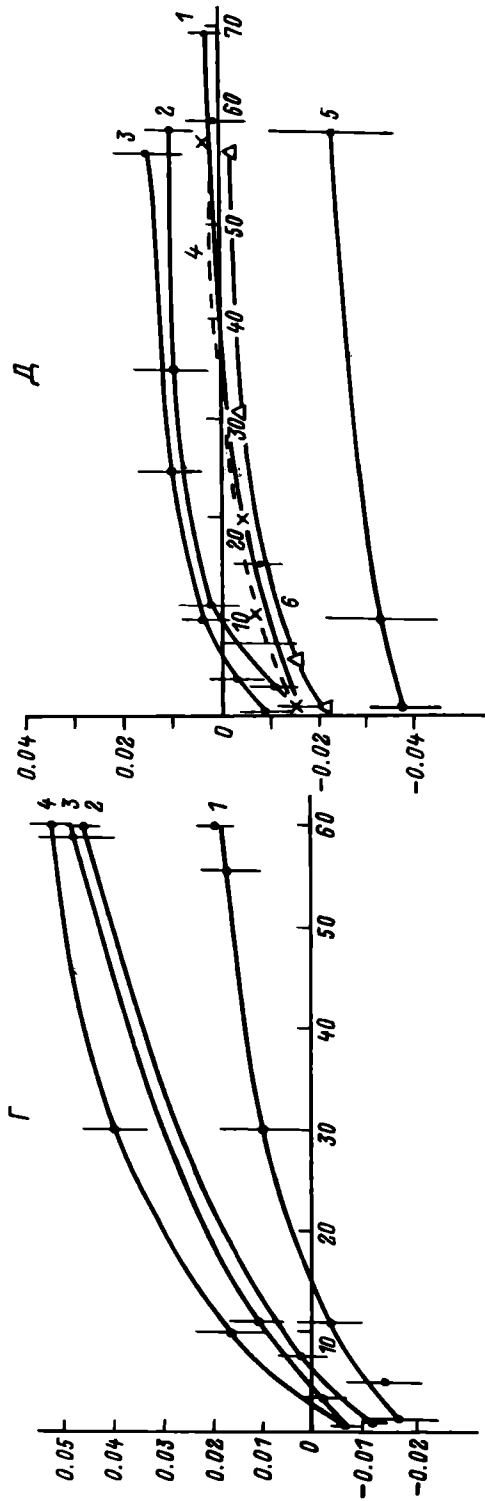


Рис. 2. Обмен ионов между организмом и средой при акклимации рыб к воде низкой минерализации.

А — обмен натрия у караса: 1 — до опыта (контроль); 2 — 1 сут; 3 — 4 сут; 4 — 8 сут. Б — обмен кальция у караса: 1 — до опыта (контроль, разбавление водопроводной воды); 2 — 6 сут (разбавление водопроводной воды); 3 — 6 сут (растворы CaCl₂); В — обмен кальция у карпа при содержании в баскальцевой среде: 1 — контроль, 30 сут; 2 — контроль, 60 сут; 3 — опыт, 30 сут; 4 — опыт, 60 сут. Г — обмен калия у караса с высоким исходным уровнем поглощения К: 1 — до опыта (контроль); 2 — 1 сут; 3 — 2 сут; 4 — 6 сут. Д — обмен калия у караса со средним исходным уровнем поглощения К: 1 — до опыта (контроль); 2 — 1 сут; 3 — 2 сут; 4 — 3 сут; 5 — 5 сут; 6 — 6 сут.

По оси ординат — скорость обмена катионов, ммоль/(г·ч); по оси абсцисс — концентрация катионов в воде, ммоль/л.

снижение K_M . Возможно, частичное расхождение наших и литературных данных объясняется спецификой протекания метаболических процессов в опытах *in vivo* и *in vitro*.

При изучении обмена К мы столкнулись с рядом методических трудностей. Среди рыб, акклимированных к лабораторным условиям, в зависимости от состояния обмена К можно выделить три группы. У особей первой группы потери К значительно превышали его поглощение, у второй — были близки или равны его поглощению, у третьей — поглощение К было существенно выше потерь. Кроме того, имелись особи с промежуточным состоянием обмена К, которые в наших экспериментах не участвовали.

У карасей с исходным положительным обменом К основные изменения в потере и поглощении происходят в течение первых суток акклимации. В последующие сроки обмен К изменяется в меньшей степени (рис. 2, Г). В ходе акклимации карася к низкому содержанию К в воде адаптивная перестройка в обмене этого иона заключается в снижении уровня его потерь из организма и увеличении скорости его поглощения из внешней среды. Достоверного снижения величины K_M не наблюдается. У карасей второй группы имеют место сходные изменения в обмене К (рис. 2, Д). Однако величина потери К после первоначального снижения вновь существенно увеличивается, а затем возвращается к исходному уровню. У рыб с отрицательным обменом К потери превышают поглощение на протяжении 5 сут акклимации, и лишь через 6 сут между потерями и поглощением К устанавливается равновесие. Судить о наличии активного транспорта К у рыб с отрицательным обменом затруднительно, поскольку большая величина потерь К в бескальциевой среде и значительные ее колебания не позволяют вычлнить ту часть обмена К, которая определяется его концентрацией во внешней среде.

Анализ результатов этого опыта позволяет заключить, что возникновение отрицательного баланса К связано в первую очередь с увеличением общих потерь этого иона. При уровне потерь 0.005—0.015 мкмоль/(г·ч) обмен К положительный, а при более высоком уровне потерь К в результате акклимации наблюдается стимуляция транспорта этого катиона. По-видимому, выход этого элемента из организма более чувствителен к действию различных факторов, чем выход Na и Ca. Многократное увеличение потери К (рис. 2, В) наблюдается при определении обмена К у сеголеток семги. Через 3 ч от начала эксперимента выход К стремительно увеличивается и через 6—8 ч в 3—5 раз превышает исходную величину (рис. 2, В, кривая 5). Сходные изменения в обмене К были обнаружены Ю. П. Каневским [16] у миноги. Обмен К у караса в отличие от такового у миноги не зависит от обмена Na. По нашим данным, поглощение К у карасей происходит как с отрицательным, так и с положительным обменом Na. Можно допустить, что результаты исследований, в которых был обнаружен отрицательный баланс К у пресноводных рыб [19, 21], не доказывают отсутствия поглощения К из воды, соотносимого с потерями этого иона, и объясняются методическими трудностями, связанными с пластичностью механизмов обмена К.

Таким образом, адаптация рыб к дефициту солей в воде осуществляется благодаря перестройке ионного обмена между организмом и внешней средой. В результате акклимации к воде с низкой минерализацией выявлены минимальные концентрации ионов, необходимые для поддержания нормального обмена этих катионов. В процессе акклимации многократно снижается потеря Na и увеличивается его поглощение из воды. Аналогичные адаптивные изменения происходят в обмене K и Ca. Обмен K чрезвычайно пластичен, что выражается в быстром изменении величин потери этого иона. Длительное содержание карпов в бескальциевой среде приводит к значительному увеличению сродства кальцийтранспортирующих систем в диапазоне низких концентраций Ca и установлению достаточно высокого уровня поглощения Ca в среде, с чрезвычайно низкой его концентрацией.

ВЛИЯНИЕ ИОННОГО СОСТАВА ВОДЫ НА ОБМЕН КАТИОНОВ МЕЖДУ ОРГАНИЗМОМ И СРЕДОЙ

Наличие у пресноводных рыб транспорта Ca, K и Mg наводит на мысль о возможности существования ионообменных механизмов, лежащих в основе транспорта Ca, K и Mg. Существует несколько методических приемов, при помощи которых можно доказать существование ионообменных процессов и проанализировать их специфику. Одно из доказательств ионного обмена — ингибирование поглощения того или иного иона из воды при увеличении концентрации в воде ионов, участвующих в ионообменном процессе. Накопление во внутренней среде ионов, экскреция которых сопряжена с транспортом катионов из внешней среды, должно стимулировать процесс транспорта из воды. Угнетение поглощения ионов соответственно должно снижать выход экскретируемых ионов.

При изучении ионообменных процессов было исследовано влияние различных концентраций и комбинаций Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , HCO_3^- , SO_4^{2-} , H^+ , NH_4^+ во внешней среде на потерю и поглощение Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} и выделение NH_4^+ у рыб. Максимальные концентрации солей в опытах не превышали их величин в пресной воде средней минерализации. При исследовании H^+ , NH_4^+ на обмен катионов рыбы подвергались действию сублетальных величин pH и NH_4 . Результаты экспериментов, представленные в таблице, свидетельствуют о том, что при увеличении концентрации NH_4^+ в воде потери Na возрастают, а его поглощение не изменяется. Через 2–4 ч пребывания рыб в воде с содержанием NH_4^+ 1–5 ммоль/л потери Na нормализуются и обмен его возвращается к исходному уровню. При перенесении рыб в чистую воду после 4 сут акклимации к 2.5 ммоль NH_4^+ /л достоверных изменений в обмене Na не наблюдается. Закисление воды до значений pH 4.5 первоначально почти полностью ингибирует поглощение Na и на 10–15 % увеличивает его потерю. В последующие сроки акклимации транспорт Na частично восстанавливается. При перемещении рыб в нейтральную среду поглощение Na резко возрастает и достигает 140–150 % от контроля. Полученные

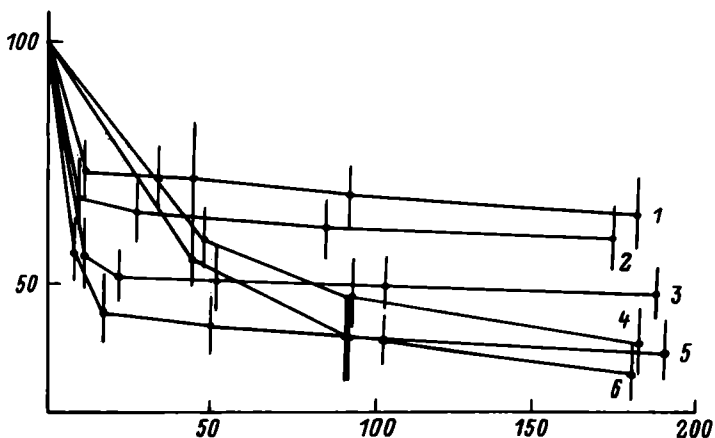


Рис. 3. Влияние концентрации кальция внешней среды на скорость общей потери натрия и калия у рыб.

1 — Na⁺, окунь; 2 — K⁺, окунь; 3 — K⁺, семга (сеголетки); 4 — Na⁺, карась; 5 — Na⁺, семга; 6 — Na⁺, карась.

По оси ординат — поглощение Na⁺, K⁺, % от контроля; по оси абсцисс — концентрация Ca²⁺ во внешней среде, ммоль/л.

данные позволяют считать, что поглощение этого катиона у карася сопряжено с экскрецией H⁺, а NH₄⁺/Na⁺-обмен, по-видимому, имеет второстепенное значение.

В отличие от NH₄⁺ ионы H⁺, K⁺, Mg²⁺, Ca²⁺, HCO₃⁻, SO₄²⁻ не оказывают заметного влияния на поглощение Na. Уровень потерь ионов Na у рыб зависит от концентрации Ca в среде. У карася и карпа увеличение содержания Ca в воде от 0 до 30 мг/л в 2 раза способствует снижению уровня общей потери Na. Проницаемость жаберного эпителия окуня для Na в значительно меньшей степени зависит от присутствия ионов Ca во внешней среде (рис. 3).

Ионы NH₄⁺ угнетают транспорт Ca у рыб начиная с концентрации 0.25–0.5 ммоль/л (рис. 4, А). Ингибирующий эффект NH₄⁺ сохраняется и при акклимации рыб к воде с концентрацией NH₄⁺ от 1 до 5 ммоль/л. Перенесение рыб после воздействия NH₄ в чистую воду стимулирует поглощение Ca на 150–200 % по сравнению с контролем. Снижение pH воды до 4–4.5 не оказывает существенного влияния на обмен Ca. Приведенные результаты свидетельствуют о существовании Ca²⁺/NH₄⁺-обмена, который, по-видимому, присущ и другим костистым рыбам, обитающим в пресной воде. По нашим данным, ингибирование поглощения Ca ионами NH₄ происходит у молоди семги — пестряток и аквариумных рыбок данио (*Danio rerio*). О Ca²⁺/NH₄⁺-обмене свидетельствуют и результаты изучения экскреции NH₄⁺ у окуня. В дистиллированной воде выход NH₄ равен (0.057 ± 0.018) мкмоль/(г · ч), в растворе CaCl₂ — в 20 мкмоль/л — (0.125 ± 0.046), в 50 мкмоль/л — (0.163 ± 0.031), в 100 — (0.212 ± 0.044) мкмоль/(г · ч). Поглощение Ca в таких же растворах составляет соответственно (0.021 ± 0.01), (0.06 ± 0.02),

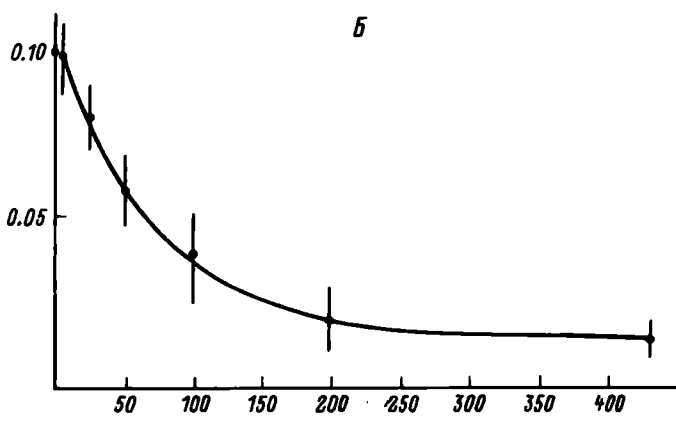
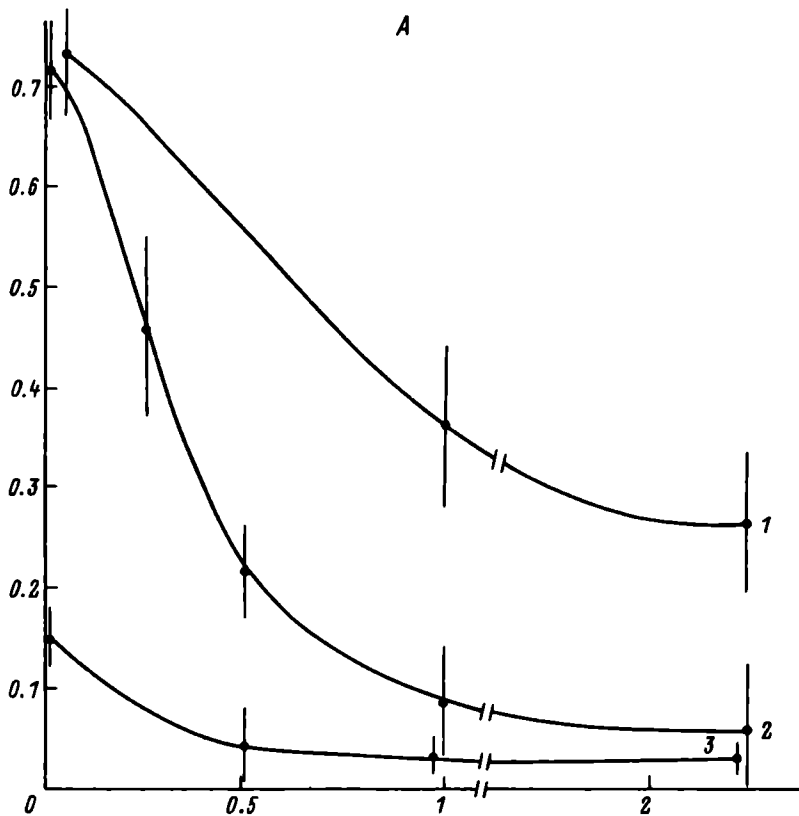


Рис. 4. Влияние NH_4^+ и Mg^{2+} на поглощение кальция у рыб в 0.5 ммоль/л CaCl_2 .
 А — влияние NH_4^+ : 1 — семга (сеголетки), $t = 10^\circ\text{C}$; 2 — данио, $t = 22^\circ\text{C}$; 3 — карась, $t = 21^\circ\text{C}$. Б — влияние Mg^{2+} (карась).
 По оси ординат — поглощение Ca^{2+} , мкмоль/(г.ч); по оси абсцисс — концентрации NH_4^+ и Mg^{2+} , мкмоль/л.

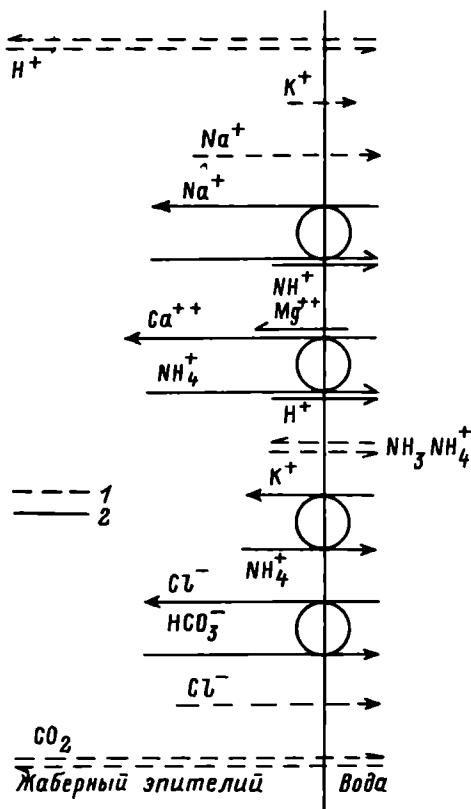
Рис. 5. Схема, иллюстрирующая значение ионного обмена в жабрах пресноводных рыб для поддержания кислотно-щелочного, ионно-осмотического гомеостаза и удаления продуктов метаболизма.

1 — ионная и молекулярная диффузия; 2 — ионообменный механизм.

(0.13 ± 0.04) мкмоль/(г.ч). При дальнейшем увеличении содержания Са в воде выход NH_4 не изменяется или несколько уменьшается. Результаты этого исследования показывают, что ион Са обменивается на два иона NH_4 . Нарушение этого соотношения при интенсивном поглощении Са можно рассматривать как недостаточность ионообменного фонда NH_4^+ .

Поглощение Са у караса зависит от концентрации Mg во внешней среде. Подавление сорбции Са наблюдается при концентрации Mg около 50 мкмоль/л. Дальнейшее увеличение содержания Mg способствует уменьшению поглощения Са на 70–80% (рис. 4, Б). Другие исследованные ионы не оказывают существенного влияния на транспорт Са. Изучение обмена К показало, что увеличение концентрации NH_4 во внешней среде угнетает транспорт и усиливает его потери. Этот эффект длительное время сохраняется при акклимации карасей к воде с повышенным содержанием NH_4 . Обмен К не зависит от содержания других ионов во внешней среде. Ca^{2+} (400 мкмоль/л) подавляет поглощение Mg из раствора MgCl_2 (200 мкмоль/л). Присутствие NH_4 во внешней среде угнетает обмен Mg. Вероятно, ионы Mg конкурируют с ионами Са в $\text{Ca}^{2+}/\text{NH}_4^+$ -обмене. Полученные результаты свидетельствуют о функционировании в жабрах механизмов транспорта Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , сопряженных с экскрецией Н и NH_4 . Выделение Н из организма связано преимущественно с сорбцией Na, а метаболического NH_4^+ — с поглощением Ca^{2+} (рис. 5). По-видимому, способность отдельных видов костистых рыб существовать в воде с низкой минерализацией, переносить значительное снижение рН и чрезвычайно высокие концентрации NH_4 во многом определяется степенью развития этих ионообменных механизмов.

Аммиак (NH_3) — конечный продукт метаболизма белков, при накоплении в организме оказывает токсическое воздействие.



Концентрация NH_4^+ в крови у рыб в норме составляет 0.2–0.3 ммоль/л. Большая часть аммиака, продуцируемого рыбой, выводится через жабры [65]. При физиологических значениях pH аммиак в организме практически полностью находится в ионизированном состоянии. Однако жабры рыб малопроницаемы для ионов аммония. В настоящее время есть все основания считать, что пассивная диффузия газообразного аммиака (NH_3) — основная форма экскреции аммиака у пресноводных рыб [54, 55]. Большинство данных, свидетельствующих о $\text{NH}_4^+/\text{Na}^+$ -обмене в жабрах пресноводных рыб, было получено на карасе и лососевых рыбах. Однако результаты наших опытов на карасе, окуне (см. таблицу) и сеголетках семги находятся в противоречии с этими данными. Возможной причиной, объясняющей расхождения результатов наших исследований с данными других авторов, может быть то обстоятельство, что при инъекциях в организм растворов NH_4 , которые применялись для доказательства $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ -обмена, развивается значительный ацидоз [38], стимулирующий Na^+/H^+ -обмен. В более ранних работах [58] при интерпретации результатов этот факт не учитывали, поэтому увеличение транспорта Na после инъекции рассматривали как стимуляцию $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$ -обмена. На основании результатов изучения обмена Ca у *Salmo gairdneri*, *Catostomus commersoni*, *Ictalurus nebulosus* при действии низких pH высказано предположение о возможности $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ -обмена в жабрах пресноводных рыб [52]. Однако в этих работах использовали остротоксичные величины pH 4–4.3, вызывающие значительные изменения в метаболизме у рыб, в том числе проницаемости жабр [8]. Тем не менее уже через сутки воздействия pH 4–4.3 потери и поглощение Ca у рыб практически возвращаются к исходному уровню. Снижение pH воды в этих опытах вызывало более значительное нарушение обмена Na, чем Ca, без какой-либо частичной нормализации его обмена [52], т. е. результаты этого исследования свидетельствуют главным образом о Na^+/H^+ -обмене и не дают доказательства для обоснования $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ -обмена.

Увеличение концентрации водородных ионов в толерантном диапазоне, по нашим данным, не оказывает заметного влияния на обмен Ca у карася (см. таблицу) и его поглощение у сеголеток семги. Вероятно, у пресноводных рыб существует определенная специализация ионообменных процессов — транспорт Na преимущественно сопряжен с удалением H, а поглощение Ca — с экскрецией NH_4^+ . В связи с этим возникает вопрос об адаптивном значении ионообменных механизмов экскреции NH_4 , поскольку NH_3 удаляется из организма рыб путем простой диффузии. Об этом, в частности, свидетельствует способность рыб длительное время без каких-либо признаков отравления находиться в бескальциевой среде и дистиллированной воде. По данным Мэтца [57], при содержании карасей в дистиллированной воде у них происходит увеличение концентрации NH_4 в крови, но, по всей видимости, эти изменения находятся в пределах нормы реакции и не приводят к отрицательным последствиям. В этой связи интерес представляют данные по устойчивости рыб к высокой внешней концентрации NH_4^+ . Например, по нашим данным [30], караси длительное время могут существовать в воде, содержащей 10 ммоль $\text{NH}_4^+/\text{л}$ при pH 5.5, т. е. при полном отсутствии

в воде легко проникающего в организм рыб NH_3 [29]. По данным ряда исследователей [36, 58], содержание общего NH_3 в крови рыб не изменяется при увеличении внешней концентрации NH_4 . Эти результаты позволяют считать, что в клетках пресноводных рыб поддерживается более низкая концентрация NH_4^+ , чем во внешней среде, т. е. они способны выделять ионы NH_4 против градиента концентрации. Вероятно, в этом и заключается биологическая зависимость $\text{Ca}^{2+}/\text{NH}_4$ -обменного механизма, функционирование которого предотвращает избыточное накопление NH_4 во внутренней среде и регулирует кислотно-щелочное равновесие.

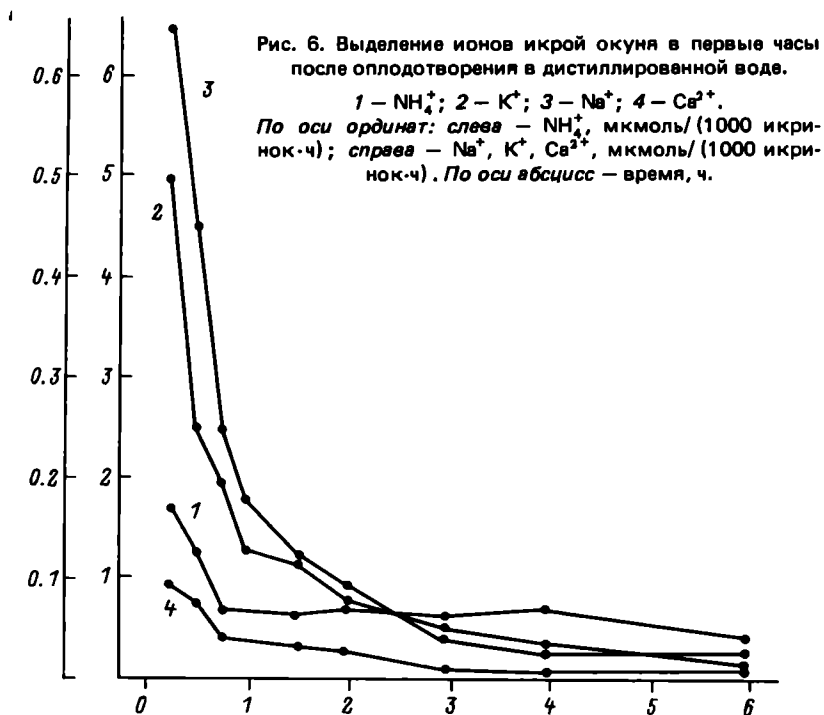
Результаты исследования обмена Са свидетельствуют о зависимости этого процесса от внешней концентрации Mg и представляют несомненный интерес как для понимания механизма транспорта Са и Mg через эпителиальные ткани, так и для практических целей, поскольку дефицит Са в организме рыб вызывает множество отрицательных изменений, в том числе приводит к снижению темпа роста рыб [3, 27].

Действие ионов Са на проницаемость жабр рыб в настоящее время довольно хорошо изучено и заключается в снижении проницаемости, по крайней мере для ионов Na и Cl [11, 59]. Результаты, изложенные в настоящем исследовании, свидетельствуют о том, что присутствие ионов Са при низких его концентрациях (12.5 ммоль/л) во внешней среде уменьшает почти в равной степени выход из организма не только Na (основного внеклеточного иона), но и K (внутриклеточного катиона) (см. рис. 3). Возможно, концентрация Са в воде, эффективно снижающая проницаемость клеток, еще ниже. По-видимому, ионы Са влияют как на межклеточную проницаемость, так и на проницаемость апикальных мембран клеток, находящихся в непосредственном контакте с водой.

Полученные результаты позволяют дополнить существующие представления об ионообменных процессах в жабрах пресноводных костистых рыб и указывают на важную роль $\text{Ca}^{2+}/\text{NH}_4^+$, Na^+/H^+ , K^+/NH_4^+ -ионообменных процессов в регуляции кислотно-щелочного равновесия и концентрации этих ионов в организме (рис. 5). Функционирование ионообменных механизмов во многом определяет устойчивость рыб к низким pH и высокому содержанию NH_4^+ во внешней среде.

ИОННЫЙ ОБМЕН У РЫБ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

Ионная и осмотическая регуляции у рыб на ранних этапах онтогенеза исследовались различными авторами [15, 26, 29, 31, 64, 67, 68]. Результаты этих исследований не дают прямого ответа на вопрос: используются ли в эмбриогенезе ионы, которые содержатся в икре, или происходит их аккумуляция из внешней среды. Знание закономерностей ионного обмена у рыб на ранних этапах онтогенеза также представляется актуальным в связи с мероприятиями по акклиматизации отдельных видов рыб в новых условиях в водоемах с различным гидрохимическим режимом.



По нашим данным, в первые 2 ч после оплодотворения происходит интенсивная утечка Na , K , Ca и NH_4 из икры. В дальнейшем выход ионов из икры практически прекращается. Экскреция NH_4 также существенно снижается и стабилизируется на уровне 0.05–0.07 мкмоль NH_4^+ /(1000 икринок·ч) (рис. 6). Первоначальный выход Na и K в 30 раз, а Ca в 6 раз превышает выход NH_4 . Постепенно ионные потоки уменьшаются, и через 6 ч различия между ними становятся незначительными. Проницаемость покровов икры в это время минимальна. Выход NH_4 из икры, инкубируемой в растворе CaCl_2 , существенно отличается от такового из икры, находящейся в дистиллированной воде. Если икра инкубировалась в растворе CaCl_2 с концентрацией 120 мкмоль/л, то в течение первого часа после оплодотворения происходит увеличение экскреции NH_4 , а затем — ее снижение. Стабилизация уровня экскреции NH_4 происходит через 3 ч после оплодотворения при значении 0.25 мкмоль/(1000 икринок·ч), что почти в 5 раз выше, чем скорость выхода аммония в эти сроки в дистиллированной воде (рис. 6, 7).

Начальные этапы развития икры сопряжены с поглощением ионов Ca из внешней среды. Интенсивность этого процесса быстро снижается во времени и зависит от концентрации Ca во внешней среде. Сорбция ионов Ca прекращается к моменту наибольшего ограничения проницаемости икры для катионов (рис. 7). Особенности динамики выхода NH_4 в дистиллированной воде и в растворе Ca позволяют предположить, что процессы экскреции NH_4 и поглощения ионов Ca взаимосвязаны.

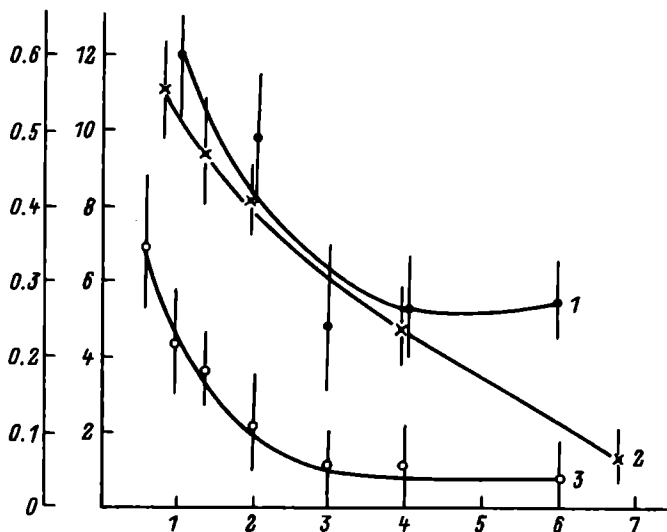


Рис. 7. Выделение аммония и поглощение кальция икрой окуня в растворе CaCl_2 . 1 — выделение NH_4^+ в 120 мкмоль/л; 2 — поглощение Ca^{2+} в 400 мкмоль/л CaCl_2 ; 3 — поглощение Ca^{2+} в 120 мкмоль/л CaCl_2 . По оси ординат: слева — NH_4^+ , мкмоль/(1000 икринок·ч); справа — Ca^{2+} , мкмоль/(1000 икринок·ч). По оси абсцисс — время после оплодотворения, ч.

Через сутки после оплодотворения выход NH_4 из икры в дистиллированной воде составляет 0.058, через двое — 0.563, а перед выклевом — 1.001 мкмоль/(1000 икринок·ч). Таким образом, интенсивность выделения NH_4 в процессе развития увеличивается более чем на порядок. При помещении икры в растворы солей в аналогичные сроки наблюдается та же закономерность. Однако величина скорости выхода NH_4 в растворах солей существенно превышает интенсивность экскреции его в дистиллированной воде (рис. 8). В растворах солей экскреция NH_4 зависит от количества и природы катиона. В эквимольных концентрациях растворов CaCl_2 , NaCl , KCl она в 1.5–2 раза выше в присутствии иона Ca^{2+} . Эта зависимость наблюдалась на протяжении всего эксперимента, вплоть до выклева личинок. Катионзависимый выход NH_4 происходит и на одних яйцевых оболочках без зародыша, предварительно выдержанных в растворе NH_4Cl , но в менее выраженной форме. По-видимому, это пассивный обмен, не требующий затрат энергии, поскольку такие ингибиторы, как строфантин ($2.5 \cdot 10^{-4}$ моль) и динитрофенол ($2 \cdot 10^{-4}$ моль), на него не влияют.

Исследование уровня экскреции NH_4 у икры с момента оплодотворения инкубировавшейся в течение 72 ч в речной воде с NH_4Cl в концентрации 2 ммоль/л, а затем перенесенной в среду с разным ионным составом показало, что повышенный выход накопленного NH_4 осуществляется в течение 30–45 мин, а затем стабилизируется на определенном уровне. Стабильный уровень достигается быстрее в дистиллированной воде, и он гораздо ниже, чем в растворах солей (рис. 9).

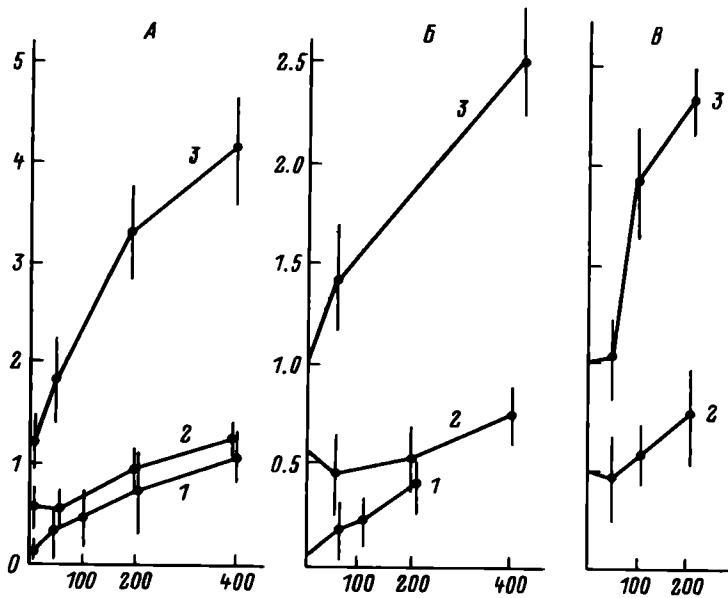


Рис. 8. Выход аммония из икры окуня в растворах CaCl_2 (А), NaCl (Б), KCl (В) через различные сроки после оплодотворения.

1 — через сутки после оплодотворения; 2 — через 2 сут; 3 — через 6 сут (перед выклевом).

По оси ординат — выделение аммония, ммоль/(1000 икринок·ч); по оси абсцисс — концентрация Ca^{2+} , Na^+ , K^+ , ммоль/л.

Изучение обмена Na, K и Ca у икры окуня позволило установить, что после наступления относительной непроницаемости икры для солей (начало дробления) изменений в ионном обмене не наблюдается вплоть до стадии вылупления. Развитие эмбрионов происходит нормально, независимо от ионного состава среды (дистиллированная вода, раствор без Na, без K, без Mg, без Ca). Отмечается лишь увеличение объема перивителлинового пространства в дистиллированной воде и в среде, не содержащей ионов Ca. При помещении икры, инкубировавшейся в речной воде, в растворы CaCl_2 и NaCl с последовательно увеличивающейся концентрацией наблюдается аккумуляция ионов Ca и Na, скорость которой зависит от концентрации Na и Ca и возрастает в процессе эмбрионального развития (рис. 10). Известно, что яйцевая оболочка икры окуня состоит из наружного пронизанного каналами слоя толщиной около 0.15 мм и более тонкого внутреннего. Она проницаема для воды, солей и непроницаема для высокомолекулярных соединений (белки, полисахариды) [68]. Это создает предпосылки для неравномерного распределения электролитов по разные стороны яйцевой оболочки согласно доннановскому отношению, которое устанавливается при взаимодействии коллоидов с ионами электролитов при условии ограничения свободной диффузии коллоидных частиц. В связи с этим есть все основания предполагать, что в чистых растворах солей происходит

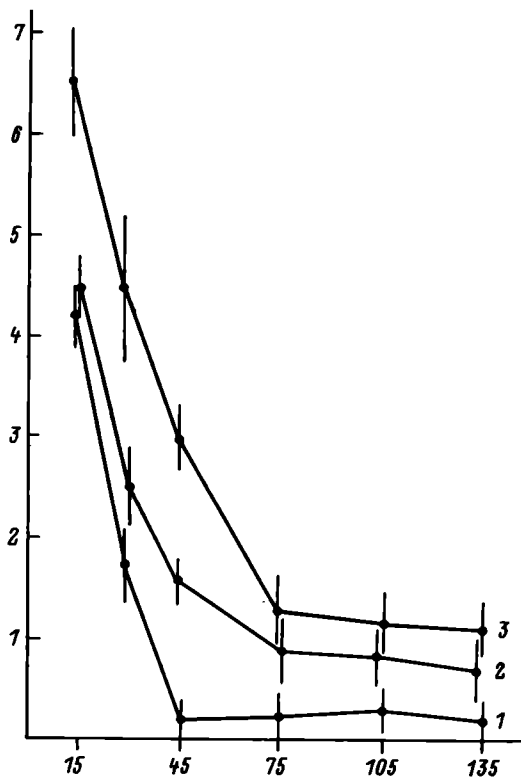


Рис. 9. Выделение аммония икрой, предварительно инкубированной 72 ч в воде с хлористым аммонием (2 ммоль/л).

1 — дистиллированная вода; 2 — раствор NaCl, 400 мкмоль/л; 3 — раствор CaCl₂, 400 мкмоль/л.

По оси ординат — выход аммония, мкмоль/(1000 икринок·ч); по оси абсцисс — время, мин.

перераспределение отдельных ионов между перивителлиновой жидкостью и внешней средой. Например, поступление ионов Ca по градиенту концентрации в перивителлиновое пространство сопровождается выходом ионов NH₄⁺, Na⁺, K⁺, что и отмечается в этих экспериментах. Увеличение интенсивности сорбции катионов в процессе развития эмбрионов при помещении икры в растворы солей Ca, Na, K объясняется, на наш взгляд, возрастанием проницаемости яичевой оболочки и усилением белкового обмена. Это выражается в постоянном увеличении экскреции NH₄⁺, которая сопряжена с поступлением катионов из внешней среды в перивителлиновое пространство. Интересно отметить, что увеличение внешней концентрации Na и K приводит к насыщению икры этими ионами. Особенно это выражено незадолго до вылупления эмбрионов, когда увеличение концентрации Na и K во внешней среде приводит к обратному эффекту — снижению скорости поступления в икру этих ионов по

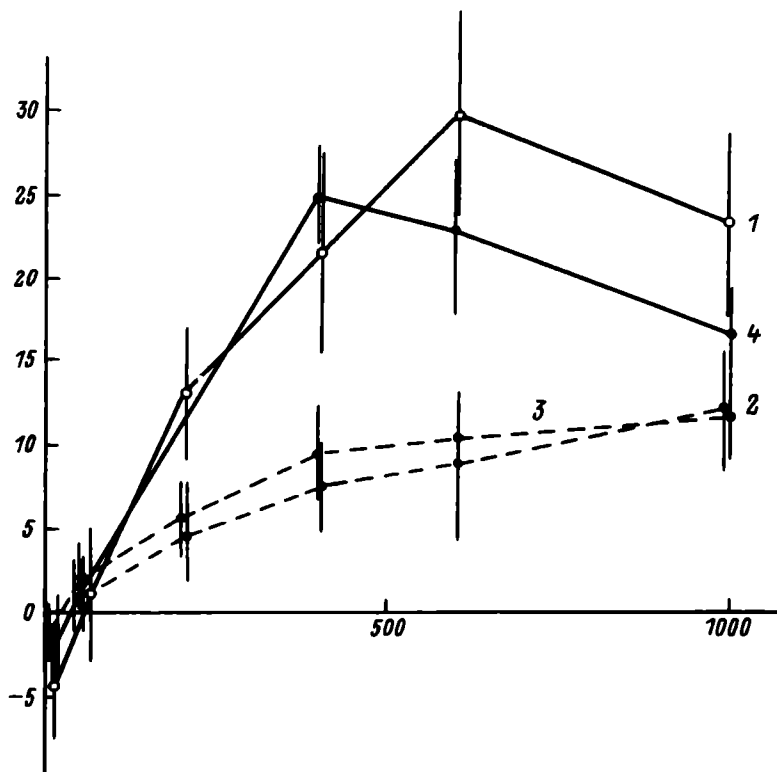


Рис. 10. Обмен натрия и кальция у икры окуня в растворах NaCl и CaCl₂ различных концентраций.

1 — обмен Ca²⁺ через 6 сут после оплодотворения (перед выклевом); 2 — обмен Ca²⁺ через 2 сут; 3 — обмен Na⁺ через 2 сут; 4 — обмен Na⁺ через 6 сут.

По оси ординат — скорость поглощения и потери катионов, мкмоль/(1000 икринок.ч); по оси абсцисс — концентрация Na⁺ и Ca²⁺ в наружной среде, мкмоль/л.

градиенту концентрации — и свидетельствует, очевидно, о насыщении сайтов, связывающих катионы в яйцевой оболочке и перивителлиновой жидкости.

Результаты нашего исследования согласуются с данными относительно обмена Na у икры вьюна и щуки [29] и позволяют заключить, что от начала дробления до вылупления ионный обмен между внешней средой и эмбрионом предельно ограничен. По-видимому, увеличение концентрации катионов в икре, рассчитанной на сухую массу [18], связано с уменьшением количества органических веществ, а не с поглощением Na, K и Ca из внешней среды. Этот вывод согласуется с данными, полученными на икре осетра [61].

Сравнительное исследование транспорта катионов у взрослых окуней и двухдневных личинок не выявило существенных различий в средстве ионнотранспортирующих систем к Na и K. И взрослые, и личинки начинают поглощать Na из растворов с концентрацией 10–20 мкмоль/л,

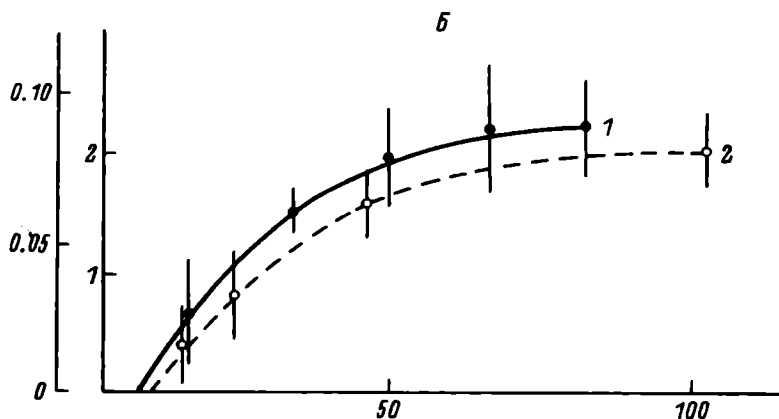
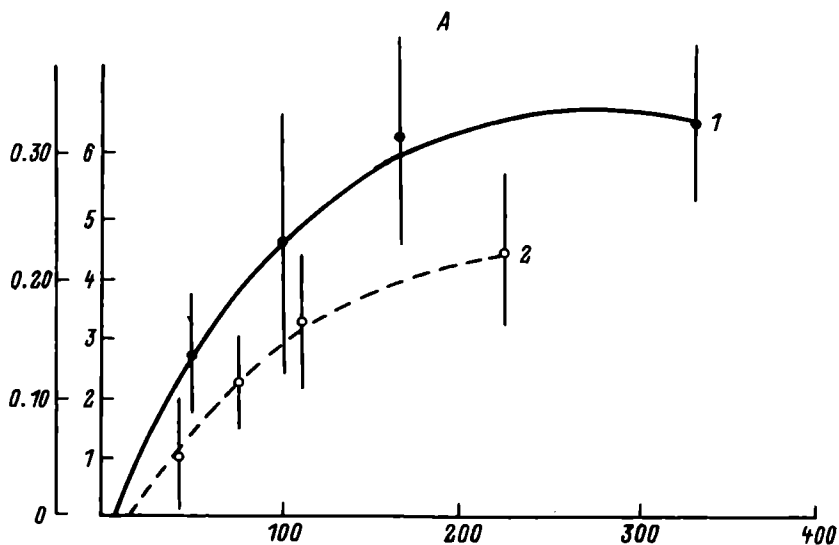


Рис. 11. Поглощение натрия (А) и калия (Б) у личинок через 2 сут после выклева у взрослых окуней из речной воды различной степени разбавления.

1 — взрослые окуни; 2 — личинки.

По оси ординат: слева — скорость поглощения катионов, мкмоль/(г·ч); справа — то же, мкмоль/(1000 икринок·ч). По оси абсцисс — концентрация Na и K в воде, мкмоль/л.

K — 7–10 мкмоль/л, а максимальный транспорт наблюдается при 300–400 мкмоль/л и 70–100 мкмоль/л K во внешней среде (рис. 11). Однако если кинетические характеристики транспорта ионов у личинок сразу после вылупления сходны с таковыми у взрослых рыб, то относительные величины уровня обмена катионов, рассчитанные на единицу массы, совершенно различны. Например, величина потери Na в растворе 50 мкмоль Ca^{2+} /л у двухдневных личинок щуки составляет

(33.6 ± 8.9) мкмоль/(г·ч), а поглощение Са из 500 мкмоль Ca^{2+} /л — (15.3 ± 3.1) мкмоль/(г·ч). Сходные результаты получены и для четырех суточных личинок плотвы, уровень обмена Na и Са которых более чем в 10 раз превысил величину обмена у взрослых рыб. Полученные результаты позволяют сделать вывод, что незадолго до вылупления у эмбрионов формируется система ионного обмена, идентичная таковой у взрослых рыб. Точное время начала ее функционирования трудно установить из-за влияния яйцевой оболочки и перивителлиновой жидкости, выступающих в качестве демпферных систем между эмбрионом и средой. И тем не менее сразу после вылупления обмен, по крайней мере Na и K, подчиняется тем же закономерностям, что и у взрослых рыб. Важное значение для понимания причины высокой чувствительности личиночной стадии развития рыб к различным повреждающим воздействиям, вероятно, имеет чрезвычайно интенсивный уровень ионного обмена личинок с внешней средой. Нетрудно представить, что изменение каких-либо параметров внешней среды, в той или иной степени оказывающих неблагоприятное влияние на процессы ионного обмена, имеет для взрослых рыб сравнительно отдаленные последствия (несколько суток или недель), поскольку изменения ионного состава в организме происходят довольно медленно и поэтому существует возможность реализоваться защитным, компенсаторным механизмам. Другое дело, когда даже при незначительных воздействиях концентрация ионов во внутренней среде у личинок будет стремительно изменяться из-за высокого уровня обмена и отсутствия резервов катионов, потребность в которых у развивающегося организма чрезвычайно высока.

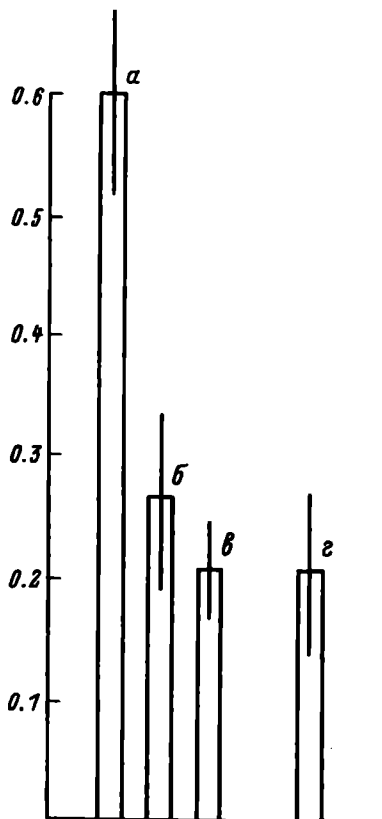
Атлантический лосось *Salmo salar* — один из наиболее широко используемых объектов исследования. Интерес к нему объясняется как чисто научными проблемами биологии вида, так и тем, что лосось — ценный промысловый вид. Проходной образ жизни лосося обуславливает неоднократную смену типа осморегуляции в онтогенезе. Первые стадии жизненного цикла проходят, как правило, в реках с низкой минерализацией. Проведя в пресной воде от 1 года до 7 лет, молодь лосося уходит в море. Этому предшествует смолтификация — сложный комплекс морфофункциональных перестроек организма, обеспечивающих существование рыб в морской воде. Литературные данные, касающиеся перестройки систем осмотической регуляции с гиперосмотического типа на гипоосмотический у молоди лосося, противоречивы [32, 33, 62]. Обмен Na и Са в зависимости от минерального состава воды в настоящее время изучен недостаточно. В связи с этим нами было проведено исследование обмена этих катионов у лосося на ранних стадиях развития в пресноводный период жизни и влияния минерализации воды на обмен этих катионов.

Исследование скорости общей потери Na из организма рыб выявило существенные различия между разными возрастными группами семги. Потери Na сеголетками лосося (пестрятки) в июле достигают уровня 0.6 мкмоль/(г·ч). В дальнейшем следующие 2–3 мес скорость этого процесса снижается и в октябре составляет 0.27 мкмоль/(г·ч). У годовиков лосося (покатники) потери Na в июле ниже, чем у пестряток

Рис. 12. Потери натрия у разных возрастных групп семги.

а — пестрятки (июль); *б* — пестрятки (октябрь); *в* — смолты (июль); *г* — десмолты (октябрь).

По оси ординат — скорость потери натрия, мкмоль/(г·ч).

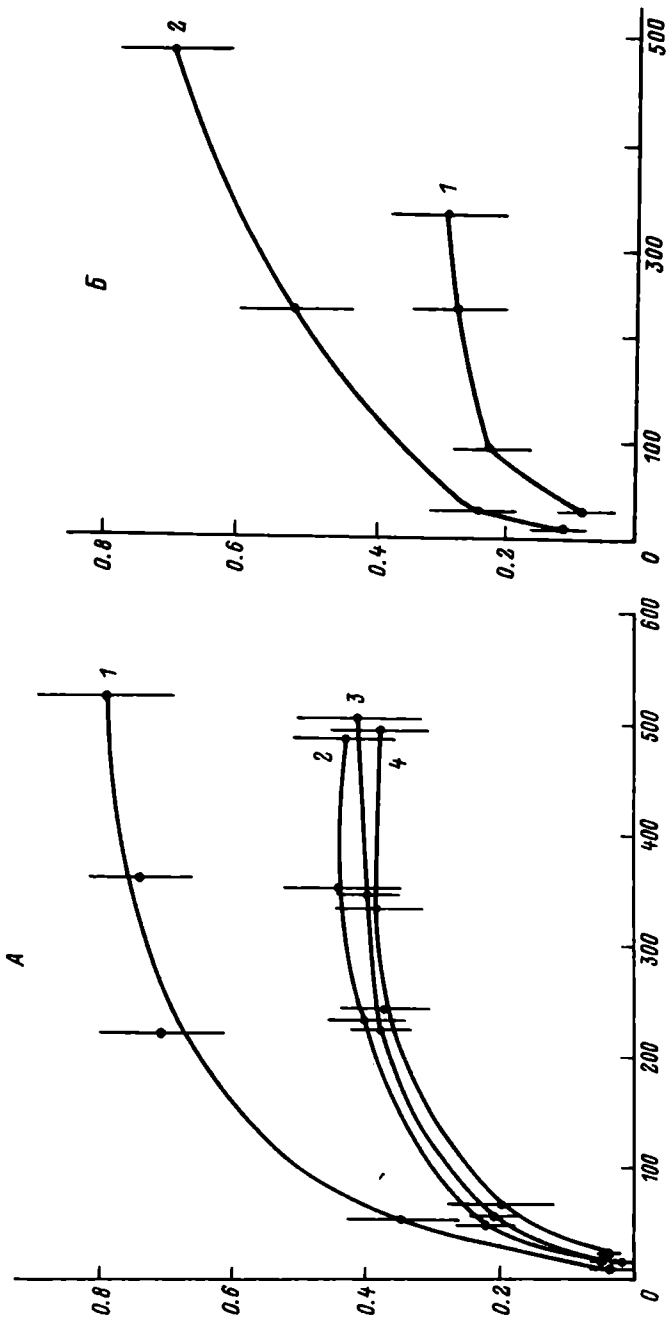


(0.21 мкмоль/(г·ч)) (рис. 12). Задержка покатионов в пресной воде до октября не вызывает у них изменений в скорости потерь Na. Таким образом, у молоди семги по мере развития имеет место тенденция к снижению потерь Na из организма в пересчете на единицу массы. Наиболее сильные изменения происходят в течение начального периода первого года жизни. Это согласуется с имеющимися в литературе данными [34] и, вероятно, связано с изменением соотношения между поверхностью жабр и объемом тела, а также со снижением проницаемости покровов и жабр рыб.

Наряду с уменьшением потерь Na у молоди семги с возрастом снижается максимальная скорость поглощения этого катиона из внешней среды. Поглощение Na у всех исследованных возрастных групп рыб начинается при концентрации его в воде 10–20 мкмоль/л и достигает значений, близких к максимальным, при 300–400 мкмоль/л (рис. 13, А).

Исследование скорости поглощения Ca из воды у молоди семги показало, что поглощение его, так же как и Na, зависит от концентрации катиона во внешней среде (рис. 13, Б). У пестрятки максимальная скорость транспорта (V_{max}) наблюдается при концентрациях Ca в воде, превышающих 500 мкмоль/л, а у покатионов — 250 мкмоль/л.

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что молодь семги на протяжении всего пресноводного периода жизни активно поглощает Na и Ca из внешней среды. Это противоречит выводам ряда работ, из которых следует, что переход с пресноводного типа осморегуляции (гиперосмотического) к морскому (гипоосмотическому) осуществляется уже в речной период. Интенсивную экскрецию Na у молоди лосося авторы этих работ [32, 33] предлагают использовать в качестве надежного критерия смолтификации. Представленные здесь данные не вызывают сомнений, однако, их трактовка, на наш взгляд, представляется недостаточно доказанной по следующим причинам. Известно, что процедура поимки рыб любыми орудиями лова, различные



манипуляции при содержании в лабораторных условиях вызывают сдвиг физиолого-биохимических параметров в организме пресноводных рыб [12, 20], в том числе параметров ионного обмена в жабрах. В связи с этим в работах сравнительного характера необходимы стандартизация и единообразие в порядке отбора экспериментального материала и проведении с ним тех или иных процедур и операций. Последствия сильных воздействий раздражителей, в частности манипуляционного стресса (хелдлинга), могут наблюдаться по истечении 1–2 сут. Степень и сроки восстановления нормального баланса Na зависят от силы стрессорного воздействия, а также от вида, возраста и физиологического состояния рыб. Поэтому вывод о наличии гипоосмотической регуляции у покнатников семги в пресноводный период жизни, основанный на данных, свидетельствующих об отрицательном балансе Na у рыб, не адаптированных к экспериментальным условиям, вызывает серьезные сомнения. На наш взгляд, система гипоосмотической регуляции (т. е. экскреция Na) начинает функционировать только в морской воде в результате увеличения концентрации ионов в плазме крови. В пользу этого свидетельствует ряд работ по акклимации молоди лосося к морской воде [26, 33, 34, 62].

Таким образом, на протяжении всего периода пребывания молоди в пресной воде осморегуляция осуществляется по гипертоническому типу благодаря активному поглощению Na из внешней среды. Величина обмена Na и Ca между организмом и средой у молоди семги изменяется в процессе онтогенеза. Интенсивность обмена Na уменьшается уже на первом году жизни. В последующие сроки пребывания молоди в пресной воде уровень обмена Na не изменяется. Величина поглощения Ca у ранних пестряток (июнь) в среднем в 2 раза выше, чем у покнатников. Поглощение Na и Ca из внешней среды у разных возрастных групп семги происходит в соответствии с уравнением Михаэлиса–Ментен и характеризуется низкими константами полунасыщения (K_m) для этих ионов. Величина K_m для Na одинакова на протяжении всего пресноводного этапа жизни молоди семги и составляет 50–60 мкмоль/л.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ РЫБ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ИОННОГО ОБМЕНА В ЖАБРАХ

Гипотеза Маккалума [56] объясняет солевой состав и концентрацию отдельных ионов во внутренней жидкости позвоночных величиной солености и другими гидрохимическими показателями древнего океана

Рис. 13. Поглощение натрия и кальция у разных возрастных групп семги.

А — поглощение Na: 1 — пестрятки (июль); 2 — покнатники (июль); 3 — покнатники, задержанные в пресной воде (десмолты, октябрь); 4 — пестрятки (октябрь).
Б — поглощение Ca: 1 — покнатники; 2 — пестрятки.
По оси ординат — поглощение Na и Ca, мкмоль/(г·ч); *по оси абсцисс* — концентрация Na и Ca в растворе, мкмоль/(г·ч).

в ту эпоху, когда формировались предки позвоночных. По этой гипотезе концентрация солей в крови пресноводных и морских рыб с того времени изменилась незначительно, поэтому по ее величине косвенно можно говорить о солености и ионном составе древнего океана. Однако работы океанологов убедительно свидетельствуют о неизменности солености и солевого состава океана в течение 1.7 млрд. лет [4, 5], что не позволяет считать эту гипотезу достаточно обоснованной. Тем не менее некоторые исследователи связывают происхождение пресноводных и морских форм, в том числе предков позвоночных, с соленостью воды более низкой, чем в океане [1, 30]. Эти выводы обоснованы многочисленным фактическим материалом и дают основание предполагать важную роль солоноватых бассейнов для формирования пресноводной фауны. По мнению Крогана [38], огромные по площади солоноватые бассейны существовали на протяжении многих геологических эпох. Примером тому могут служить Балтийский, Каспийский бассейны, в которых имеет место большой и стабильный градиент солености. Поэтому сходные ситуации могли существовать в прошлые геологические эпохи и оказывать значительное влияние на эволюцию солоноватоводной и пресноводной фауны.

Проникновение в пресные водоемы, а точнее в воду с соленостью ниже 5–8‰ (по терминологии В. В. Хлебовича – критическая соленость) связано с формированием у рыб специализированных систем ионной и осмотической регуляции, локализованных в эффекторных органах [31]. По мнению Ю. В. Наточина [23, 24], уровень осмотического давления крови, который у костистых рыб примерно в 3 раза ниже, чем в океанической среде, связан с максимальным снижением энергетических затрат, расходуемых на осморегуляцию в пресной воде, и зависит от внутриклеточной концентрации K – доминирующего внутриклеточного иона, т. е. осмолярность крови рыб в конечном счете определяется оптимальной для клеточной активности концентрацией ионов K . Нужно подчеркнуть, что независимо от причин, обусловивших величину суммарной концентрации солей в крови рыб и в первую очередь Na и Cl , необходимое осмотическое давление и содержание отдельных ионов у пресноводных рыб обеспечиваются согласованной работой эффекторных органов.

Роль почек на пресноводном этапе эволюции рыб и закономерности эволюции почечной функции широко освещены в работах А. Г. Гинецинского и Ю. В. Наточина [13, 22, 24, 25]. В отношении функции жабр принято считать, что адаптация к пресной воде во многом обусловлена развитием натрий- и хлортранспортующих механизмов, обладающих высоким сродством при низкой проницаемости жабр для ионов. Тот факт, что ионообменные механизмы (Na^+/H^+ , Na^+/H^+ , Cl^-/HCO_3^-), присущие транспортным системам жабр пресноводных рыб, были обнаружены в жабрах морских костистых рыб и элазобранхий, поддерживающих концентрацию Na и Cl в крови более низкую, чем в морской воде [41, 44, 46], позволило Эвансу [41] высказать предположение относительно значения этих ионообменных систем в эволюции рыб. Первая точка зрения заключается в том, что присутствие ионообменных

механизмов „пресноводного типа” у морских рыб является генетической „памятью” о пресноводном этапе жизни их предков. Это предположение основывается на представлении о том, что первичная функция ионообменных процессов – регуляция Na и Cl, а сопряженная экскреция кислот и оснований служит для поддержания электронейтральности эпителиальных мембран. Альтернативное предположение заключается в том, что функции кислотнo-щелочной регуляции и удаления продуктов азотистого обмена первичны. Наличие этих механизмов и было движущей силой для последующей эволюции этих систем. Эта гипотеза интересна тем, что, согласно ей, необходимые для существования рыб в пресной воде жаберные механизмы транспорта Na и Cl возникли раньше, чем они стали нужны. Доказательства для этой гипотезы получены в работе по ионному обмену, выполненной на представителе миксин – единственной группы позвоночных, которая никогда не заселяла пресные воды [45]. В связи с этим интересно отметить, что в почках миксин обнаружены гломерулы, которые, как раньше считалось, сформировались у позвоночных в процессе освоения пресных вод. По мнению Ю. В. Наточина, это свидетельствует о том, „... что клубочек служит необходимым элементом экскреторного органа, участвующего в ионной регуляции и волюморегуляции, и гломерулярный нефрон, по-видимому, явился основой для последующей адаптации позвоночных к жизни в пресной воде ...” [25, с. 13].

Таким образом, результаты морфофизиологических исследований жабр и почек позволяют обоснованно полагать, что эволюция позвоночных во многом была предопределена функциональной и морфологической организацией эффекторных органов морских предков позвоночных. Следует подчеркнуть, что речь идет лишь об имевшихся предпосылках.

На основании изучения обмена Na при адаптации рыб к низким рН воды и учитывая, что характерной особенностью пресных вод является непостоянство и большой размах колебаний рН, мы высказали предположение о важной роли в эволюции пресноводных животных этого абиотического фактора [7]. По-видимому, адаптация предков рыб к пресной воде с концентрацией водородных ионов в сотни раз более высокой или низкой, чем в морской воде, не могла бы осуществиться без развития специальных физиологических механизмов, поддерживающих постоянство величины рН крови на уровне рН морской воды (7.8–8). Функциональной основой этих механизмов и являются Na^+/H^+ , $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$, $\text{Ca}^{2+}/\text{NH}_4^+$ и $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ -обменные процессы, позволившие одновременно обеспечивать гиперосмотичность и постоянство рН крови у рыб в пресной воде.

Результаты наших исследований свидетельствуют о примерном равенстве величин транспорта Ca, Na, Cl через жабры у пресноводных рыб и дают основание считать, что поглощение Ca сопряжено с экскрецией ионов NH_4 . Поскольку один ион Ca может обмениваться на два иона NH_4 , что подтверждается нашими экспериментальными данными, эффективность удаления кислот из организма в ходе $\text{Ca}^{2+}/2\text{NH}_4^+$ -обмена будет в 2 раза выше, чем Na^+/H^+ -обмена. Суммарная „мощность”

$\text{Ca}^{2+}/2\text{NH}_4^+$ - и Na^+/H^+ -эксекреции кислот при экстремальных значениях рН внешней среды примерно в 3 раза больше „мощности” ионообменного механизма удаления избытка оснований $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$. Этот вывод находится в соответствии с экологическими наблюдениями. По данным Европейской консультационной комиссии по рыболовству, во внутренних водоемах, область рН, пригодная для жизни пресноводных рыб, находится в пределах величин 5–9 [39], т. е. рыбы значительно лучше переносят закисление воды (по отношению к рН крови), чем ее защелачивание. По-видимому, не последнюю роль в этом играют отмеченные выше особенности ионообменных процессов в жабрах рыб.

Наконец, хотелось бы особо подчеркнуть большое значение физиологических механизмов транспорта Са для эволюции пресноводных рыб. Об этом свидетельствует высокое сродство кальцийтранспортирующих систем, способных с высокой скоростью поглощать этот ион из воды с очень низкой концентрацией Са [9, 11]. Величина чистого поглощения Са у рыб значительно превышает величину чистого поглощения Na. Эти результаты, должно быть, и объясняют более высокое содержание в теле рыб Са, чем Na и К. Другими словами, если натрийтранспортирующая система жабр в первую очередь обеспечивает осмотическое постоянство крови рыб, то кальцийтранспортирующая система — кальциевый компонент опорных и покровных тканей, различных клеточных и внутриклеточных мембран. Таким образом, кальцийтранспортирующие ионообменные физиологические механизмы жабр, вероятно, необходимый элемент минерального обмена, кислотно-щелочной регуляции и экскреторной функции у пресноводных рыб.

Калийтранспортирующая система жабр, обладающая чрезвычайно высоким сродством к К во внешней среде также, по нашему мнению, может рассматриваться как обязательный компонент ионной регуляции, по крайней мере у пресноводных костистых рыб. Кроме того, важным приспособлением, обеспечивающим высокую эффективность систем ионной регуляции у рыб при изменении ионного состава и степени минерализации пресных вод, является способность в больших пределах регулировать проницаемость жабр для солей, которая достигается, на наш взгляд, качественными преобразованиями межклеточных соединений эпителия жабр [10].

Литература

1. Бирштейн Я. А. Некоторые проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны // Успехи соврем. биологии. 1949. Т. 27, № 1.
2. Богоявленская М. П. Возможность использования Ca^{45} в качестве метки рыб // Рыб. хоз-во. 1955. № 11.
3. Бодрова Н. В., Краюхин Б. В. Про значення кальцію для молоді коропа // Деякі питання фізіології травлення та обміну речовин у рыб. Киев, 1962.
4. Бруевич С. В. Об устойчивости химического состава океанической воды в пост-протерозойское время // Океанология. 1968. Т. 8, № 6.
5. Виноградов А. П. Образование океана // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1967. № 4.

6. *Виноградов Г. А.* Осмотическая регуляция некоторых ледниковых реликтовых ракообразных в связи с особенностями их экологии и происхождения // Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976.
7. *Виноградов Г. А.* Адаптация водных животных с различными типами осморегуляции к понижению pH внешней среды // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979.
8. *Виноградов Г. А., Гдовский П. А., Матей В. Е.* Закисление водоемов и его влияние на метаболизм у пресноводных животных // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979.
9. *Виноградов Г. А., Комов В. Т.* Особенности ионной регуляции окуня *Percia fluviatilis* L. (Percidae) в связи с проблемой закисления водоемов // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, № 1.
10. *Виноградов Г. А., Комов В. Т., Матей В. Е.* Функциональные основы действия низких pH на рыб и ракообразных // Физиологические и биохимические аспекты токсикологии пресноводных животных // Инт биологии внутренних вод. АН СССР. Борок, 1984. С. 147–190. Деп. в ВИНТИ 26.03.84, № 1637.
11. *Виноградов Г. А., Матей В. Е., Даль Е. С.* Влияние кальция на минеральный обмен и ультраструктуру жабр у пресноводных рыб // Реакции гидробионтов на загрязнение. М., 1983.
12. *Восилене М. Е.* Влияние различных стрессорных воздействий на показатели крови // Тез. докл. VI Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб. Вильнюс, 1985.
13. *Гинецинский А. Г.* Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.; Л., 1964.
14. *Евтушенко Н. Ю., Борисюк А. Б.* Биосинтетическая направленность обменных процессов в печени карпа *Cyprinus carpio* L. (Cyprinidae) в зависимости от концентрации магния в воде // Вопр. ихтиологии. 1985. Т. 25, № 2.
15. *Зотин А. И.* Физиология водного обмена у зародышей рыб и круглоротых. М., 1961.
16. *Каневский Ю. П.* Кинетика обмена натрия и калия между организмом и пресноводной средой у миноги *Lampetra fluviatilis* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1981. Т. 17, № 6.
17. *Кирпичников В. С., Световидов А. Н., Трошин А. С.* Поглощение и отдача радиоактивного кальция дафниями, циклопами и гуппиями // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110, № 6.
18. *Кудрявцева Г. В., Гosh Р. Н., Жукинский В. Н., Васильева И. Г., Пустовит Е. Н., Алексеев В. Р.* Изменение концентрации ионов в „критические“ периоды развития белого амура (*Stenopharingodon igella* val.) // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб. Киев, 1982. Ч. 3.
19. *Лаврова Е. А., Штерман Л. Я., Наточин Ю. В.* Накопление ионов из воды различной минерализации и их потеря в среду радужной форелью // Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, № 1.
20. *Мартымянов В. И.* Стресс как источник ошибок при эколого-физиологических и биохимических исследованиях рыб // Оценка погрешностей методов гидробиологических и ихтиологических исследований. Рыбинск, 1982.
21. *Мартымянов В. И.* Динамика концентраций электролитов у пресноводных рыб при стрессе // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.
22. *Наточин Ю. В.* Ионрегулирующая функция почки. Л., 1976.
23. *Наточин Ю. В.* Океан и эволюция водно-солевого гомеостаза // Природа. 1981. № 4.
24. *Наточин Ю. В.* Водно-солевой гомеостаз: эволюция и экология. Сыктывкар, 1982.
25. *Наточин Ю. В.* Проблема эволюционной физиологии водно-солевого обмена. Л., 1984.
26. (*Наточин Ю. В., Лукьяненко В. И., Лаврова Е. А., Металлов Ю. Ф.*) *Natochin Ju. V., Lukianenko V. I., Lavrova E. A., Metallov J. F.* Electrolyte composition of embryo and larva of the russian Sturgeon in the process of development // Comp. Biochem., Physiol. A. 1976. Vol. 55, N 1.

27. Романенко В. Д., Арсан О. Н., Соломатина В. Д. Кальций и фосфор в жизнедеятельности гидробионтов. Киев, 1982.
28. Соколов В. А. Основные закономерности метаболизма некоторых минеральных ионов в раннем онтогенезе вьюна и щуки при различных условиях инкубации // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб. Киев, 1982. Ч. 3.
29. Турстон Р. В., Виноградов Г. А., Комов В. Т., Матей В. Е. Влияние низких значений рН, солей аммония и обессоливания на активность ферментов, обмен натрия в жабрах и ультраструктуру хлоридных клеток у пресноводных рыб: Сообщение 2 // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 44.
30. Хлебкович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974.
31. Хлебкович В. В., Виноградов Г. А., Дирин Д. К., Львова Т. Г. Натриевый и кальциевый обмен икры горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) в первые часы после оплодотворения в водах разной минерализации // Вопр. ихтиологии. 1977. Т. 17, вып. 3.
32. Черницкий А. Г., Штерман Л. Я. Особенности осморегуляции мигрирующей молоди атлантического лосося *Salmo salar* L. // Вопр. ихтиологии. 1981. Т. 21, вып. 3.
33. Штерман Л. Я. Обратимость перестройки осморегуляции атлантического лосося // Проблемы биологии и экологии атлантического лосося. Л., 1985.
34. Штерман Л. Я., Шеффер В. Г. Некоторые особенности солевого обмена *Salmo salar* L. и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walb. Белого моря // Соленостные адаптации водных организмов. Л., 1976.
35. Berg A. Studies on the metabolism of calcium and strontium in freshwater fish; I. Relative contribution on direct and intestinal absorption // Met. ist. ital. idrobiol. 1968. Vol. 23, N 1.
36. Buckley J. A., Whitmore C. M., Liming B. D. Effects of prolonged exposure to ammonia on the blood and liver glycogen of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // Comp. Biochem., Physiol. C. 1979. Vol. 63, N 2.
37. Cameron J. N., Heisler N. Studies of ammonia in the rainbow trout: physio-chemical parameters, acid-base behavior // J. Exp. Biol. 1983. Vol. 105.
38. Croghan P. C. Ionic and osmotic regulation of aquatic animals // Environmental Physiology of Animals. London, 1976.
39. (Дажо Р.) Дажо Р. Основы экологии. М., 1975.
40. Eddy F. G. Uptake and loss of potassium by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in fresh water and dilute sea water // J. Exp. Biol. 1985. Vol. 118.
41. Evans D. H. Ionic exchange mechanisms in fish gills // Comp. Biochem., Physiol. A. 1975. Vol. 51, N 3.
42. Evans D. H. The effects of various external cations and sodium transport inhibitors on sodium uptake by the sailfin molly, *Poecilia latipinna*, acclimated to sea water // J. Comp. Physiol. 1975. Vol. 96, N 1.
43. Evans D. H. Further evidence for a Na/NH_4 exchange in marine teleost fish // J. Exp. Biol. 1977. Vol. 70, N 1.
44. Evans D. H. Mechanisms of acid extrusion by two marine fishes: the teleost, *Opsanus beta*, and the elasmobranch, *Squalus acanthias* // J. Exp. Biol. 1982. Vol. 97.
45. Evans D. H. Gill Na^+/H^+ and $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ exchange systems evolved before the vertebrates entered fresh water // J. Exp. Biol. 1984. Vol. 113.
46. Evans D. H., Kormanik G. A., Krasny E. J. Mechanisms of ammonia and acid extrusion by the little skate, *Raja erinacea* // J. Exp. Zool. 1979. Vol. 208, N 2.
47. Fenwick J. C. Ca^{2+} - activated adenosinetriphosphatase activity in the gills of freshwater and seawater adapted eels (*Augnilla rostrata*) // Comp. Biochem., Physiol. B. 1979. Vol. 62, N 1.
48. Fleming W. R. Calcium metabolism in teleosts // Amer. Zool. 1967. N 7.
49. Fleming W. R. Electrolyte metabolism of teleost including calcified tissues // Chemical Zoology. New York, 1968. Vol. 8.
50. Flik G. R., Rijs J. H., Wendelaar Bonga S. E. Evidence for high - affinity Ca^{2+} - ATPase activity and ATP-driven Ca^{2+} - transport of the gill epithelium of the cichlid fish *Oreochromis mosambicus* // J. Exp. Biol. 1985. Vol. 119.

51. *Fraser G. A., Harveu H. H.* Effects of environmental pH on the ionic composition of the white Sucker (*Catostomus commersoni*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) // *Canad. J. Zool.* **1983**. Vol. 62.
52. *Höbe H., Laurent P., McMahon B. R.* Whole body calcium flux rates in freshwater teleost as a function of ambient calcium and pH levels: A comparison between the euryhaline trout, *Salmo gairdneri* and stenohaline bullhead, *Ictalurus nebulosus* // *J. Exp. Biol.* **1984**. Vol. 113.
53. *Kerstetter T. H., Kirschner L. B.* Active chloride transport by the gills of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *J. Exp. Biol.* **1972**. Vol. 56, N 1.
54. *Kerstetter T. H., Kirschner L. B., Rafuse D.* On the mechanisms of Na^+ ion transport by the irrigated gills of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *J. Gen. Physiol.* **1970**. Vol. 56, N 2.
55. *Kormanik G. A., Cameron J. N.* Ammonia excretion in the FW catfish: the role of diffusion // *Amer. Soc. Zool.* **1981**. Vol. 21, N 4.
56. *MacCallum A. B.* Palaeochemistry of body fluids // *Physiol. Revs.* **1926**. Vol. 6.
57. *Maetz J.* Branchial sodium exchange and ammonia excretion in the gold fish *Carassius auratus*. Effects of ammonia-loading and temperature changes // *J. Exp. Biol.* **1972**. Vol. 56, N 3.
58. *Maetz J.* $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$, Na^+/H^+ exchanges, NH_3 movement across gill of *Carassius auratus* // *J. Exp. Biol.* **1973**. Vol. 58, N 1.
59. *Maetz J.* Origine de la difference de potentiel electrique transbranchial chez le poisson rouge *Carassius auratus*. Importance de l'ion Ca^{2+} // *C. r. Acad. sci. (C)*. **1974**. Vol. 279.
60. *Miles H. H., Smith L. S.* Ionic regulation in migrating salmon // *Comp. Biochem., Physiol.* **1968**. Vol. 26, N 2.
61. *Pang P. K. T., Griffith R. H., Maetz J., Pic R.* Calcium uptake in fishes // *Epithelial Transport in the Lower Vertebrates*. Cambridge, **1980**.
62. *Parry G. L.* Osmotic and ionic changes in migrating salmon // *J. Exp. Biol.* **1961**. Vol. 38, N 2.
63. *Perry S. F., Wood C. M.* Kinetics of branchial calcium uptake in the rainbow trout: effects of acclimation to various external calcium levels // *J. Exp. Biol.* **1985**. Vol. 116.
64. *Peterson R. H., Daye P. J., Metcalfe J. L.* Inhibition of salmon (*Salmo salar*) hatching at low pH // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* **1980**. Vol. 37, N 5.
65. (*Pora A. E., Precup O.*) *Пора А. Е., Прекуп О.* Об изучении экскреторных процессов у пресноводных рыб: Сообщение II. Влияние температуры среды на выделительные процессы у карпа и карея // *Вопр. иктиологии*. **1960**. Вып. 15.
66. *Robertson J. D.* Osmotic and ionic regulation in aquatic invertebrates // *Recent advances in invertebrate physiology*. Oregon, **1957**.
67. *Rudy P. P., Potts W. T. W.* Sodium balance in the eggs of the atlantic salmon (*Salmo salar*) // *J. Exp. Biol.* **1969**. Vol. 50, N 1.
68. *Runn N. J., Johansson N., Milbrink G.* Some effects of low pH on the hatchability of eggs of perch, *Perca fluviatilis* L. // *Zoologica (BRD)*. **1977**. N 5.
69. *Simkiss K.* Calcium metabolism of fish in relation to ageing // *The ageing of fish*. Surrey, **1974**.
70. *Smith H. W.* From fish to philosophe // Little Brown. Boston, **1953**.

В. И. Лукьяненко, В. В. Лукьяненко

БИОХИМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ОСЕТРОВЫХ РЫБ

Одной из фундаментальных проблем биологической науки в целом и многих ее самостоятельных разделов, в том числе ихтиологии, по праву считается проблема межвидовой и внутривидовой изменчивости. Долгое время ее разработка велась с позиций и методами морфологии, однако, в середине 50-х годов текущего столетия стали привлекаться так называемые новые методы исследования: биохимические, биофизические, физиологические, иммунохимические. Особая ценность их состоит в том, что они используются при рассмотрении вопросов, которые трудно решаются с помощью традиционных для ихтиологии приемов исследования. Мы имеем в виду, прежде всего, внутривидовую популяционную структуру политипических видов рыб, характер и выраженность межпопуляционных различий, внутривидовую разнокачественность рыб, особенности систематически близких видов, обитающих в разных экологических условиях, и многое другое.

Принципиальное значение при этом имеют два обстоятельства. Во-первых, новые методы, в частности биохимические и иммунохимические, значительно расширяют возможности изучения внутривидовой (межпопуляционной и внутривидовой) изменчивости за счет включения огромного пласта новых, скрытых ранее от глаз морфологов биохимических признаков организма: особенностей сывороточных, клеточных и тканевых белков. Во-вторых, они позволяют дать генетическую оценку выявляемых межпопуляционных различий, поскольку к настоящему времени доказана генотипическая обусловленность белковой изменчивости у разных по высоте организации групп животных. Это очень существенно, так как „генетическая оценка межпопуляционных отличий (а в отдельных случаях и отличий между таксономическими единицами) является одной из важнейших предпосылок дальнейшего развития эволюционной теории“ [67, с. 36].

Наконец, и это не менее важно, изучение биохимической межвидовой, межпопуляционной и внутривидовой изменчивости рыб имеет самостоятельное значение для экологической биохимии рыб - новой стремительно развивающейся самостоятельной дисциплины ихтиологического профиля [40, 42, 43], поскольку поиск все новых и новых черт разнообразия в единстве создает фактическую основу для понимания биохимических особенностей, их сути и выраженности у разных по экологии систематически близких видов и разных популяций в пределах

одного вида. В этих же исследованиях выявляются и стабильные биохимические показатели, которые успешно используются для решения спорных вопросов надвидовой и внутривидовой систематики рыб. Органическая связь этих двух проблем — популяционной биохимии и биохимической систематики и составляющих их задач одного направления (биохимическая изменчивость рыб) — определяется не только тем, что изменчивость одних и стабильность других биохимических показателей выявляются в одном и том же исследовательском процессе, но и тем, что любому экологическому исследованию предшествует определение систематического положения изучаемого объекта [15, 42, 43, 68].

Центральное место в эколого-биохимических исследованиях по праву занимают белки, в частности белки крови. Многообразная физиологическая роль этой группы белков, их способность чутко отражать особенности функционального состояния организма, обусловленные внутренними и внешними факторами, определяют нарастающий интерес исследователей к этой важнейшей биохимической системе крови.

Изучение фракционного состава белков крови началось около четырех десятилетий тому назад, и к настоящему времени накоплена довольно значительная литература по белкам различных групп рыб. Однако в большинстве работ использован электрофорез на бумаге или в агаре, с присущей ему низкой разрешающей способностью. Поэтому к середине 60-х годов сложилось представление о меньшей по сравнению с высшими позвоночными функциональной дифференцировке и несовершенстве фракционного состава сывороточных белков у рыб. К тому же содержание общего белка и альбуминов в сыворотке крови рыб почти в 2 раза ниже, чем у млекопитающих. Эти данные послужили основанием для распространения в недалеком прошлом точки зрения об „упрощенном“ белковом составе сыворотки у рыб, определяемом якобы примитивной структурой тканей печени и почек. В гротесковой форме она представлена в работе Гантера с соавторами [69], согласно которым белковый состав сыворотки крови рыб подобен белковому составу сыворотки крови человека, страдающего циррозом печени, или крысы, больной нефрозом. Такая оценка белкового состава крови рыб, в частности степени гетерогенности сывороточных белков, находится в противоречии с высоким биологическим потенциалом и адаптивной пластичностью рыб, процветающего и наиболее многочисленного в видовом отношении класса позвоночных.

Принципиально иные данные о степени гетерогенности сывороточных белков у разных по уровню организации групп рыб были получены нами во второй половине 60-х годов с помощью одного из наиболее эффективных методов электрофоретического анализа — электрофореза в полиакриламидном геле [53, 57, 58, 60]. Полиакриламидный гель имеет ряд преимуществ перед другими носителями для зонального электрофореза. В этой среде разделение белковых молекул идет одновременно по двум независимым: поверхностной плотности заряда и размерам молекулы. Сочетание электрофоретического эффекта и эффекта „молекулярного

сита" дает более высокое разрешение, чем удается получить обычными методами, в которых используются различия белков только по электрофоретической подвижности.

Уже на первом этапе изучения фракционного состава сывороточных белков с помощью диск-электрофореза в полиакриламидном геле (трубочный вариант) нам удалось разделить сывороточные белки осетровых рыб на 15–22 компонента против 3–5, выявляемых с помощью зонального электрофореза на бумаге. Среди первых 4 исследованных видов осетровых наибольшее число компонентов обнаружено у русского осетра (20) и стерляди (17), а у севрюги и белуги – по 15 компонентов [53, 60]. Сывороточные белки человека этим методом удается разделить на 16–17 компонентов. Иными словами, по степени гетерогенности сывороточные белки хрящевых ганоидов, а также хрящевых и костистых рыб [16, 57] не только не уступают белкам высших позвоночных, в том числе и человеку, но даже превосходят их.

Как известно, именно физико-химическая гетерогенность сывороточных белков лежит в основе полифункциональности этой важной биохимической системы крови. Что касается пониженного содержания общего сывороточного белка и его важнейшей фракции – альбуминов, то оно действительно имеет место, но носит ярко выраженный адаптивный характер [58]. Таким образом, уже в начале 70-х годов была доказана несостоятельность прежних представлений об „упрощенном“ фракционном составе сывороточных белков у рыб по сравнению с теплокровными животными. В течение 70-х годов нам удалось расширить список исследованных видов осетровых рыб и показать, что для всех них характерна высокая гетерогенность сывороточных белков. Например, сывороточные белки сибирского осетра обской и байкальской популяций представлены 16–19 компонентами, амурского осетра – 15–22, калуги – 18–23, шипа – 14–18 компонентами [51, 52, 57].

Дальнейшее изучение этого вопроса, выполненное нами в последние годы совместно с Е. В. Кузьминым и О. Ю. Кузьминой с помощью усовершенствованного блокового варианта электрофореза в полиакриламидном геле, позволило вскрыть еще более высокую гетерогенность и чрезвычайно широкую амплитуду индивидуальной изменчивости фракционного состава сывороточных белков осетровых рыб. Так, у русского осетра в среднем выявляются 29 компонентов (при амплитуде индивидуальных колебаний 21–40 компонентов), у севрюги – 29 (22–37), у стерляди – 28 (20–35), у белуги – 26 компонентов (20–30).

Обнаруженная нами чрезвычайно высокая электрофоретическая гетерогенность сывороточных белков осетровых рыб и их основных фракций (альбуминов, альфа- и бета-глобулинов) дала возможность приступить к изучению внутривидовой биохимической изменчивости и полиморфизма этой интересной и разнообразной в экологическом отношении группы рыб, которая включает в себя проходные, полупроходные и туводные формы. Первые исследования этого цикла были выполнены на группе проходных каспийских осетровых: русском осетре, севрюге и белуге, составляющих основу отечественного краснополья и дающих более 90 % от современных мировых уловов осетровых.

Явление биохимического полиморфизма осетровых рыб было открыто нами в конце 60—начале 70-х годов [45, 53, 57, 59, 60] на примере сывороточных альбуминов. Многогранная физиологическая роль сывороточных альбуминов и их участие в водном обмене определяют особое значение этой группы белков в обеспечении нормальной жизнедеятельности рыб в различных экологических условиях. Особое значение приобретает альбуминовая система для проходных рыб, жизненный цикл которых проходит в разных экологических условиях (в море и в реке), определяющих различную направленность водного обмена (борьба с дегидратацией или с гипергидратацией).

ПОЛИМОРФИЗМ АЛЬБУМИНА

Уже в первой серии наших работ по фракционному составу сывороточных белков осетровых рыб выявлен полиморфизм альбуминов у севрюги [53], русского осетра [59, 60], сибирского осетра [57, 59] и белуги [59]. У русского осетра, в частности, обнаружены два типа альбуминов: однокомпонентный (А-тип) и двухкомпонентный (АВ-тип). Относительная подвижность однокомпонентного альбумина 0.74 (лим. 0.72—0.76). В количественном отношении он составляет около 20% от общего белка при амплитуде индивидуальных колебаний 15—27%. У рыб, имеющих двухкомпонентный альбумин, первый из них („быстрый“), как правило, в количественном отношении в 2—3 раза больше второго („медленного“) компонента с относительной подвижностью 0.66 (лим. 0.63—0.69). Суммарное содержание альбумина у рыб АВ-фенотипа составляет 21—29% от общего сывороточного белка, при этом на долю „быстрого“ компонента приходится 15—18%, на долю „медленного“ — лишь 6—9% от общего белка.

Альбумины белуги также представлены 1 или 2 компонентами (А-тип и АВ-тип), причем у большинства исследованных особей (от 75 до 90% в различных выборках) выявлен однокомпонентный альбумин с относительной подвижностью 0.73 (лим. 0.72—0.75) и количественным содержанием 23—28% от общего сывороточного белка. Вместе с тем у части рыб (10—25% особей) альбумин представлен 2 компонентами, различающимися относительной подвижностью и относительным содержанием белка. Первый из них — „быстрый“ с относительной подвижностью 0.73, т. е. с подвижностью однокомпонентного альбумина фенотипа А. Второй компонент — „медленный“ с относительной подвижностью 0.66 (лим. 0.65—0.68). В количественном отношении первый компонент, составляющий 8—16% от общего белка, заметно меньше второго — 14—20%. У некоторых рыб, имеющих двухкомпонентный альбумин, „быстрый“ и „медленный“ компоненты в количественном отношении примерно одинаковы. Как у русского осетра, так и у белуги не обнаружено рыб, имеющих один „медленный“ альбумин (фенотип В).

Наиболее высокая гетерогенность сывороточного альбумина выявлена нами у сибирского осетра обской и байкальской популяций [57, 59]. У обского осетра, в частности, в зоне подвижности альбуминовой

фракции число компонентов варьирует от 1 до 4, но чаще их содержится 2 или 3. Относительная подвижность первого, т. е. наиболее „быстрого“ компонента (*A*), равна 0.67 (лим. 0.65–0.68), второго (*B*) – 0.62 (лим. 0.59–0.65) и третьего компонента (*C*) – 0.58 (лим. 0.57–0.61). В количественном отношении первый компонент (*A*) составляет в среднем 9% (лим. 6.9–14.1%), второй (*B*) – 11.3% (лим. 4.5–19.8%) и третий (*C*) – 5.7% (лим. 1.9–12.8%) от общего сывороточного белка. Компонент *A* обнаружен у всех обследованных особей сибирского осетра, причем у некоторых рыб он представляет собой единственный или однокомпонентный альбумин (фенотип *A*). Абсолютное большинство особей имеет двухкомпонентный (фенотип *AB*) или трехкомпонентный (фенотип *ABC*) альбумин (43 и 40% особей соответственно). Наконец, у 3 рыб обнаружен четырехкомпонентный альбумин (фенотип *ABCD*). Попутно отметим, что среди рыб, имеющих альбумин *AB*-типа, встречаются три варианта по количественному соотношению между компонентами *A* и *B*: $A=B$, $A>B$ и $A<B$. Обращает на себя внимание отсутствие, быть может, малая встречаемость среди особей сибирского осетра обской популяции альбумина *B*-типа, *C*-типа и *D*-типа. Все эти компоненты встречаются только в сочетании с быстро подвижным компонентом *A*, т. е. *AB*, *ABC* и *ABCD*, в то время как сочетание компонентов *BC*, *BD*, *CD* и *BCD* не обнаружено. У 6 исследованных нами особей байкальской популяции сибирского осетра выявлены те же три основных типа альбумина: *A*, *AB* и *ABC*. Разумеется, рассчитать частоту встречаемости тех или иных феногрупп альбумина у байкальской популяции сибирского осетра невозможно из-за малочисленности выборки.

Интересные результаты получены при сопоставлении частоты встречаемости отдельных феногрупп альбумина у русского и сибирского (обская популяция) осетров, существенно различающихся по экологии, поскольку первый из этих видов является типичным анадромным мигрантом, а второй обитает в основном в речных водах. Между этими видами выявлены существенные различия по частоте встречаемости альбумина *A*-типа. У русского осетра большинство исследованных особей (60.5%) имели альбумин *A*-типа, а у сибирского осетра рыбы с этим фенотипом альбумина встречались почти в 10 раз реже (7%). Кроме того, у сибирского осетра встречаются альбумин *ABC*-типа и даже пока не обнаруженный у русского осетра альбумин *ABCD*-типа. Выявленная нами более высокая степень гетерогенности альбумина у пресноводного сибирского осетра по сравнению с проходным русским осетром поставила перед необходимостью провести сравнительное изучение альбуминовой системы у проходных каспийских осетровых в морской и речной периоды жизни.

Этот цикл исследований выполнен совместно с И. Н. Камшилиным на белуге, русском осетре и севрюге [18, 22, 54, 56]. Рыб отлавливали в дельте Волги и в Северном Каспии, подвергали неполному биологическому анализу – измеряли длину, массу, определяли пол и стадию зрелости. Разделение белков выполнено методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле (блоковый вариант). В общей сложности

с 1976 по 1980 г. проанализировано более 3000 образцов крови каспийских осетровых.

В соответствии с ранее полученными предварительными данными [53, 58, 60] у всех исследованных видов каспийских осетровых альбумины представлены 2 фенотипами: однокомпонентным (*A*-тип) и двухкомпонентным (*AB*-тип), частота встречаемости которых у рыб в морской и речной периоды жизни существенно различается. В морской период жизни у каждого из 3 видов резко преобладают особи с однокомпонентным альбумином. Так, у всех 48 исследованных особей белуги, отловленных в Северном Каспии, обнаружен однокомпонентный альбумин *A*-типа: из 118 особей русского осетра фенотип *A* — у 95 особей (80.5%), фенотип *AB* — у 23 особей (19.5%), из 124 особей севрюги фенотип *A* выявлен у 111 рыб (89.6%) и фенотип *AB* — у 13 рыб (10.4%). Подавляющее большинство отловленных в Северном Каспии осетровых рыб с альбумином фенотипа *A* имели I и II стадии зрелости гонад. Однако у тех немногих рыб, которые имели гонады III и IV стадии зрелости, альбумины, как правило, были двухкомпонентными (*AB*-тип). Это в равной степени относится как к русскому осетру, так и к севрюге. Так, из 10 особей русского осетра, отловленных в море с гонадами III и IV стадии зрелости, двухкомпонентный альбумин был у 7 рыб (70%), а однокомпонентный альбумин только у 3 (30%). Из 10 особей севрюги, отловленных в море с гонадами III и IV стадий зрелости, 8 рыб имели двухкомпонентный альбумин *AB*-типа и только 2 — однокомпонентный *A*-типа.

Принципиально иное распределение фенотипов по альбуминовой системе выявлено у осетровых, отловленных в речной период их жизненного цикла. У всех 3 видов имеет место значительное увеличение доли рыб с двухкомпонентным альбумином *AB*-типа. Так, по данным 1979 г., из 149 исследованных особей белуги, отловленных в дельте Волги, альбумин *AB*-типа обнаружен у 72 (48%), а у остальных 77 (52%) — альбумин *A*-типа. В 1980 г. из 118 обследованных особей белуги двухкомпонентный альбумин выявлен у 111 (94%), а однокомпонентный — лишь у 7 (6%). Напомним, что в морской период жизни у всех 48 исследованных особей белуги был отмечен однокомпонентный альбумин *A*-типа.

По данным 1979 г., из 873 особей русского осетра, отловленных в дельте Волги, двухкомпонентный альбумин *AB*-типа обнаружен у 516 (59%), а однокомпонентный альбумин *A*-типа — 357 (41%). Иными словами, в речной период жизни доля особей русского осетра с двухкомпонентным альбумином увеличилась по сравнению с морским периодом жизни почти в 6 раз, а число рыб с однокомпонентным альбумином *A*-типа снизилось более чем в 2 раза.

Наиболее обстоятельное изучение рассматриваемого вопроса выполнено нами на примере северокаспийской популяции севрюги. В 1979 г. исследовано 627 рыб, отловленных в дельте Волги. Резко преобладали особи с альбумином *AB*-типа — 66.8% против 33.2% рыб с альбумином *A*-типа. Если сравнить данные по частоте встречаемости особей севрюги с альбумином *AB*-типа в речной период жизни с данными, полученными

в том же году для рыб, отловленных в морской период жизни, то вновь выявляется резкое, почти 6-кратное, как и у русского осетра, увеличение участия рыб с двухкомпонентным альбумином в речной период жизни по сравнению с морским. Еще более контрастны эти различия при сопоставлении результатов определения частоты встречаемости различных фенотипов альбумина севрюги в морской и речной период жизни, полученных в 1978 году. Из 235 рыб, пойманных в июле этого года в Северном Каспии, альбумин *AB*-типа обнаружен только у 12 севрюг (5.1%), а у остальных 94.9% — альбумин *A*-типа. В то же время, из 855 рыб, отловленных в дельте Волги, 614 (71.8%) имели альбумин *AB*-типа и 241 (29.2%) — альбумин *A*-типа. Наконец, в 1980 г. из 498 особей, отловленных в дельте Волги, 268 (54%) имели альбумин *AB*-типа и 230 (46%) — альбумин *A*-типа. Сравнительный анализ приведенных данных показывает, что частота встречаемости различных фенотипов альбумина севрюги в разные годы неодинакова как в морской период, так и в речной. В морской период жизни рыб частота встречаемости альбумина *AB*-типа варьирует от 5.1% (1978 г.) до 10.4% (1979 г.), а в речной период жизни — от 71.8% (1978 г.) до 54% (1980 г.). Однако неизменно в речной период жизни резко увеличивается число рыб, имеющих двухкомпонентный альбумин.

Результаты сравнительного изучения альбуминовой системы каспийских осетровых рыб, выполненного на огромном фактическом материале, подтвердили обнаруженные ранее гетерогенность и полиморфизм этих функционально специализированных, легко идентифицируемых белков. Как в морской, так и в речной период жизни белуги, русского осетра и севрюги альбумины представлены либо одним „быстрым“ компонентом (фенотип *A*), либо двумя компонентами — „быстрым“ и „медленным“ (фенотип *AB*). Особо следует отметить, что среди более чем 1000 севрюг [20], а в дальнейшем число обследованных рыб возросло до 2000 [56], нам не удалось обнаружить рыб с одним „медленным“ компонентом (фенотип *B*), хотя теоретически, если взять на вооружение гипотезу генетического контроля описанного полиморфизма осетровых по альбуминам, они должны существовать и расчетная частота их встречаемости в уральской субпопуляции севрюги достигает 15% [22].

Необходимо остановиться на одном принципиальном, с нашей точки зрения, вопросе о том, что такое полиморфизм и что считать полиморфным признаком. Полиморфизм — это многообразие проявления (изменчивость) того или иного интересующего признака: морфологического, физиологического, биохимического и т. д. Многообразие, т. е. различное проявление исследуемого признака, может быть обусловлено разными причинами, разными факторами и в основе своей иметь различные механизмы. С одной стороны, совершенно очевидно, например, что изменчивость того или иного признака, различная форма его проявления могут быть наследственно детерминированы, и тогда различные проявления одного признака у разных особей сохраняются независимо от конкретных условий их обитания. С другой стороны (и это не менее очевидно), разные проявления признака могут определяться теми или

ными внешними или внутренними факторами и регулярно воспроизводиться в конкретных условиях среды обитания. Иными словами, речь идет об общеизвестных положениях, о существовании генетически детерминированной и негенетической (модификационной) изменчивости различных признаков, в данном случае интересующих нас биохимических признаков. Поэтому сегодня едва ли можно признать продуктивной идею, высказанную более трех десятилетий тому назад о том, что полиморфными признаками следует считать только те, полиморфизм которых имеет генетическую природу. При этом из поля зрения исследователей „выпадают“ другие, не менее распространенные и значимые признаки, полиморфизм которых имеет негенетическую природу, стоящие в центре внимания экологической биохимии, экологической физиологии, экологической морфологии. Итак, основываясь на первоосновном смысле термина „полиморфизм“, можно утверждать, что любые попытки со стороны представителей той или иной биологической дисциплины ограничить его использование представляются неправомерными.

В поисках ответа на вопрос о природе обнаруженного нами полиморфизма сывороточных альбуминов осетровых рыб мы вначале остановились на гипотезе генетической обусловленности этого феномена. Наличие 2 фенотипов альбуминов с 1 или 2 компонентами (A и AB) при редкости второго из них у рыб в морской период напоминало двухаллельную кодоминантную аутосомную генетическую детерминацию [22]. Проверка этой гипотезы на рыбах, отловленных в море, выявила хорошее соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми, вычисленными по формуле Харди–Вейнбурга частотами фенотипов. Частота гена „ a “ колебалась от 0.9 у русского осетра и 0.95–0.97 — у севрюги до 1 — у белуги. Однако анализ „речного материала“, т. е. частот встречаемости различных фенотипов альбуминов у рыб, отловленных в дельте Волги, вскрыл несостоятельность гипотезы двухаллельной однолокусной системы контроля альбуминов у белуги и севрюги. Частота гена „ a “ в популяции белуги, по данным разных лет, варьировала от 0.53 (1980 г.) до 0.76 (1979 г.), а в популяции севрюги — от 0.64 (1978 г.) до 0.73 (1980 г.) Во всех исследованных выборках обоих видов обнаружено несоответствие между наблюдаемыми и расчетными частотами фенотипов вследствие резкого преобладания „гетерозиготного“ фенотипа AB . Весьма показательно, что у белуги в морской период жизни все исследованные особи имели однокомпонентный альбумин A -типа, а в речной период от 48 до 94 % особей — двухкомпонентный альбумин AB -типа (по данным 1979 и 1980 гг.). Для выявления характера наследования альбуминов у белуги проведено экспериментальное скрещивание. Потомство от 5 производителей белуги с фенотипом альбумина AB -типа исследовали в возрасте от 1 до 5 мес. У всех мальков имел место однокомпонентный альбумин A -типа [54].

Результаты проведенного нами исследования, характеризующие соотношение рыб, имеющих одно- и двухкомпонентный альбумин в морской и речной периоды жизни, позволили выдвинуть предположение об экологической, а точнее, эколого-физиологической детерминированности выявленного полиморфизма альбуминов у проходных каспийских

осетровых [54, 56]. Подготовка рыб к переходу из моря в реку и сам переход приводят к резкому (многократному) увеличению числа рыб, имеющих двухкомпонентный альбумин АВ-типа за счет появления „медленного“ компонента альбуминовой системы. Вследствие этого в речной период жизни абсолютное большинство рыб имеют двухкомпонентный альбумин АВ-типа, а в морской — однокомпонентный А-типа. Иными словами, преобладание 1 и 2 фенотипов альбумина находится в четко выраженной зависимости от среды обитания проходных рыб. Объяснить изменения в распределении частот фенотипов альбумина у проходных осетровых в морской и речной периоды жизни с генетических позиций не представляется возможным. Ни одна из двух более или менее вероятных „генетических“ причин, а именно, что „морские“ и „речные“ рыбы имеют различное происхождение или что „гомозиготные“ особи с однокомпонентным альбумином А-типа обладают пониженной жизнеспособностью и „элиминируются“, вследствие чего к моменту нереста в реке „доживают“ только „гетерозиготные“ особи с двухкомпонентным альбумином АВ-типа, не выдерживает сколько-нибудь серьезной критики. Каспийские осетровые представляют собой группу проходных рыб, жизненный цикл которых проходит в двух экологических средах: в море и в реке. Большую часть жизни они проводят в море и только по достижении половой зрелости заходят для размножения в реки. И если в реки на размножение входят в массе своей особи с двухкомпонентным альбумином АВ-типа, то почему в таком случае в морской период жизни абсолютное большинство рыб имеют однокомпонентный альбумин А-типа?

Мы полагаем, что обнаруженный нами феномен изменения соотношения особей с одно- и двухкомпонентным альбумином у каспийских осетровых имеет принципиальное значение для популяционно-биохимических исследований в целом и практики использования альбуминовой системы при изучении популяционной структуры, по крайней мере, проходных видов рыб. Игнорирование возможности существования негенетического полиморфизма белков может привести к существенным ошибкам теоретического и практического плана. Весьма показательна в этом отношении позиция А. С. Чихачева [63–66], по мнению которого, быстрая и медленная фракции альбумина азовских осетровых (севрюги, русского осетра и белуги) контролируются двумя аллельными генами. К сожалению, автор, имея дело с группой проходных рыб, сосредоточил основное внимание на морском периоде их жизни и пришел к выводу, что „частоты аллелей в популяциях осетра и севрюги в морской период жизни сбалансированы и удовлетворяют распределению Харди–Вайнберга как в целом по популяциям, так и внутри отдельных поколений“ [65, с. 37]. И это действительно так. У каспийской севрюги, отловленной в море, нами отмечено хорошее соответствие между наблюдаемым и ожидаемым распределениями фенотипов альбуминовой системы. Нулевая гипотеза сохраняется [56].

Однако и азовские, и каспийские осетровые относятся к одной экологической группе проходных рыб, а это значит, что любые исследования, в том числе и популяционно-генетического плана, должны

вестись на этих рыбах как в морской, так и в речной периоды жизни, и особенно в речной, поскольку именно здесь происходит размножение — ключевой этап жизненного цикла для генетических исследований. Игнорирование этого требования, а также формальный некритический подход к интерпретации эмпирических данных привели Чихачева [63] к ошибочным выводам о генетической обусловленности полиморфизма осетровых по альбуминам и возможности их использования в качестве генетических маркеров для контроля за разнокачественностью популяций азовских осетровых, оценки эффективности их искусственного воспроизводства и влияния антропогенных нагрузок на популяционную структуру азовских осетровых. Достаточно было обратиться к речному периоду жизни осетровых рыб, чтобы убедиться, что гипотеза генетического контроля альбумина севрюги [56], а также белуги и русского осетра [18, 54] неприемлема для объяснения характера наследования этого белка. По иному пути пошел Чихачев [63, 64]. Получив, по-видимому, малочисленный материал по речному периоду жизни азовской севрюги и русского осетра (в сообщениях нигде не указывается количество обследованных рыб этих видов) и столкнувшись с резким увеличением доли рыб с двухкомпонентным альбумином, автор [63, 64] объяснил это явление с формальных позиций: преимуществом „гетерозигот“, т. е. рыб с двухкомпонентным альбумином АВ-типа, и селективной гибелью (элиминацией) рыб с однокомпонентным альбумином А-типа. Разумеется, это — крайний случай формального подхода к интерпретации популяционно-биохимических данных, несостоятельность которого совершенно очевидна. Однако он наиболее ярко демонстрирует необходимость критического отношения к использованию той или иной белковой системы в качестве генетических маркеров популяций у разных по экологии групп рыб, а главное, показывает, сколь актуальны эколого-биохимические исследования рыб [40, 42, 43], которые должны предшествовать или проводиться одновременно с генетико-биохимическим анализом структуры популяций того или иного вида.

Итак, описанный нами на примере сывороточных альбуминов севрюги [60] биохимический полиморфизм осетровых негенетической природы, обусловленный особенностями среды обитания и функционального состояния рыб, в дальнейшем был обнаружен у белуги и русского осетра [18, 54]. Это — особый, закономерно проявляющийся при смене среды обитания тип полиморфизма белков эколого-физиологической природы. Вопрос о причинах возникающих при этом изменений в электрофоретической подвижности альбумина и проявлении у абсолютного большинства особей в речной период второго на электрофореграммах „медленного“ компонента наряду с сохраняющимся „быстрым“ компонентом заслуживает специального внимания. Здесь возможны два варианта. Согласно первому из них [54], в основе изменения электрофоретической подвижности альбумина у рыб в речной период жизни, ведущей к появлению второго „медленного“ компонента, лежит модификационная изменчивость, в частности изменение конформации молекул белка вследствие его способности комплексоваться с большим классом веществ. Модификационная изменчивость различных белков в результате

образования комплексов с низкомолекулярными веществами вполне может имитировать генетическую изменчивость. К сожалению, вопрос о модификационной изменчивости ферментных и ферментных белков рыб все еще остается вне поля зрения специалистов в области популяционной генетики рыб, хотя он имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Согласно второму варианту, причиной появления на электрофореграммах сывороточных белков „медленного“ компонента альбумина, ведущего к резкому увеличению доли рыб с двухкомпонентным альбумином АВ-типа, может служить усиление синтеза „медленного“ компонента альбуминовой системы при подготовке рыб к переходу из моря в реку и при самом переходе [56]. Иными словами, смена среды обитания ведет к экспрессии особого аллеля, контролирующего синтез „медленного“ компонента альбумина, отличающегося от „быстрого“ компонента первичной структурой и функциональными свойствами, в частности, более выраженной способностью комплексации с лигандами различной природы, например с липидами.

Следует особо подчеркнуть, что рассматриваемое объяснение природы обнаруженной нами изменчивости альбуминов осетровых рыб (генетическая и негенетическая) относится только к истинному полиморфизму, выявляемому в условиях строгого соблюдения техники постановки диск-электрофореза, в том числе при внесении оптимальных доз исследуемого белка. Еще в 1981 г. в нашей лаборатории было установлено, что перегрузка геля белком приводит к появлению на электрофореграммах „теней“ или „хвостов“ у альбуминов осетровых, в частности у стерляди, которые могут быть ошибочно приняты за „медленный“ компонент альбуминов. При этом происходит также слияние близкорасположенных аллельных вариантов альбуминовой фракции. Снижение количества вносимого белка и подбор оптимальных доз резко повышают качество разгонки, благодаря чему отдельные компоненты альбуминов проявляются в виде четко выраженных, хорошо разделенных между собой дисков без „теней“ и „хвостов“.

Иными словами, следует различать истинный и ложный („артефактный“) полиморфизм альбуминов, или псевдополиморфизм, существование которого необходимо иметь в виду. Эти исходные данные о роли концентрации белка в изменении электрофоретической картины альбуминовой фракции, полученные в нашей лаборатории на стерляди, в дальнейшем были подтверждены на белуге [13], а также на русском осетре и севрюге [14]. Однако мы полагаем, что псевдополиморфизм, выявляемый вследствие методической неграмотности исследователя, должен быть просто исключен при рассмотрении вопроса о природе реально существующего полиморфизма (генетической или эколого-физиологической). Возвращаясь к вопросу о конкретных причинах обнаруженной нами изменчивости альбуминов, мы провели специальное изучение частоты встречаемости гомогенного (однокомпонентного) и гетерогенного (двухкомпонентного) альбуминов каспийской севрюги с различной стадией зрелости половых продуктов в морской и речной периоды жизни [10]. Рыб отлавливали в Среднем и Северном Каспии, а также в р. Волге на различных участках нерестовой миграционной трассы.

В соответствии с предыдущими нашими наблюдениями [54, 56] у абсолютного большинства рыб, отловленных в Среднем Каспии, альбумины однокомпонентны (91 % особей). В Северном Каспии и особенно в дельте Волги (тона Чкаловская) встречаются особи как с одно-, так и с двухкомпонентным альбумином, причем частота встречаемости последних увеличивается до 30–40%. У рыб, отловленных на Каменноярском нерестилище, частота встречаемости двухкомпонентного альбумина возрастает до 87%. В посленерестовый период у „покатных” особей севрюги частота встречаемости рыб с двухкомпонентным альбумином снижается до 35%, а у рыб с однокомпонентным альбумином возрастает до 65% против 13% у рыб, отловленных на нерестилищах. Заметим, что у покатных самок двухкомпонентный альбумин встречается значительно реже (у 12%), чем у самцов. Севрюг с одним лишь „медленным” компонентом альбумина (фенотип *B*) вновь не было обнаружено.

Анализ полученных данных показывает, что выявленный полиморфизм альбуминов эколого-физиологической природы. В пользу этого свидетельствует высокая изменчивость частоты встречаемости различных фенотипов альбумина в морской и речной периоды жизни рыб. Действительно, частота встречаемости рыб с однокомпонентным альбумином варьирует от 13 до 91%, с двухкомпонентным — от 9 до 87%. В Среднем Каспии 91% обследованных рыб имели однокомпонентный альбумин, а в р. Волге на Каменноярских нерестилищах 87% рыб оказались с двухкомпонентным альбумином. Иными словами, по мере продвижения рыб из моря к реке и далее вверх по реке к нерестилищам частота встречаемости рыб с однокомпонентным альбумином падает с 91 до 13%, у рыб с двухкомпонентным альбумином — нарастает с 9 до 87%. У отнерестившихся покатных рыб, напротив, по мере ската вниз по реке и приближения к морю частота встречаемости особей с двухкомпонентным альбумином снижается с 87 до 35%, а с однокомпонентным альбумином — возрастает с 13 до 65%. Все эти факты позволяют сделать вывод, что появление на электрофореграммах второго „медленного” компонента альбумина у рыб при переходе из моря в реку и последующее исчезновение этого компонента при обратном возвращении отнерестившихся рыб из реки в море связано со сменой среды обитания, в частности солёности воды. Конечно, при этом следует иметь в виду, что рыбы, заходящие на нерест в реку, имеют III и IV стадии зрелости гонад, а рыбы, нагуливающиеся в море, как правило, II или I стадии зрелости гонад. В тех редких случаях, когда у отловленных в море рыб гонады были III стадии зрелости (или даже IV), у большинства таких особей альбумины представлены 2 компонентами. Возможно, появление второго „медленного” компонента альбумина служит одним из биохимических показателей подготовленности таких рыб к заходу из моря в реку, равно как исчезновение этого же компонента у отнерестившихся покатных рыб, отловленных в дельте реки, служит биохимическим показателем подготовленности возвращения рыб из реки в море. Словом, конкретные причины появления у проходных осетровых рыб, в частности у севрюги, второго „медленного” компонента альбумина пока остаются неясными: либо смена

экологической среды обитания, либо изменение интенсивности и направленности обмена веществ в связи с подготовкой к нересту, либо, наконец, и то и другое. Однако сама эколого-физиологическая обусловленность обнаруженного нами полиморфизма альбуминов у проходных осетровых рыб вполне очевидна.

Но это не означает, что у всех видов осетровых выявляемые различия в электрофоретической подвижности отдельных компонентов гетерогенного альбумина не детерминированы генетически. Свидетельством тому могут служить результаты наших исследований, выполненные в последние годы совместно с Е. В. Кузьминым на пресноводной стерляди. В общей сложности проанализированы альбумины более 2000 особей 6 популяций — верхневолжской, средневолжской, нижневолжской, обской, камской и донской. Согласно полученным данным, альбумины стерляди гетерогенны, что согласуется с более ранними наблюдениями, выполненными сотрудниками нашей лаборатории [4, 11]. Однако степень выявленной гетерогенности неодинакова. По нашим данным, альбумины стерляди представлены 3 различающимися по электрофоретической подвижности компонентами, а не 2, как это было описано ранее. Обнаруженные аллельные варианты альбуминов стерляди обозначены нами в порядке убывания их электрофоретической подвижности *A*, *B* и *C*. Иными словами, альбуминовый локус у стерляди представлен тремя аллелями с кодоминантным наследованием [6], а не двумя, описанными ранее. Различия в генетической трактовке электрофоретической картины альбуминов стерляди мы объясняем тем, что нам удалось подобрать оптимальную для разделения компонентов дозу белка (не более 10 мкг/мм² поверхности концентрирующего геля). Это позволило четко дифференцировать близкие по электрофоретической подвижности (0.62, 0.60 и 0.57) аллельные варианты альбумина. В пользу гипотезы о трехаллельном кодировании альбуминов у стерляди свидетельствует тот факт, что соотношение количества белка, приходящегося на различные аллели у гетерозигот, по нашим данным, составляет 1 : 1, а у гомозигот количество белка было в 2 раза больше, чем в каждом компоненте гетерозигот. Между тем при передозировке вносимого в гель белка и выявлении 2 компонентов альбуминов (*A* и *B*), трактуемых как аллельные варианты одного локуса, компонент *A* превышал по относительному содержанию белка компонент *B* в 2 с лишним раза.

В соответствии с принятой нами гипотезой кодирования альбуминов стерляди тремя аллелями одного локуса из 6 теоретически возможных фенотипов у волжской стерляди обнаружено 5: *AA*, *AB*, *AC*, *BB* и *BC*. Не встречены лишь гомозиготы по самому медленному аллелю *CC*. Ни в одной из исследованных выборок не наблюдалось достоверных отклонений частот встречаемости различных фенотипов альбумина от теоретически ожидаемого, согласно распределению Харди—Вайнберга. По частоте встречаемости различных фенотипов альбумина ведущее положение занимают гомозиготы *BB* и гетерозиготы *AB*. Из трех аллельных вариантов альбуминового локуса чаще других встречается аллель *B*. Частота его встречаемости в различных выборках варьировала от 0.625 до 0.776. На втором месте по этому показателю находится аллель *A*

(0.096—0.323), реже всего встречается аллель *C* (0.005—0.111). Интересно, что наименее подвижный компонент *C* встречается только у гетерозигот, т. е. в сочетании с другими компонентами (*AC* и *BC*), а в гомозиготном проявлении не обнаружен ни у одной из исследованных особей 3 волжских популяций.

У волжской стерляди, отловленной в разные годы в одних и тех же районах, частота встречаемости различных фенотипов альбумина и уровень гетерозиготности по альбуминовому локусу довольно постоянны. Гетерозиготность средневолжской стерляди (0.43) заметно выше, чем у верхневолжской (0.378) и нижневолжской (0.403). При сравнении частот встречаемости аллелей альбуминового локуса в выборках из районов с различным гидрологическим режимом установлено, что аллель *A* несколько чаще встречается у рыб, обитающих в водохранилищах, чем у рыб, живущих на сохранившихся речных участках Волги. Между „водохранилищной“ и „речной“ стерлядью отмечены различия по общей гетерозиготности, а также по частотам встречаемости отдельных фенотипов альбуминового локуса.

У стерляди окской популяции альбумины также представлены 3 различающимися по электрофоретической подвижности компонентами. Наиболее подвижный из них компонент *A*, наименее подвижный — *C*. Второй встречается только в сочетании с 1 из 2 более быстрых компонентов *A* или *B*. Как и у волжской, у окской стерляди обнаружено 5 фенотипов из 6 возможных: *AA*, *AB*, *AC*, *BB* и *BC*. Гетерозиготность окской стерляди, отловленной на нижней и средней Оке, несколько различается. Так, по данным 1985 г., общая гетерозиготность у стерляди по альбуминовому локусу, отловленной в районах Свердлово (0.394) и Жайска (0.426), оказалась заметно ниже, чем у стерляди, отловленной в районах с. Ляхи (0.481) и выше г. Рязани (0.470).

Наиболее высокая гетерозиготность по альбуминовому локусу обнаружена нами у камской стерляди — 0.496, в том числе *AB* — 0.413, *BC* — 0.045 и *AC* — 0.038. Наряду с уже известными для волжской и окской стерляди 5 фенотипами альбуминов у камской стерляди впервые встречен (всего лишь у одной особи!) фенотип *CC*, частота встречаемости которого составила 0.008.

Наименьшее число фенотипов альбумина (всего лишь 4) встречено у донской стерляди, отловленной в районе Нововоронежа (верхний Дон). Средняя гетерозиготность донской стерляди по альбуминовому локусу — 0.394, и по этому показателю она сходна с верхневолжской стерлядью, гетерозиготность которой, по данным разных лет, варьирует от 0.364 (1985 г.) — 0.389 (1982 г.) до 0.393 (1984 г.).

Обстоятельное изучение гетерогенности и полиморфизма сывороточных альбуминов у 3 аллопатрических популяций сибирского осетра выполнено нами в последние годы [23, 24, 35] с помощью блокового варианта электрофореза в полиакриламидном геле. Электрофорез проводили в 7%-ном геле при оптимальном для разделения альбуминов внесении белка (10 мг/мм² поверхности дна лунки) и снижении концентрации крупнопористого геля на 30%. В соответствии с полученными нами ранее данными [57, 59] альбумины пресноводного сибирского

осетра значительно более гетерогенны, чем альбумины проходных каспийских осетровых как в морской, так и в речной периоды жизни. Так, альбумины сибирского осетра обской популяции представлены 5 различными по электрофоретической подвижности компонентами: *A*, *B*, *C*, *D* и *E*. На индивидуальных протеинограммах было выявлено от 1 до 4 компонентов альбумина. Частота встречаемости компонентов: *A* — 0.801, *B* — 0.260, *C* — 0.143, *D* — 0.224, *E* — 0.908. Обращает на себя внимание чрезвычайно высокая частота встречаемости самого медленного альбумина — компонента *E* и самого быстрого компонента *A*, а также сравнительно редкая встречаемость компонента *C*.

Обская популяция сибирского осетра (исследовано 196 особей) оказалась высокополиморфной по альбуминовому локусу. Нам удалось выявить 18 фенотипов по наличию или отсутствию отдельных компонентов, не учитывая при этом соотношения между ними по относительному содержанию белка в отдельных компонентах. Среди небольшого числа рыб (всего 6.6 %) с гомогенным однокомпонентным альбумином обнаружены только 2 фенотипа: *A* и *E*, т. е. самый быстрый и самый медленный компоненты. Рыб с альбуминами промежуточной подвижности (*B*, *C* и *D*) не выявлено. Более половины исследованных рыб (56.5 %) имели двухкомпонентный альбумин: фенотипы *AB*, *AC*, *AD*, *AE*, *BC*, *BE*, *CE*, *DE*. Доминирующее положение здесь занимают рыбы с фенотипом альбумина *AE* (38.3 %). Второе место по частоте встречаемости (в сумме 33.3 %) принадлежит рыбам с трехкомпонентным альбумином: фенотипы *ABE*, *ACE*, *ADE*, *ABD*, *BDE* и *BCE*. Последние 3 фенотипа можно считать редкими (1, 2 и 0.5 % соответственно), а удельный вес первых 3 фенотипов более или менее одинаковым (11.8, 9.7 и 8.3 % соответственно). Наименьшая частота встречаемости характерна для рыб с четырехкомпонентным альбумином (всего 3.6 %), представленным 2 фенотипами — редким *ABCE* (0.5 %) и более часто встречаемым *ABDE* (3.1 %). Следует также отметить, что среди рыб с редкими фенотипами альбумина (до 2 %) встречаются особи с двухкомпонентным (*AB*, *AC*, *BC*, *CE*), трехкомпонентным (*ABD*, *BDE*, *BCE*) и четырехкомпонентным (*ABCE*) альбуминами [24].

Альбумины сибирского осетра енисейской популяции удается разделить на 1–3 компонента и только у одной рыбы (из 122 исследованных) — на 4 компонента. Относительная подвижность первого наиболее подвижного компонента *A* равна 0.71, второго *B* — 0.7, третьего *C* — 0.68 и четвертого компонента *D* — 0.66. Наиболее подвижный первый компонент альбуминовой фракции — компонент *A* — обнаружен у 120 из 122 исследованных особей (98.4 %). Второе место по частоте встречаемости занимает самый медленный компонент *D*. Он обнаружен у 97 рыб (79.5 %). Заметно уступают им по частоте встречаемости компоненты *B* и *C*. Компонент *B* обнаружен у 22 рыб (18 %), а компонент *C* — у 15 рыб (12.3 %).

Абсолютное большинство исследованных рыб (84 %) имеют двухкомпонентный (63 %) или трехкомпонентный (21 %) альбумин. Среди особей с двухкомпонентным альбумином выявляются 3 фенотипа: *AB*, *AD* и *CD*. По частоте встречаемости среди них явно доминируют

рыбы с альбуминовым фенотипом *AD* (55.7%). Другие 2 фенотипа этой группы встречаются довольно редко: *AB* — 5.9% и *CD* — 1.6%. У рыб с трехкомпонентным альбумином обнаружены 2 фенотипа с примерно одинаковой частотой встречаемости: *ABD* (11.5%) и *ACD* (9.8%). Четырехкомпонентный альбумин (фенотип *ABCD*) обнаружен лишь у одной рыбы (0.8%).

Таким образом, в енисейской популяции сибирского осетра подавляющее большинство исследованных рыб имеет гетерогенный альбумин и лишь у 14.8% обследованных рыб (18 особей в нашей выборке) — гомогенный. Во всех случаях это был наиболее подвижный компонент *A*. При этом следует отметить, что среди рыб с гомогенным альбумином у 4 особей обнаружен дополнительный минорный компонент (*A'*). В общей сложности нам удалось выявить 8 фенотипов альбумина.

Альбумины сибирского осетра ленской популяции удается разделить на 1—5 компонентов, которые в порядке убывающей электрофоретической подвижности обозначены нами *A*, *B*, *D*, *E* и *F*. Относительная подвижность компонента *A* равна 0.64 (частота встречаемости 100%), *B* — 0.62 (12.9%), *D* — 0.58 (75.3%), *E* — 0.57 (1.2%) и компонента *F* — 0.56 (3.5%). Абсолютное большинство особей сибирского осетра ленской популяции (83.6%) имеет гетерогенный, т. е. двухкомпонентный (74.1%) или трехкомпонентный (9.5%) альбумин. Среди рыб с двухкомпонентным альбумином доминируют особи, имеющие альбумины *AD*-типа (67%), другие 2 фенотипа этой группы — *AB* (5.9%) и *AF* встречаются довольно редко, особенно последний из них. У рыб с трехкомпонентным альбумином обнаружены 3 фенотипа: *ABD* — 7.1%, *ADF* — 1.2% и *AEF* — 1.2%. Таким образом, электрофоретический анализ изменчивости альбумина у 85 особей ленского осетра позволил выявить 7 фенотипов этого белка, в том числе 3 редко встречающихся.

Итак, сравнительный анализ полученных данных по альбуминам 3 аллопатрических популяций сибирского осетра вскрыл высокую степень гетерогенности этого белка (от 1 до 5 компонентов у обского и ленского и от 1 до 4 компонентов у енисейского осетра) и ярко выраженный полиморфизм. В каждой из 3 исследованных популяций подавляющее большинство рыб имеет гетерогенный альбумин (93.4% особей у обского осетра, 85.2% — у енисейского и 83.6% — у ленского). Большинство особей с гетерогенным альбумином имели двухкомпонентный (56.5% — у обского осетра, 63% — у енисейского и 71.4% — у ленского осетра) или трехкомпонентный (33.3%, 21.0 и 9.5% соответственно) альбумин. Кроме того, у 3.6% исследованных рыб обской популяции и у 0.8% енисейской популяции сибирского осетра обнаружен четырехкомпонентный альбумин. Наиболее выраженное фенетическое разнообразие по альбуминам обнаружено у сибирского осетра обской популяции — 18 фенотипов, у енисейского осетра — 8 и у ленского осетра — 7 фенотипов альбумина. Межпопуляционные различия проявляются не только по общему числу выявленных фенотипов, но и по частоте встречаемости отдельных из них. Так, например, частота встречаемости двухкомпонентного альбумина, образованного сочетанием наиболее подвижного *A*-типа и наименее подвижного *D*-типа — фенотип *AD*

(у енисейского и ленского осетров) — или *E*-типа — фенотип *AE* (у обского осетра), самая высокая у ленского осетра — 67%, а самая низкая у обского осетра — 38.3%. Промежуточное положение по этому признаку занимает енисейский осетр — 55.7%.

Эти данные представляют несомненный интерес в эколого-биохимическом плане, поскольку они однозначно свидетельствуют о более высокой гетерогенности альбуминов у различных популяций пресноводного сибирского осетра по сравнению с различными видами группы проходных осетровых, в том числе и русского осетра. Возможно, большая гетерогенность альбумина у сибирского осетра, лежащая в основе функциональной дифференцировки этой фракции сывороточных белков, отражает особенности белкового метаболизма и водного обмена, связанные с условиями обитания в речных водах. Напомним, что и у проходных каспийских осетровых, в том числе у русского осетра, при переходе из моря в дельту реки увеличивается гетерогенность альбумина и возрастает число рыб с двухкомпонентным альбумином.

Чрезвычайно высокие гетерогенность и полиморфизм альбумина у пресноводного сибирского осетра и возникновение гетерогенности (появление второго компонента) альбумина у проходных каспийских осетров при заходе из моря в дельту реки позволили нам предположить возможное дальнейшее увеличение степени гетерогенности и полиморфизма альбуминов у русского осетра по мере его продвижения вверх по реке и увеличения длительности нахождения в пресных водах. Для проверки этого в августе 1983 г. были проанализированы альбумины у 35 особей русского осетра, отловленных в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла, т. е. примерно после двух-, трехмесячного нахождения в пресной воде. У этих рыб обнаружено уже 5 различающихся по электрофоретической подвижности компонентов альбумина (*A, B, C, D, E*). Удельный вес рыб с гетерогенным альбумином увеличился до 68.8%, а главное — появились рыбы (13.4%) с трехкомпонентным альбумином. Общее число фенотипов альбумина, обнаруженных у этих рыб, достигло 12 (*A, B, AB, AC, AE, BC, BD, BE, CE, ABD, ACD, BCD*).

Дальнейшее изучение этого вопроса проведено в 1984 г. Е. В. Кузьминым. Отлов рыб проводили в мае в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла, т. е. почти после годового их пребывания в речных условиях. Всего обследовано 102 особи озимой расы русского осетра. И вновь у рыб обнаружено 5 компонентов альбумина (*A, B, C, D* и *E*), а общее число фенотипов возросло до 17, в том числе 3 фенотипа однокомпонентного альбумина (*A, B, C*), 8 — двухкомпонентного альбумина (*AB, AC, AD, AE, BC, BD, BE, CE*) и 6 фенотипов трехкомпонентного альбумина (*ABC, ABD, ABE, ACD, BCD* и *BCE*). Правда, 8 фенотипов из 17 встречались довольно редко — у 1 (*C, AC, CE, ABC, ACD, BCE*) или у 2 (*AD, BCD*) особей.

В это же самое время, т. е. в мае 1984 г., были исследованы альбумины у 203 особей 3 видов осетровых, в том числе у 19 осетров, 88 шипов и 96 севрюг, отловленных в дельте р. Урал, непосредственно при их заходе из моря в реку. У всех исследованных севрюг альбумин оказался гомогенным — фенотип *A*. Он выявлен также у 85 особей

шипа (96 %) и только у 3 — двухкомпонентный альбумин АВ-типа. Что касается русского осетра, то у него 45 % исследованных рыб имели гомогенный альбумин А-типа и 55 % — гетерогенный двухкомпонентный (АВ, АС, АД, АЕ) и трехкомпонентный (АВС, АВД) альбумин, правда, последний обнаружен только у 2 особей. Таким образом, у русского осетра уже при заходе на нерест из моря в устье р. Урал выявлено 7 фенотипов альбумина. Результаты сравнительного изучения степени гетерогенности сывороточных альбуминов у проходных каспийских осетровых, в частности у русского осетра, выполненные в идентичных методических условиях на рыбах, отловленных в одно и то же время, но после различных сроков пребывания в речной воде, однозначно показывают, что по мере удлинения этих сроков увеличивается степень гетерогенности и фенетическое разнообразие рыб по этому признаку, которое становится сопоставимым с тем, что обнаружено нами у сибирского осетра, постоянно обитающего в речных условиях. Все эти данные свидетельствуют, на наш взгляд, о двойственной природе полиморфизма альбуминов — генетической и эколого-физиологической, о тесном их переплетении, что ставит перед необходимостью с осторожностью использовать электрофоретические компоненты альбумина в качестве генетических маркеров популяций и в каждом отдельном случае проводить надлежащую проверку генетической обусловленности этого признака.

ПОЛИМОРФИЗМ ТРАНСФЕРРИНОВ

Гетерогенность и полиморфизм другого функционально специализированного сывороточного белка — трансферрина, избирательно связывающего ионы железа, обнаружены нами у осетровых в начале 70-х годов сначала у русского осетра [3], а вскоре и у севрюги [57]. Эти данные были получены попутно при изучении степени гетерогенности сывороточных белков осетровых рыб и возможности их использования для выявления внутривидовой изменчивости отдельных видов. Специальное изучение возможности использования трансферринов для популяционно-генетических исследований было начато нами совместно с И. Н. Камшилиным в середине 70-х годов и целенаправленно ведется последнее десятилетие [17—21, 55].

Исследования этого цикла были начаты с отработки комбинированного метода фракционирования и идентификации трансферринов, поскольку на электрофореграммах сывороточных белков в зоне подвижности бета-глобулинов помимо трансферринов могут выявляться компоненты, не обладающие способностью связывать ^{59}Fe [70, 71]. Существование последних может привести к ошибочным выводам относительно степени гетерогенности и характера генетического контроля трансферриновой системы. Поэтому для электрофореза мы использовали сыворотку рыб, предварительно обработанную риванолом. Полученные протеинограммы окрашивали специфическим для трансферрина красителем нитрозо-Р-солью. Благодаря этому удалось показать, что описанный А. С. Чихачевым и Ю. Б. Цветненко [66] у севрюги фенотип

трансферрина *ABC* является артефактом. Позже они [65] пересмотрели свои данные и уже не упоминали о фенотипе трансферрина *ABC* у этого вида осетровых.

К настоящему времени мы располагаем сведениями о гетерогенности и полиморфизме трансферрина у белуги, русского осетра, персидского осетра и севрюги. Последний вид изучен наиболее обстоятельно [18—20], поскольку северокаспийская севрюга наряду с русским осетром является основным объектом отечественного красноловья. Согласно полученным данным, трансферрин севрюги представлен 3 электрофоретически самостоятельными компонентами, обозначенными нами в порядке убывающей подвижности A' , A и B . Предложена гипотеза однолокусной трехаллельной кодоминантной системы наследования трансферринов у северокаспийской севрюги. Из 6 теоретически возможных фенотипов трансферрина встречены лишь 4: A , AB , B и $A'A$. Последние 2 относятся к редким, а редкие по ожиданию фенотипы A' и $A'B$ вообще нигде не встречены, хотя в течение 1976—1980 гг. было проанализировано в общей сложности около 4000 рыб, отловленных в дельте Волги, устье Урала, в Северном Каспии, а также полученных на осетровых рыбодонных заводах.

Особый интерес представляют результаты сравнительного изучения частоты встречаемости различных фенотипов трансферрина севрюги в речной и морской периоды жизни, поскольку на примере альбуминов показана ведущая роль среды обитания (море—река) в определении доминирующих фенотипов [54, 56]. Работы этого плана выполнены в 1978 и 1979 гг. По данным 1978 г., из 232 севрюг, отловленных в Северном Каспии, 190 рыб (81.8%) имели Тф A , 39 (16.8%) — Тф AB , 2 (0.86%) — Тф B и 1 рыба (0.43%) — Тф $A'A$. Из 807 севрюг, отловленных в дельте Волги, 735 рыб (91%) имели Тф A , 67 (8.3%) — Тф AB , 3 (0.37%) — Тф B и 2 рыбы (0.33%) — Тф $A'A$.

По данным 1979 г., из 122 севрюг, отловленных в Северном Каспии, 108 рыб (89%) имели Тф A , 13 (10.2%) — Тф AB и 1 рыба (0.8%) — Тф B . Из 535 севрюг, выловленных в дельте Волги, 492 рыбы (92.1%) имели Тф A , 40 (7.5%) — Тф AB , 1 (0.18%) — Тф B и 2 рыбы (0.36%) — Тф $A'A$. Анализ представленных данных позволяет сделать вывод, что частота встречаемости как основных, так и редких фенотипов трансферрина в морской и речной периоды жизни рыб довольно сходна. И в море и в реке резко преобладают гомозиготные по трансферриновому локусу особи, имеющие гомогенный трансферрин A . Частота встречаемости гетерозигот (Тф AB) в морской период жизни, по данным разных лет, колеблется от 10.2 до 16.8%, в речной период жизни у волжской севрюги — от 7.5 до 10.2%, т. е. даже несколько ниже, чем в морской период жизни. Частота гена „ a ” у „морских” рыб равна 0.905—0.938, а у „речных” — 0.954—0.958. Принятая нами нулевая гипотеза подтверждается в различных выборках рыб, отловленных как в морской, так и в речной периоды жизни. Таким образом, полиморфизм трансферринов у осетровых рыб, в частности у севрюги, имеет четко выраженную генетическую природу, следовательно, они могут быть использованы в качестве надежных генетических маркеров популяций.

Учитывая это, мы провели сравнительное изучение генетической структуры нерестового контингента северокаспийской севрюги, заходящей на нерест в реки Волгу и Урал [19, 20]. У ходовых производителей севрюги, отловленных в устье р. Урал, найдены те же 4 фенотипа трансферрина, что и у волжской севрюги: A , AB , B и $A'A$. Из 761 исследованных особей 666 имели фенотип A , 84 — AB , 3 — B и 9 особей — фенотип $A'A$. Напомним, что из 807 особей севрюги, отловленных также весной 1978 г., но в дельте Волги, 735 рыб имели фенотип A , 67 — AB , 3 — B , и 2 рыбы — фенотип $A'A$. Довольно близкое распределение наблюдалось и по частотам аллелей трансферринового локуса: для уральской севрюги — $p'' = 0.930$, $q'' = 0.057$, $p''' = 0.005$; для волжской севрюги — $p'' = 0.952$, $q'' = 0.045$, $p''' = 0.001$. С помощью t -критерия установлены статистически достоверные различия по концентрации фенотипов AB и $A'A$ между севрюгами, заходящими на нерест в Волгу и Урал. По обоим фенотипам популяция севрюги уральского происхождения оказалась более гетерозиготна, чем волжского.

Сравнительное изучение динамики хода севрюги в реках Волге и Урале показало, что фенотип $A'A$ у волжской севрюги встречается только в конце весенне-летнего хода, а у уральской — он выявляется как в начале, так и в конце нерестового хода. Полученные данные указывают на наличие частичной изоляции между 2 популяциями. Фенотип $A'A$ является, по-видимому, генетическим маркером уральской севрюги, поскольку на Волге рыбы с этим фенотипом трансферрина встречаются только в летний период. Между тем, согласно нашим иммунохимическим данным, именно в этот период в Волгу на нерест заходят единичные особи уральской севрюги. В целом гетерозиготность уральской севрюги по трансферриноному локусу выше, чем волжской.

Основной заход волжской севрюги на нерест в реку происходит в весенне-летний период, однако и осенью (сентябрь—октябрь) в реке встречается „ходовая“ севрюга. Представляло интерес по частоте встречаемости и уровню гетерозиготности трансферрина сопоставить популяции яровой и озимой севрюг. Для этого осенью 1980 г. было проанализировано 117 рыб, отловленных в дельте Волги, из которых 115 (98.3%) имели Тф A и 2 — Тф AB (1.7%), частота аллеля $p'' = 0.99$, средняя гетерозиготность трансферринового локуса (\bar{H}) равна 1.7. Сопоставляя эти данные с полученными ранее (1978 г.) для яровой волжской севрюги, мы пришли к однозначному выводу о том, что между сезонными расами севрюги имеются высокодостоверные различия как по частоте встречаемости отдельных фенотипов трансферрина, так и по средней гетерозиготности трансферринового локуса (γ яровой севрюги $\bar{H} = 8.6$, γ озимой севрюги $\bar{H} = 1.7$).

Выявленная нами генетическая природа полиморфизма трансферрина у каспийской севрюги позволила использовать этот показатель для решения еще одного, весьма важного в практическом отношении вопроса, а именно — в какой мере производители, используемые на заводах для рыбоводных целей (получение зрелых половых продуктов), отражают популяционную структуру вида, заходящего на нерест в реку. Иными словами, не формируем ли мы при искусственном разведении

осетровые популяции с обедненным генетическим фондом и вследствие этого ограниченными адаптационными возможностями популяции в целом [39].

Для ответа на поставленный вопрос в 1979 г. мы провели [20] сравнительное изучение трансферриновой системы у производителей волжской севрюги, отловленной в дельте реки (535 рыб), и производителей севрюги, используемых для рыбоводных целей на Волжском (249 рыб) и Икрянинском (95 рыб) осетровых рыбоводных заводах. Из 535 рыб, отловленных в дельте реки, 492 особи имели Тф А, 40 — Тф АВ, 1 — Тф В и 2 особи — Тф А'А. Из 344 производителей севрюги, использованных на рыбоводных заводах для получения половых продуктов, 316 особей имели Тф А, только 20 — Тф АВ, 2 — Тф В и 6 особей — Тф А'А. Из сопоставления полученных данных можно вывести, что у „заводских“ производителей частота встречаемости гетерозигот по трансферриновому локусу (АВ) заметно ниже, чем у ходовых производителей в реке (5.7 и 7.4% соответственно), а частота встречаемости особей с редким фенотипом А'А резко (в 4 раза) увеличена (1.7 и 0.4% соответственно). Пониженное количество гетерозигот (Тф АВ) наряду с большим количеством рыб, носителей редкого фенотипа А'А, свидетельствует о том, что выборки производителей, используемых для искусственного воспроизводства, не соответствуют реальной популяционной структуре волжской севрюги, заходящей на нерест в реку. Эти различия выносятся особо контрастно на примере производителей севрюги, использованной для воспроизводства на Волжском осетровом рыбоводном заводе. Здесь частота встречаемости гетерозиготного фенотипа АВ в 2 с лишним раза ниже, чем у ходовых производителей в реке (3.1 и 7.4% соответственно), а редкого фенотипа А'А — выше в 6 раз (2.4 и 0.4% соответственно). Эти данные свидетельствуют о том, что заготовка производителей севрюги для рыбоводных заводов, расположенных в дельте Волги, осуществляется не в оптимальные сроки и базируется на рыбах, идущих в конце нерестового хода.

Помимо севрюги мы исследовали также полиморфизм трансферрина у русского осетра, персидского осетра [55] и белуги [21]. Методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле в сыворотке, предварительно обработанной риванолом, с последующей инкубацией электрофореграмм в нитрозо-Р-соли, у обоих видов осетров выявляется от 2 до 8 компонентов трансферрина. Оба вида оказались высокогетерогенными по трансферриновому локусу: у русского осетра обнаружено 20, у персидского — 19 фенотипов трансферрина. Среди 70 исследованных особей русского осетра преобладали рыбы 3 фенотипов: с восьмикомпонентным трансферрином (АВСДЕFGH) — 18.6% рыб, с семикомпонентным (АВСDEFG) — 14.3% рыб и с пятикомпонентным трансферрином (DEFGH) — 14.3% рыб. Среди 56 исследованных особей персидского осетра преобладали рыбы 4 фенотипов: с шестикомпонентным трансферрином (АВСDEF) — 14.3% рыб, с пятикомпонентным (АВСDE) — 14.3%, с восьмикомпонентным (АВСDEFGH) — 12.5% рыб и с шестикомпонентным трансферрином (BCDEFG) — 10.7% рыб.

Только 10 фенотипов трансферрина для русского и персидского осетров оказались общими. Значение индекса сходства Шоу для этих видов осетров равно 0.54. Оно соответствует нижней границе этого индекса для видов и верхней границе для родов. Полученные данные по русскому и персидскому осетрам позволяют количественно оценить существующие между ними различия и с новых позиций подтверждают обоснованную нами ранее [61] видовую самостоятельность персидского осетра.

Трансферрины белуги представлены 2 (фенотип $B^{1,2}$) или 4 (фенотип $A^{1,2}B^{1,2}$) компонентами. 2 компонента B имеют следующую электрофоретическую подвижность: $B^1 - 1.0$, $B^2 - 0.93$, а 2 компонента A : $A^1 - 1.1$, $A^2 - 1.17$. Предложена однолокусная двухаллельная система генетического контроля трансферринов белуги [21]. Наблюдаемое распределение фенотипов соответствует ожидаемому, рассчитанному по формуле Харди–Вайнберга. Значение t -критерия для каждой из двух исследованных выборок (1979 и 1980 гг.) равно 0.43 при $K = 1$.

Сопоставление яровой и озимой рас волжской белуги по частоте встречаемости различных фенотипов трансферрина не позволило выявить статистически достоверных различий, однако у озимой белуги средний уровень гетерозиготности по трансферриновому локусу (13.5 %) заметно выше, чем у яровой (8.3 %). Иная картина выявлена нами [20] при изучении полиморфизма трансферрина у сезонных рас северокаспийской севрюги, где частота встречаемости гетерозигот у яровой расы была значительно выше, чем у озимой. Эти различия мы склонны объяснить исходя из особенностей биологии 2 рассматриваемых видов. Озимая популяция волжской севрюги малочисленна, осенний ход ее в реку выражен слабо. Яровая раса волжской севрюги по численности резко преобладает над озимой, весенний ход ее в реку очень мощный (до 90 % всей севрюги, заходящей на нерест). У белуги, напротив, более многочисленна озимая раса, продолжительность хода которой достигает 3 мес.

Проведенное сравнительное изучение гетерогенности и полиморфизма трансферрина у 4 видов каспийских осетровых (белуги, севрюги, русского и персидского осетров) по степени гетерогенности этого функционально специализированного сывороточного белка, т. е. по количеству электрофоретических полос (компонентов) на протеинограммах, позволяет выделить три четко различающиеся группы. Первая из них представлена севрюгой, трансферрины которой состоят из 1–2 компонентов, вторая – белугой (от 2 до 4 компонентов) и третья – осетрами (русским и персидским) (от 2 до 8 компонентов). Анализ этих данных показывает, что отличие белуги, относящейся к самостоятельному роду *Huso*, от 2 видов собственно осетров, входящих наряду с севрюгой в род *Acipenser*, достаточно велико, но все же менее контрастно, чем отличие севрюги от осетров. Чрезвычайно выраженные различия по трансферриновой системе между севрюгой и осетрами [18] служат, на наш взгляд, еще одним дополнительным подтверждением правомерности выделения севрюги в самостоятельный монотипический род *Helops* [41].

Среди многих функционально специализированных белков крови особое место занимает гемоглобин, обладающий замечательной способностью связывать и транспортировать кислород. Долгие годы гемоглобин считался гомогенным белком, однако в начале 50-х годов методом электрофореза на бумаге была показана его электрофоретическая неоднородность.

Открытие структурной и функциональной гетерогенности гемоглобина послужило новым мощным стимулом широкого его изучения у разных по высоте организации позвоночных животных и, в первую очередь у рыб, сделало его излюбленным объектом эколого-биохимических исследований. В середине 60-х годов [48, 53] в практику ихтиологических исследований был включен один из наиболее эффективных методов электрофоретического анализа — метод диск-электрофореза в полиакриламидном геле. С его помощью нам удалось получить принципиально новые данные о степени гетерогенности гемоглобина крови рыб, в частности осетровых [9, 48], согласно которым он состоит из 5—7 компонентов против 2, выявленных ранее электрофорезом на бумаге [12]. На первом этапе этих исследований основное внимание было сосредоточено на выявлении степени гетерогенности, видоспецифичности и экологических особенностей фракционного состава гемоглобина осетровых.

В последние годы благодаря совершенствованию различных вариантов электрофореза в полиакриламидном теле (трубочный и блоковый) нам удалось повысить разрешающие способности метода и выявить несколько дополнительных микрокомпонентов (табл. 1) на гемоглобинограммах большинства исследованных ранее видов осетровых рыб [26—32, 34, 36—38]. Весьма показательны в этом отношении результаты изучения гетерогенности гемоглобина волжской стерляди. Нам удалось разделить гемоглобин этого вида осетровых на 9 компонентов против 6, описанных ранее [9]. В соответствии с принятой схемой описания гемоглобинограмм осетровых рыб [9, 48] мы объединили обнаруженные 9 компонентов в 3 фракции. Основная из них — умеренно движущаяся фракция (УДФ) представлена 6 компонентами, из которых 3 были описаны ранее, а 3 (с относительной подвижностью 0.59, 0.51 и 0.41 и относительным содержанием белка 2.2, 3.3 и 1.9%) — выявлены нами впервые. Гемоглобин сибирского осетра (ленская популяция) представлен 8 компонентами против 6 описанных ранее, русского осетра — 7—9 компонентами против 6, шипа — 9 против 6, севрюги — 9 против 7, белуги — 7 против 5 компонентов, описанных ранее [7, 9]. При этом особо следует подчеркнуть, что выявленные нами дополнительные микрокомпоненты у каждого из указанных видов рыб не вносят принципиальных изменений в сложившиеся представления о видоспецифичности гемоглобинограмм осетровых, определяемой особенностями подвижности и относительного содержания белка, приходящегося на основные макрокомпоненты УДФ. Однако они значительно расширяют возможности обнаружения межпопуляционных различий и внутривидовой

Таблица 1.
Фракционный состав гемоглобина крови осетровых

Вид	БДФ		УДФ								МДФ		Частота встре- чаемости, %	
	1	2	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2		3
Калугра	1 3.8	-	-	-	$\frac{0.63}{76.1}$	-	$\frac{0.53}{13.0}$	-	$\frac{0.48}{4.7}$	$\frac{0.44}{2.4}$	-	-	-	75
Белуга	1 0.9	-	$\frac{0.68}{1.7}$	$\frac{0.59}{3.9}$	$\frac{0.63}{5.4}$	$\frac{0.58}{9.0}$	$\frac{0.55}{67.6}$	$\frac{0.50}{11.2}$	-	0.45	0.45	-	-	75
Шип	1 0.9	-	-	$\frac{0.63}{10.1}$	$\frac{0.63}{6.0}$	$\frac{0.58}{9.0}$	$\frac{0.53}{54.5}$	-	$\frac{0.45}{5.4}$	$\frac{0.43}{17.2}$	0.36	0.32	$\frac{0.31}{0.8}$	97.4
Стерлядь	1 0.9	-	-	$\frac{0.63}{6.0}$	$\frac{0.63}{6.0}$	$\frac{0.59}{2.2}$	$\frac{0.53}{57.8}$	$\frac{0.51}{3.3}$	$\frac{0.45}{23.1}$	$\frac{0.41}{1.9}$	$\frac{0.36}{2.6}$	-	$\frac{0.28}{2.3}$	100
Севрюга	1 0.7	-	$\frac{0.71}{1.4}$	$\frac{0.59}{53.6}$	$\frac{0.63}{13.4}$	$\frac{0.59}{13.4}$	-	$\frac{0.51}{14.2}$	$\frac{0.47}{11.5}$	$\frac{0.45}{2.5}$	$\frac{0.40}{1.5}$	$\frac{0.37}{1.2}$	-	100
Русский осетр	1 0.7	-	-	-	$\frac{0.61}{21.0}$	-	$\frac{0.55}{52.9}$	$\frac{0.50}{4.8}$	$\frac{0.45}{4.8}$	-	$\frac{0.39}{1.8}$	-	-	86.4
Сибирский осетр (ленский)	1 0.8	-	-	-	$\frac{0.61}{8.5}$	-	$\frac{0.56}{23.0}$	$\frac{0.52}{47.0}$	$\frac{0.48}{7.5}$	$\frac{0.44}{6.8}$	$\frac{0.40}{1.9}$	$\frac{0.36}{4.5}$	-	100
Амурский осетр	1 1.0	-	$\frac{0.70}{3.3}$	$\frac{0.58}{19.2}$	-	$\frac{0.58}{19.2}$	-	$\frac{0.52}{8.8}$	-	$\frac{0.43}{1.8}$	$\frac{0.39}{1.2}$	$\frac{0.35}{1.3}$	-	58.3
Сахалинский осетр	1 0.9	0.80*	$\frac{0.70}{21.8}$	$\frac{0.59}{3.9}$	-	$\frac{0.59}{7.1}$	$\frac{0.56}{24.6}$	$\frac{0.52}{25.4}$	$\frac{0.50}{2.8}$	$\frac{0.45}{2.3}$	$\frac{0.43}{2.1}$	-	-	-
Амударынский большой лопатонос	1 0.9	-	$\frac{0.67}{2.8}$	$\frac{0.61}{10.2}$	$\frac{0.64}{10.5}$	$\frac{0.61}{10.2}$	$\frac{0.54}{3.6}$	$\frac{0.50}{2.1}$	$\frac{0.46}{2.1}$	$\frac{0.45}{21.8}$	$\frac{0.38}{10.3}$	-	$\frac{0.30}{2.0}$	100

Примечание. Здесь и в табл. 2-9: над чертой — относительная подвижность, под чертой — относительное содержание белка каждого компонента.

* В зоне БДФ встречаются еще 2 микрокомпонента.

изменчивости фракционного состава гемоглобина, его полиморфизма, на изучении которого в последние годы мы сосредоточили особое внимание. Вопрос о соотношении поли- и мономорфизма гемоглобина у рыб приобрел важное значение для понимания механизмов видообразования. На первом этапе его разработки складывалось впечатление, что у большинства видов рыб (у 58 из 75 исследованных) фракционный состав гемоглобина (число и относительная подвижность компонентов гемоглобинограммы) мономорфен, т. е. одинаков у всех особей одного вида [1]. Это дало основание рассматривать инвариантность фракционного состава гемоглобина в качестве важного видового признака, якобы не подверженного внутривидовой изменчивости, а видообразование трактовать „не как постепенный, вероятностный процесс, протекающий на популяционном уровне, а как следствие качественных генетических реорганизаций, маркируемых истинными видовыми признаками“ [2, с. 182]. Эти соображения о механизмах видообразования и значении мономорфных признаков, в частности мономорфизма фракционного состава гемоглобина для доказательства „скачкообразности“ процесса видообразования, ведущего к „качественной реорганизации генома“, были подвергнуты жесткой критике с позиций синтетической теории эволюции А. А. Малиновским и М. В. Миной [62]. Действительно, в литературе имеются данные, согласно которым тот или иной морфологический признак „может быть мономорфен у одного вида и полиморфен у другого“ или „мономорфен в одних популяциях вида и полиморфен в других“ [62, с. 790]. Однако эти в общем-то резонные соображения при рассмотрении конкретного случая с конкретным биохимическим признаком, в частности вопроса о соотношении моно- и полиморфизма гемоглобина, должны быть подкреплены (или опровергнуты) данными, полученными при изучении именно фракционного состава гемоглобина.

Учитывая принципиальное значение рассматриваемого вопроса, мы предприняли специальное его изучение. Исследованиями охвачено 16 популяций 8 видов семейства осетровых (русский, сибирский, амурский осетры, севрюга, шип, стерлядь, белуга и калуга). Фракционирование гемоглобина проводили усовершенствованным методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле [34]. При расшифровке гемоглобинограмм учитывали общее число компонентов, их относительную электрофоретическую подвижность и, что не менее важно, относительное содержание белка, приходящегося на каждый компонент гемоглобинограмм. Это очень существенно, поскольку авторы работ по биохимической систематике и популяционной генетике, исследуя гетерогенность того или иного белка, как правило, ограничиваются лишь подсчетом числа белковых полосок на электрофореграммах, т. е. только визуальным анализом протеинограмм. Между тем многолетний опыт исследований нашей лаборатории показывает, что важнейшим параметром гемоглобинограмм является не только число электрофоретически самостоятельных компонентов, контролируемых структурными генами, но и относительное содержание белка, приходящегося на отдельные компоненты и находящегося под контролем регуляторных генов. Доля основных макрокомпонентов УДФ гемоглобинограмм осетровых рыб

Таблица 2

Фракционный состав гемоглобина севрюги и русского осетра
в морской и речной периоды жизни

Вид	Место-лова	Число видов	БДФ		УДФ						МДФ	
			1	1	2	3	4	5	6	1	2	
Севрюга	Море	10	$\frac{1}{0.6}$	$\frac{0.71}{1.3}$	$\frac{0.63}{13.1}$	$\frac{0.59}{54.7}$	$\frac{0.51}{14.3}$	$\frac{0.47}{11.0}$	$\frac{0.45}{2.3}$	$\frac{0.40}{1.5}$	$\frac{0.37}{1.2}$	
	Река	28	$\frac{1}{0.7}$	$\frac{0.71}{2.4}$	$\frac{0.63}{11.8}$	$\frac{0.59}{56.1}$	$\frac{0.51}{12.2}$	$\frac{0.47}{9.5}$	$\frac{0.45}{3.1}$	$\frac{0.40}{2.4}$	$\frac{0.37}{1.8}$	
Русский осетр	Море	11	$\frac{1}{0.7}$	$\frac{0.71}{10.9}$	—	$\frac{0.61}{16.9}$	$\frac{0.55}{58.9}$	$\frac{0.50}{4.8}$	$\frac{0.45}{5.2}$	$\frac{0.39}{2.6}$	—	
	Река	26	$\frac{1}{0.7}$	$\frac{0.71}{12.5}$	—	$\frac{0.61}{10.9}$	$\frac{0.55}{54.9}$	$\frac{0.50}{5.6}$	$\frac{0.45}{4.9}$	$\frac{0.39}{2.5}$	—	

у того или иного вида весьма стабильна [7, 9, 52], но соотношение между ними претерпевает существенные межвидовые изменения. Использование этого, важнейшего параметра фракционного состава гемоглобина позволило внести существенные коррективы в сложившиеся представления о степени внутривидовой и внутривидовой изменчивости рыб по этому биохимическому признаку.

Особенно важно то, что фракционный состав гемоглобина осетровых рыб по каждому из двух основных параметров (числу компонентов и относительному содержанию белка, приходящегося на основные компоненты) находится под жестким генетическим контролем и не зависит от среды обитания рыб, т. е. одинаков в морской и речной периоды жизни (табл. 2). Кроме того, ранними нашими наблюдениями [52] показано, что длительное (6-летнее) содержание осетровых рыб в заводских прудах, т. е. в пресной практически непроточной воде со значительными колебаниями кислородного режима, не привело к заметному изменению фракционного состава гемоглобина по числу компонентов или относительному содержанию белка, приходящемуся на основные компоненты гемоглобинограмм. Из представленных данных следует, что сложившийся в процессе эволюционного становления различных видов осетровых фракционный состав гемоглобина крови обладает значительным запасом „экологической надежности“. Последний определяет саму возможность существования этих видов в различных экологических средах с характерными для них колебаниями парциального давления кислорода, величины рН, содержания CO₂ и температуры. Иными словами, речь идет о факторах, которые оказывают существенное влияние на сродство гемоглобина к кислороду в целом и отдельных его фракций, а в конечном счете и кислородную емкость крови. Сложившийся в процессе эволюции и закрепленный стабилизирующим отбором фракционный состав гемоглобина крови надежно обеспечивает нормальное существование этих рыб и в морях с низким уровнем солености и их краткосрочное или длительное пребывание в реке в период размножения.

Таблица 3

Полиморфизм гемоглобина калуги и белуги

Вид	Фенотип гемоглобина	БДФ	УДФ					
			1	2	3	4	5	6
Белуга	Нв-I	<u>1</u>	<u>0.68</u>	<u>0.63</u>	<u>0.59</u>	<u>0.55</u>	<u>0.50</u>	<u>0.45</u>
		0.9	1.7	5.4	3.9	67.6	11.2	9.3
	Нв-II	<u>1</u>	<u>0.67</u>	<u>0.62</u>	<u>0.59</u>	<u>0.55</u>	<u>0.49</u>	<u>0.45</u>
		0.9	1.6	5.6	3.6	69.0	4.4	14.9
	Нв-III	<u>1</u>	<u>0.68</u>	<u>0.63</u>	<u>0.60</u>	<u>0.54</u>	<u>0.50</u>	<u>0.45</u>
		0.8	1.5	5.1	4.7	71.3	13.4	3.6
Калуга	Нв-I	<u>1</u>	—	—	<u>0.59</u>	<u>0.53</u>	<u>0.48</u>	<u>0.44</u>
		3.8			76.1	13.0	4.7	2.4
	Нв-II	<u>1</u>	—	—	<u>0.59</u>	<u>0.53</u>	<u>0.48</u>	—
		1.5			84.4	11.8	2.3	

В результате проведенного сравнительного изучения фракционного состава гемоглобина установлено, что у абсолютного большинства исследованных нами видов осетровых, а именно у белуги, калуги, русского, амурского, сибирского осетров (отдельные популяции) и стерляди (отдельные популяции), фракционный состав гемоглобина полиморфен, т. е. подвержен внутривидовой и внутривидовой изменчивости по двум основным параметрам: общему числу компонентов и (или) относительному содержанию белка, приходящемуся на отдельные компоненты, в основном на 2—3 компонента умеренно движущейся фракции гемоглобинограмм.

У северокаспийской белуги обнаружено 3 фенотипа гемоглобина (табл. 3), четко различающиеся между собой по относительному содержанию белка, приходящемуся на каждый из 2 „медленных“ компонентов УДФ с относительной подвижностью 0.5 и 0.45. Первый фенотип гемоглобина (Нв-I) обнаружен у 15 из 20 исследованных белуг (75%), отловленных осенью в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла. У рыб с этим фенотипом гемоглобина на 2 интересующих нас компонента УДФ приходится примерно одинаковое количество белка (11.2 и 9.3% соответственно). У 3 рыб (15%), имеющих Нв-II, на самый медленный компонент (0.45) УДФ белка приходится в 3 с лишним раза больше, чем на компонент с относительной подвижностью 0.49. Наконец, у 2 рыб (10%) с фенотипом Нв-III имеет место прямо противоположное соотношение удельной массы белка, приходящегося на эти компоненты. Сопоставляя обнаруженные нами 3 фенотипа гемоглобина северокаспийской белуги с 2 ранее описанными [54] у этой популяции, отметим, что первый основной фенотип гемоглобина (Нв-I), хотя и отличается по числу компонентов (7) от описанного ранее [50], одинаков в обеих выборках рыб; Нв-III соответствует ранее описанному Нв-II. Следовательно, новым, ранее не описанным фенотипом гемоглобина северокаспийской белуги следует считать обнаруженный нами Нв-II, у которого четвертый

Таблица 4

Полиморфизм гемоглобина русского осетра

Фенотип гемоглобина	БДФ			УДФ							МДФ
	1	1''	1'	1	2	3	4	5	6	7	1
Нв-I	1	—	—	0.71	—	0.61	0.55	0.50	0.45	—	0.39
	3.0			14.5		22.5	51.6	3.9	3.3		1.2
Нв-II	1	—	—	0.72	0.68	0.61	0.55	0.50	0.45	—	0.39
	3.2			15.1	13.9	19.8	40.8	3.1	2.8		1.3
Нв-III	1	—	—	0.71	—	0.61	0.54	0.49	0.45	0.40	0.39
	3.0			12.5		20.3	55.1	3.7	1.8	2.2	1.4
Нв-IV	1	0.77	0.74	0.71	—	0.61	0.55	0.50	0.45	—	0.39
	4.0	3.7	8.1	11.2		14.3	51.9	3.5	1.9		1.4
Нв-V	1	—	0.73	0.71	0.68	0.61	0.54	0.48	0.44	0.40	0.38
	3.0		3.0	8.3	7.2	14.0	52.8	5.3	3.0	1.9	1.5

компонент УДФ (0.45) по относительному содержанию белка более чем в 3 раза превосходит пятый компонент (0.49) УДФ.

Первый фенотип гемоглобина (Нв-I) калуги представлен 5 компонентами, из которых 4 находятся в зоне УДФ, второй (Нв-II) — 4 компонентами, 3 из которых расположены в зоне УДФ (табл. 3). Следует отметить, что по степени гетерогенности гемоглобина амурская калуга занимает особое место среди исследованных видов осетровых, всего лишь 4—5 компонентов. Эти данные полностью согласуются с описанными ранее [50] как по числу компонентов, так и по числу выявленных фенотипов. Другая особенность фракционного состава гемоглобина калуги состоит в том, что на долю первого (по очередности следования) или четвертого по относительной подвижности (по сравнению с белугой) компонента зоны УДФ (0.59—0.61) приходится от 76 до 84 % общего белка гемоглобина. По относительному содержанию белка это самый крупный среди всех исследованных видов осетровых макрокомпонент УДФ.

По степени полиморфизма гемоглобина 6 исследованных видов рода *Acipenser* представляют собой весьма разнородную группу. Наиболее высокий уровень полиморфизма обнаружен у 3 видов собственно осетров: русского, сибирского и амурского. У русского осетра северокаспийской популяции, отловленного в 1984 г. в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла, обнаружено 5 фенотипов гемоглобина (табл. 4). Первый, основной фенотип гемоглобина (Нв-I), встречен у 70 из 81 исследованных осетров (86.4 %), т. е. у подавляющего большинства рыб. Второй фенотип гемоглобина (Нв-II) отличается от Нв-I наличием дополнительного компонента в зоне УДФ гемоглобинограммы с относительной подвижностью 0.68 и содержанием белка 13.9 %. Кроме того, основной макрокомпонент гемоглобинограмм русского осетра с относительной подвижностью 0.55 у рыб этого фенотипа составляет только 40.8 % от общего белка гемоглобина против 51.6 % у рыб с Нв-I. Нв-II встречен у 3 рыб (3.7 %). Третий фенотип гемоглобина (Нв-III) отличается от

Таблица 5

Полиморфизм гемоглобина амурского осетра

Фенотип гемоглобина	БДФ			УДФ					МДФ	
	1	2	3	1	2	3	4	5	1	2
Нв-I	<u>1</u>	—	—	<u>0.70</u>	<u>0.66</u>	<u>0.58</u>	<u>0.52</u>	<u>0.43</u>	<u>0.39</u>	<u>0.35</u>
	1.0			3.3	63.4	19.2	8.8	1.8	1.2	1.3
Нв-II	<u>1</u>	—	—	<u>0.69</u>	<u>0.64</u>	<u>0.57</u>	<u>0.51</u>	<u>0.43</u>	—	<u>0.34</u>
	0.8			4.4	56.0	24.8	10.2	2.0		1.8
Нв-III	<u>1</u>	—	—	<u>0.69</u>	<u>0.66</u>	<u>0.58</u>	<u>0.52</u>	<u>0.42</u>	<u>0.39</u>	—
	1.1			6.8	60.2	19.5	8.5	2.2	1.7	
Нв-IV	<u>1</u>	<u>0.84</u>	<u>0.79</u>	<u>0.70</u>	<u>0.65</u>	<u>0.57</u>	<u>0.51</u>	<u>0.41</u>	—	<u>0.34</u>
	1.5	0.5	0.6	3.3	59.5	22.3	8.6	2.2		1.5
Нв-V	<u>1</u>	—	—	<u>0.69</u>	<u>0.64</u>	<u>0.58</u>	<u>0.52</u>	<u>0.41</u>	<u>0.40</u>	—
	1.5			28.7	42.6	22.4	1.5	1.7	1.6	
Нв-VI	<u>1</u>	—	—	<u>0.69</u>	<u>0.66</u>	<u>0.58</u>	<u>0.52</u>	<u>0.43</u>	<u>0.39</u>	<u>0.35</u>
	0.7			19.9	47.8	24.3	3.9	1.4	1.2	0.8
Нв-VII	<u>1</u>	—	—	<u>0.69</u>	<u>0.66</u>	<u>0.58</u>	<u>0.52</u>	<u>0.43</u>	<u>0.39</u>	—
	1.2			28.6	38.8	18.9	8.3	2.8	1.4	

Нв-I лишь одним микрокомпонентом с относительной подвижностью 0.4 и содержанием белка 2.2%. Он обнаружен у 4 рыб (4.9%). Четвертый фенотип гемоглобина (Нв-IV) представлен 9 компонентами против 7 у Нв-I вследствие появления у них 2 дополнительных, самых быстрых компонентов зоны УДФ — 0.77 и 0.74 с относительным содержанием белка 3.7% и 8.1% соответственно. Нв-IV обнаружен у 3 рыб (3.7%). Своеобразие пятого фенотипа гемоглобина (Нв-V) по сравнению с Нв-I проявляется в существовании 3 дополнительных компонентов с относительными подвижностью 0.73, 0.68 и 0.4 и содержанием белка 3, 7.2 и 1.9% соответственно. Этот тип гемоглобина встречен пока только у одной рыбы (1.2%).

Осенью 1985 г. мы проанализировали фракционный состав гемоглобина еще у одной выборки русского осетра, отловленного в нижнем бьефе Волгоградского гидроузла. Из 27 исследованных рыб 26 имели Нв-I (98.3%) и 1 (3.7%) — Нв-II. Другие 3 фенотипа гемоглобина обнаружены не были, вероятно, из-за малой выборки.

У амурского осетра, отловленного весной 1983 г. в лимане Амура, выявлено 7 фенотипов гемоглобина, хотя проанализирована сравнительно малая выборка рыб — всего 27 экз. (табл. 5). Правда, различия между первыми 4 фенотипами менее контрастны, чем у русского осетра, и проявляются лишь по числу микрокомпонентов, расположенных в зонах БДФ и МДФ, а основная фракция гемоглобинограмм у этих фенотипов (УДФ) весьма сходна как по числу компонентов, так и по относительному содержанию белка, приходящегося на отдельные компоненты. Нв-I обнаружен у 14 особей (51.5%). Нв-II — 4 (14.8%), Нв-III — у 5 (18.5%) и Нв-IV — у 1 особи (3.7%). Резко отличаются от этих

фенотипов 3 других фенотипа по удельной массе белка, приходящегося на первый самый подвижный компонент УДФ (0.69–0.7) : от 19.9 до 28.7 % – у рыб, имеющих Hb-V–Hb-VII, против 3.3–6.8 % у рыб, имеющих Hb-I–Hb-IV. Между собой последние 3 фенотипа (Hb-V–Hb-VII) различаются по числу микрокомпонентов в зоне МДФ, а также по относительному содержанию белка, приходящемуся на четвертый компонент УДФ с относительной подвижностью 0.52. Частота встречаемости этих фенотипов гемоглобина одинакова, но невелика: всего лишь по 3.7 %.

Наиболее обстоятельно нами изучен полиморфизм фракционного состава гемоглобина сибирского осетра. Исследованиями охвачены 3 основные аллопатрические популяции этого вида: обская, енисейская и ленская. У 172 исследованных летом 1983 г. особей сибирского осетра обской популяции выявлено 5 фенотипов гемоглобина (табл. 6). Первые 2 фенотипа гемоглобина (Hb-I и Hb-II) различаются между собой лишь по относительному содержанию белка, приходящегося на второй и третий компоненты УДФ. Весьма своеобразен третий фенотип гемоглобина (Hb-III) по сравнению с первыми двумя. Наконец, Hb-IV и Hb-V, обнаруженные всего лишь у 5 рыб и сходные между собой, существенно отличаются от 2 первых основных фенотипов гемоглобина (Hb-I и Hb-II), во-первых, по более высокой степени гетерогенности (по 12 компонентов против 8) и, во-вторых, по значительно более низкому содержанию белка, приходящегося на первые 2 компонента УДФ. Вообще, следует отметить своеобразие фракционного состава гемоглобина обской популяции сибирского осетра не только в сравнении с русским осетром, но и с 2 другими популяциями сибирского осетра – енисейской и ленской.

Анализ представленных в табл. 7 данных показывает сходство фракционного состава гемоглобина ленской и енисейской популяций сибирского осетра, определяемое близкой относительной подвижностью основных компонентов гемоглобинограмм и наличием у рыб каждой популяции 2 основных макрокомпонентов в зоне УДФ, на долю которых приходится около 80 % общего белка гемоглобина. Однако наряду с чертами несомненного сходства фракционного состава гемоглобина 2 сравниваемых популяций сибирского осетра между ними имеются принципиальные различия. У всех исследованных 87 особей ленского осетра гемоглобинограммы оказались идентичными по общему числу компонентов, распределению их в отдельных фракциях, относительной подвижности и даже по относительному содержанию белка, приходящегося на отдельные компоненты гемоглобинограмм. Отсутствие индивидуальной изменчивости гемоглобинограмм приводит к необходимости сделать вывод о мономорфности ленского осетра по гемоглобиновому локусу.

Принципиально иная картина выявлена при анализе фракционного состава гемоглобина енисейского осетра, который оказался высоко полиморфным и представлен 7 фенотипами. Они различаются между собой по числу компонентов, распределению их между отдельными фракциями и, что не менее важно, по относительному содержанию белка, приходящегося на каждый из 2 основных макрокомпонентов

Таблица 6
Полиморфизм гемоглобина

Фенотип гемоглобина	Частота встречаемости, %	БДФ			
		1	2	3	4
Нв-I	64.6	$\frac{1}{1.4}$	—	—	—
Нв-II	27.3	$\frac{1}{1.0}$	—	—	—
Нв-III	5.2	$\frac{1}{1.7}$	—	—	$\frac{0.73}{5.6}$
Нв-IV	2.3	$\frac{1}{1.1}$	$\frac{0.81}{0.5}$	$\frac{0.76}{0.8}$	$\frac{0.72}{2.3}$
Нв-V	0.6	$\frac{1}{0.4}$	$\frac{0.84}{0.4}$	$\frac{0.79}{0.7}$	$\frac{0.74}{1.7}$

УДФ гемоглобинограмм. Первый, или основной, фенотип гемоглобина (Нв-I) обнаружен у 89 из 136 исследованных рыб, т. е. у 65.5% особей. Второй и третий фенотипы гемоглобина енисейского осетра довольно сходны с Нв-I и отличаются от него и друг от друга лишь по одному из микрокомпонентов и его расположению в разных фракциях. Весьма своеобразен Нв-IV, у которого третий компонент УДФ по относительному содержанию белка в 5 раз превосходит второй компонент УДФ, в то время как у рыб первых 3 фенотипов гемоглобина эти различия несколько превышают двукратную величину. Привлекают к себе внимание еще 2 фенотипа гемоглобина енисейского осетра — Нв-VI и Нв-VII — принципиально иным соотношением белка, приходящегося на 2 основных макрокомпонента УДФ. У рыб этих фенотипов третий компонент УДФ превосходит четвертый компонент УДФ по относительному содержанию белка (в 2.5–3 раза). Такое соотношение между 2 основными компонентами УДФ характерно для пресноводной волжской стерляди [9, 34], что представляет несомненный интерес для дальнейших исследований.

Таким образом, енисейский осетр в отличие от ленского оказался полиморфным по фракционному составу гемоглобина, причем внутривидовая изменчивость по своей выраженности превосходит межвидовую и сопоставима с межвидовой. Обнаруженное нами [36] на примере сибирского осетра явление мономорфизма одних популяций (ленской) и полиморфизма других популяций (енисейской и обской) одного вида в дальнейшем было подтверждено при изучении фракционного состава гемоглобина у различных популяций стерляди. Из 8 исследованных популяций у 6 фракционный состав гемоглобина оказался мономорфным (верхневолжской, средневолжской, нижневолжской, дельтовой, камской и донской), а у 2 популяций — окской (табл. 8) и енисейской (табл. 9) — полиморфным. У окской стерляди, в частности,

сибирского осетра обской популяции

УДФ						МДФ		
1	2	3	4	5	6	1	2	3
<u>0.70</u>	<u>0.64</u>	<u>0.58</u>	<u>0.53</u>	<u>0.49</u>	—	<u>0.42</u>	<u>0.38</u>	—
16.5	23.7	30.3	12.6	9.9		1.7	3.9	
<u>0.69</u>	<u>0.64</u>	<u>0.58</u>	<u>0.53</u>	<u>0.49</u>		<u>0.43</u>	<u>0.39</u>	—
19.7	31.2	24.1	12.3	6.8		2.0	2.9	
<u>0.68</u>	<u>0.63</u>	—	<u>0.54</u>	<u>0.50</u>	<u>0.46</u>	—	<u>0.39</u>	<u>0.35</u>
20.3	31.7		15.8	12.5	6.7		4.2	1.5
<u>0.68</u>	<u>0.61</u>	<u>0.57</u>	<u>0.51</u>	<u>0.47</u>	<u>0.43</u>	<u>0.39</u>	—	<u>0.30</u>
1.7	16.9	21.8	26.2	12.6	11.5	1.2		3.4
<u>0.71</u>	<u>0.66</u>	<u>0.61</u>	<u>0.55</u>	<u>0.51</u>	<u>0.46</u>	<u>0.42</u>	<u>0.37</u>	—
1.0	14.0	24.7	23.1	19.1	10.2	1.0	3.1	

выявлены 4 фенотипа [38], а у енисейской — 5 фенотипов [30]. Сопоставление табличных данных показывает, что внутривидовая изменчивость фракционного состава гемоглобина енисейской стерляди значительно более выражена по сравнению с окской. Если отдельные фенотипы гемоглобина окской стерляди различаются между собой только числом и местоположением микрокомпонентов на гемоглинограммах, то фенотипы гемоглобина енисейской еще и особенностями распределения белка, приходящегося на отдельные компоненты. В этом отношении обращает на себя внимание Нв-IV енисейской стерляди, у которого более подвижный третий компонент УДФ составляет 21.8% белка, а менее подвижный пятый — 61.8%. Такое соотношение между „быстрым“ и „медленным“ макрокомпонентами УДФ характерно для осетров, в том числе и для сибирского осетра енисейской популяции [27]. Здесь уместно напомнить, что при анализе гемоглинограмм енисейского осетра нам удалось выявить (Нв-VI и Нв-VII) „стерляжь“ фенотипы гемоглобина, а у нескольких особей (у 6 рыб из 120) енисейской стерляди обнаружен „осетровый“ тип гемоглобина [30]. Дать однозначное объяснение этому факту без специального его изучения достаточно трудно, но можно предположить, что мы имеем дело с гибридами осетра со стерлядью при „осетровом“ типе гемоглобина у стерляди или стерляди с осетром при „стерляжьем“ типе гемоглобина у осетра.

Таким образом, на примере сибирского осетра и стерляди нам впервые удалось обнаружить существование моно- и полиморфных по гемоглиновому локусу популяций одного вида рыб. Мы полагаем, что по мере развития исследований в этом направлении и увеличения числа изучаемых видов и популяций того или иного политипического вида примеры подобного рода, свидетельствующие о полиморфизме фракционного состава гемоглобина одних популяций и мономорфизме других популяций того же вида, будут умножены. Однако имеющиеся

Таблица 7

Фракционный состав гемоглобина сибирского осетра енисейской и ленской популяций

Популяция	Фенотип гемоглобина	Частота встречаемости, %	БДФ		УДФ						МДФ	
			1	1	2	3	4	5	6	1	2	
Енисейская	Нв-I	65.5	<u>1</u>	—	<u>0.64</u>	<u>0.59</u>	<u>0.52</u>	<u>0.49</u>	<u>0.44</u>	<u>0.38</u>	—	
			1.1		7.4	24.5	44.9	3.3	0.57	3.1		
	Нв-II	13.2	<u>1</u>	—	<u>0.64</u>	<u>0.59</u>	<u>0.52</u>	<u>0.48</u>	<u>0.45</u>	<u>0.42</u>	<u>0.37</u>	
			1.0		6.6	27.2	52.8	3.4	5.3	1.6	2.1	
	Нв-III	2.2	<u>1</u>	—	<u>0.62</u>	<u>0.58</u>	<u>0.52</u>	<u>0.48</u>	<u>0.44</u>	<u>0.37</u>	<u>0.33</u>	
			0.7		6.3	22.8	59.5	3.2	4.6	2.3	0.6	
	Нв-IV	4.4	<u>1</u>	—	<u>0.64</u>	<u>0.59</u>	<u>0.52</u>	<u>0.47</u>	—	<u>0.38</u>	—	
1.3				6.9	13.4	69.7	4.3		4.4			
Нв-V	1.5	<u>1</u>	0.70	<u>0.66</u>	<u>0.62</u>	<u>0.52</u>	—	<u>0.43</u>	<u>0.36</u>	—		
		1.3	6.8	40.1	35.2	6.1		6.6	4.4			
Нв-VI	10.3	<u>1</u>	—	<u>0.68</u>	<u>0.61</u>	<u>0.52</u>	—	<u>0.44</u>	<u>0.36</u>	—		
		1.2		5.6	61.8	25.5		4.2	1.7			
Нв-VII	2.9	<u>1</u>	—	<u>0.68</u>	<u>0.61</u>	<u>0.52</u>	<u>0.48</u>	<u>0.44</u>	<u>0.37</u>	—		
		0.8		4.9	68.8	20.9	1.5	1.7	1.4			
Ленская	Нв-I	100	<u>1</u>	—	<u>0.61</u>	<u>0.56</u>	<u>0.52</u>	<u>0.48</u>	<u>0.44</u>	<u>0.40</u>	<u>0.36</u>	
			0.8		8.5	23.0	47.0	7.5	6.8	1.9	4.5	

в нашем распоряжении данные уже сегодня позволяют утверждать, что один и тот же биохимический признак, в данном случае фракционный состав гемоглобина, может быть мономорфным у одних видов или у отдельных популяций этого вида и полиморфным у других популяций того же вида или у систематически близких видов одного рода. Есть основания думать, что множественность гемоглобина и его полиморфизм у рыб должны быть более выражены, чем, скажем, у теплокровных животных, поскольку гемоглобин рыб обеспечивает потребность тканей в кислороде не только при разных физиологических, но и при постоянно меняющихся экологических условиях.

Полученные нами при изучении внутривидовой изменчивости фракционного состава гемоглобина 8 видов осетровых рыб данные свидетельствуют о том, что полиморфизм гемоглобина встречается у рыб значительно чаще, чем это ранее представлялось. Ведущую роль при разработке проблемы моно- и полиморфизма фракционного состава гемоглобина рыб играют разрешающие способности используемых методов фракционирования. По мере внедрения в практику ихтиологических исследований методов электрофореза на различных носителях (бумага, агар, крахмальный и полиакриламидный гель) существенно менялись наши представления о степени гетерогенности гемоглобина и о соотношении моно- и полиморфизма фракционного состава гемоглобина у рыб.

Таблица 8
Полиморфизм гемоглобина стерляди окской популяции

Фенотип гемоглобина	Частота встречаемости, %	УДФ							МДФ			
		БДФ	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3
Нв-I	56.9	1 0.7	-	0.66 7.6	0.62 1.6	0.57 52.6	-	0.47 31.3	0.42 1.1	0.30 2.9	0.32 0.4	0.28 1.8
Нв-II	36.3	1 0.9	-	0.64 7.2	0.60 1.7	0.56 56.7	-	0.46 26.5	0.42 1.0	0.37 3.3	-	0.27 2.7
Нв-III	4.6	1 0.7	0.69 1.0	0.65 5.3	0.61 2.3	0.55 51.9	-	0.45 31.9	0.40 3.1	0.37 2.1	0.31 0.4	0.27 1.4
Нв-IV	0.8	1 0.9	-	0.66 7.6	0.62 2.0	0.57 55.4	0.49 1.5	0.48 26.3	0.41 1.4	0.38 2.8	0.31 0.4	0.28 1.7

Таблица 9
Полиморфизм гемоглобина стерляди енисейской популяции

Фенотип гемоглобина	Частота встречаемости, %	БДФ			УДФ							МДФ			
		1	2	3	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4
Нв-I	75	1 0.8	-	-	0.58 6.1	0.53 2.2	0.49 56.4	0.46 3.6	0.40 24.1	0.36 1.9	0.31 3.0	0.23 1.8	-	-	-
Нв-II	10	1 0.8	0.68 1.2	-	0.58 7.8	0.53 2.5	0.49 54.9	0.44 3.4	0.40 22.9	0.36 2.1	0.31 2.8	0.22 1.6	-	-	-
Нв-III	6.6	1 0.7	0.68 3.1	0.64 3.6	0.58 2.8	0.54 7.0	0.49 43.6	0.45 3.2	0.39 29.1	0.36 2.4	0.31 2.5	0.22 2.0	-	-	-
Нв-IV	5.0	1 1.4	-	-	0.57 6.5	-	0.49 21.8	-	0.41 61.8	0.36 2.9	0.30 2.9	0.22 1.5	0.18 1.5	-	-
Нв-V	3.4	1 0.9	-	-	0.58 7.3	-	0.49 54.3	-	0.40 30.6	0.36 1.7	0.30 2.8	0.22 1.5	0.20 0.9	-	-

В 1983 г. в нашей лаборатории было начато систематическое изучение степени гетерогенности и полиморфизма гемоглобина у разных по высоте организации групп рыб, в том числе и у осетровых, методом изоэлектрофокусирования в градиенте рН. Разрешающие способности этого метода чрезвычайно велики и позволяют выявлять индивидуальные белки, различающиеся между собой по величине изоэлектрической точки (рI) всего лишь на 0.005 единицы рН. Благодаря этому нам удалось открыть принципиально новый уровень гетерогенности гемоглобина хрящевых, хрящевых ганоидов и костистых рыб, который представлен несколькими десятками (1) компонентов [5, 33, 45–47]. Гемоглобин осетровых удастся разделить на 34–45 компонентов с изоэлектрическими точками от 7.21 до 9.47.

Как мы уже отмечали, методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле полиморфизм гемоглобина был обнаружен у 6 видов из 8 исследованных. У 2 видов – севрюги и шипа – фракционный состав гемоглобина оказался мономорфным. Поэтому мы решили исследовать гемоглобин этих видов с помощью изоэлектрофокусировки. Гемоглобин севрюги удастся разделить на 43–45 компонентов против 8, выявляемых в полиакриламидном геле, а гемоглобин шипа – на 41–43 компонента против 9. Особенно интересно, что гемоглобин обоих видов оказался полиморфным и представлен у северокаспийской севрюги 3 фенотипами, а у северокаспийского шипа 2 [47]. Итак, фракционный состав гемоглобина севрюги и шипа, казавшийся мономорфным при электрофорезе в полиакриламидном геле, оказался полиморфным при использовании метода фракционирования с более высокими разрешающими способностями. Можно думать, что использование современных методов фракционирования белков, в частности гемоглобинов, и совершенствование приемов анализа получаемых гемоглобинограмм внесет конструктивные изменения в сформулированные почти два десятилетия назад представления о преобладании у рыб мономорфного гемоглобина над полиморфным [1]. Во всяком случае уже сегодня можно твердо считать, что по отношению к осетровым рыбам эти представления оказались несостоятельными.

Таким образом, за минувшие два десятилетия методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле изучены гетерогенность и полиморфизм важнейших функционально специализированных белков крови – альбуминов, трансферринов и гемоглобина у 22 популяций 11 видов осетровых, обитающих в водоемах СССР. Установлена высокая электрофоретическая гетерогенность сывороточных белков и гемоглобина у всех исследованных видов, экологические особенности и видоспецифичность фракционного состава гемоглобина. Выявлены „морской“, „пресноводный“ и „переходный“ типы фракционного состава гемоглобина осетровых, позволяющие предвидеть экологическую судьбу того или иного вида при осолонении или распреснении южных морей СССР, а также обоснованно проводить акклиматизационные работы с тем или иным видом осетровых.

Открытое нами в середине 60-х годов явление биохимического полиморфизма осетровых рыб на примере альбуминов, а затем

трансферринов и гемоглобинов послужило стимулом и реальной основой для использования полиморфных белков в популяционно-генетических исследованиях этой чрезвычайно ценной в экономическом отношении группы рыб, изучения популяционной структуры отдельных видов, биохимических основ их экологической пластичности, процессов микроэволюции, филогении и таксономии осетровых рыб. Совокупность накопленных данных по отдельным полиморфным белкам, а также имеющиеся материалы по генетике, экологии и морфологии различных видов осетровых позволили внести коррективы в родовую структуру и видовой состав отдельных родов семейства *Acipenseridae*. Обоснована целесообразность выделения севрюги в самостоятельный монотипический род *Helops* [41]. Подтверждена правомерность самостоятельного существования рода *Huso* и необоснованность попыток включения белуги и калуги в род *Acipenser*. Обоснована целесообразность изъятия шипа и стерляди из рода *Acipenser* и включение их в род *Huso* [49]. Доказана видовая самостоятельность южнокаспийского (персидского) осетра по отношению к русскому осетру [61] и амурского осетра по отношению к сибирскому осетру [29, 31].

На примере сывороточных альбуминов осетровых рыб открыто существование биохимического полиморфизма белков эколого-физиологической природы [54, 56]. Доказано, что помимо генетически контролируемой изменчивости (полиморфизма) альбуминов у проходных осетровых (русский осетр, севрюга, белуга) существует модификационная, экологически обусловленная изменчивость этого белка, связанная с переходом рыб из моря в реку во время нерестовых миграций. Это обстоятельство ограничивает использование альбуминов в качестве генетических маркеров при изучении популяционной структуры проходных осетровых. Однако оно имеет и более общее, принципиальное значение, поскольку ставит перед необходимостью критического анализа адекватности использования того или иного белка в популяционно-генетических исследованиях и подчеркивает актуальность эколого-биохимических исследований, которые должны опережать первые, основанные на использовании в качестве молекулярных маркеров той или иной группы белков.

В отличие от альбуминов трансферрины осетровых рыб, равно как и гемоглобины, находятся под строгим генетическим контролем, не претерпевают экологической и функционально обусловленной изменчивости при переходе рыб из моря в реки и могут быть использованы в популяционно-генетических исследованиях.

Методами диск-электрофореза в полиакриламидном геле, а также изозлектрофокусирования в градиенте pH выявлен полиморфизм фракционного состава гемоглобина у всех исследованных видов осетровых. На примере сибирского осетра и стерляди открыт феномен мономорфизма фракционного состава гемоглобина у одних популяций и полиморфизма у других популяций в пределах одного вида.

Выявленное нами [48, 53, 58] принципиальное сходство гемоглобинограмм и протеинограмм осетровых и высших позвоночных, в том числе и человека, а также значительное сходство аминокислотного

состава гемоглобина [8] свидетельствуют о том, что осетровые находятся в основном стволе филогенетического древа позвоночных [44]. Это делает их исключительно ценным объектом эколого-биохимических и эволюционно-физиологических исследований.

Литература

1. Алтухов Ю. П. О соотношении моно- и полиморфизма гемоглобина в микроэволюции рыб // Докл. АН СССР. 1969. Т. 189, № 5.
2. Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М., 1974.
3. Балахнин И. А., Галаган Н. П., Лукьяненко В. И., Попов А. В. О генетическом полиморфизме некоторых компонентов крови у рыб (на примере осетровых и карповых) // Докл. АН СССР. 1972. Т. 204, № 5.
4. Баль Н. В. Фракционный состав сывороточных белков нижеволжской стерляди // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979.
5. Васильев А. С. Изоэлектрическое фокусирование гемоглобина трех видов плотвы // Экологическая физиология и биохимия рыб. Вильнюс, 1985.
6. Васильев А. С., Гремячих В. А., Кузьмин Е. В., Лукьяненко В. В. Фракционный состав сывороточных белков окской стерляди // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1984.
7. Гераскин П. П. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб и динамика его формирования в раннем онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1978.
8. Гераскин П. П., Погунов А. И., Лукьяненко В. И. Об аминокислотном составе гемоглобинов крови хрящевых ганюидов // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1972. Т. 8, № 1.
9. Гераскин П. П., Лукьяненко В. И. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина крови осетровых рыб // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33, № 4.
10. Гераскин П. П., Лукьяненко В. И., Кайбелев Р. Ш. Гетерогенность альбуминов севрюги в морской и речной периоды жизни // Экологическая физиология и биохимия рыб. Вильнюс, 1985.
11. Гераскин П. П., Федер А. Н. Фракционный состав сывороточных белков средневолжской стерляди // Тез. отчет. сессии ЦНИОРХ. Астрахань, 1973.
12. Голованенко Л. Ф. Типы гемоглобина у мальков осетровых рыб // Докл. АН СССР. 1963. Т. 151, № 5.
13. Иванзиков В. В., Камшилин И. Н. Различия в электрофоретической подвижности двух фракций сывороточного альбумина белуги не детерминированы генетически // Генетика. 1984. Т. 20, № 7.
14. Иванзиков В. В., Камшилин И. Н. Негенетические различия в электрофоретической подвижности некоторых фракций сывороточного альбумина осетровых рыб // Генетика. 1985. Т. 21, № 10.
15. Иевлев В. С. Элементы физиологической гидробиологии // Физиология морских животных. М., 1966.
16. Ипатов В. В., Лукьяненко В. И. Сывороточные белки рыб: гетерогенность, структура и функции // Успехи соврем. биологии. 1979. Т. 88, № 1/4.
17. Камшилин И. Н. О полиморфизме сывороточных альбуминов и трансферринов каспийских осетровых // Генетика, селекция, гибридизация рыб. Ростов н/Д, 1981.
18. Камшилин И. Н. Исследование популяционной структуры осетровых по полиморфизму альбуминов и трансферринов (на примере севрюги): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983.
19. Камшилин И. Н., Лукьяненко В. И. Биохимический анализ внутривидовой дифференциации северокаспийской севрюги // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981.

20. Камшилин И. Н., Лукьяненко В. И. Изучение полиморфизма трансферрина волго-каспийской популяции севрюги в связи с проблемой ее воспроизводства // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981.
21. Камшилин И. Н., Лукьяненко В. И. Исследование полиморфизма трансферрина каспийской белуги // V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб: Тез. докл. Киев, 1982. Ч. 4.
22. Камшилин И. Н., Лукьяненко В. И., Мишин Э. А. Биохимический полиморфизм северокаспийской севрюги // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979.
23. Кузьмин Е. В., Лукьяненко В. В. Гетерогенность и полиморфизм сывороточных альбуминов сибирского осетра енисейской популяции // V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб: Тез. докл. Киев, 1982. Ч. 4.
24. Кузьмин Е. В., Лукьяненко В. В. Гетерогенность и полиморфизм сывороточных альбуминов сибирского осетра обской популяции // Осетровое хозяйство водоемов СССР. Астрахань, 1984.
25. Лукьяненко В. В. Гетерогенность и мономорфизм гемоглобина туводной волжской стерляди // Рациональные основы ведения осетрового хозяйства. Волгоград, 1981.
26. Лукьяненко В. В. Электрофоретический анализ гемоглобина крови ленской популяции сибирского осетра // Некоторые актуальные проблемы современного научного знания: Сравнительная физиология. Ярославль, 1983.
27. Лукьяненко В. В. Фракционный состав гемоглобина крови енисейской популяции сибирского осетра // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1984. № 64.
28. Лукьяненко В. В. Видоспецифичность фракционного состава гемоглобина амурского и сибирского осетров // Экологическая физиология и биохимия рыб. Вильнюс, 1985.
29. Лукьяненко В. В. Гетерогенность и полиморфизм гемоглобина трех аллопатрических популяций сибирского осетра // Экологическая физиология и биохимия рыб. Вильнюс, 1985.
30. Лукьяненко В. В. Особенности фракционного состава гемоглобина двух видов сибирских осетровых // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 69.
31. Лукьяненко В. В. Полиморфизм гемоглобина крови амурских осетровых // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 70.
32. Лукьяненко В. В. Особенности фракционного состава гемоглобина у сходных по экологии видов осетровых рыб // Вопросы эволюционной физиологии. Л., 1986.
33. Лукьяненко В. В., Васильев А. С. Сравнительный электрофоретический анализ гемоглобина туводной стерляди // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 69.
34. Лукьяненко В. В., Гераскин П. П., Гремячих В. А., Баль Н. В. Новые данные по электрофоретической гетерогенности гемоглобина крови туводной волжской стерляди (*Acipenser ruthenus* L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 60.
35. Лукьяненко В. В., Гераскин П. П., Гремячих В. А. Полиморфизм сывороточных альбуминов сибирского осетра енисейской популяции (*Acipenser baeri* Brandt) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 60.
36. Лукьяненко В. В., Лукьяненко В. И. О полиморфизме и мономорфизме гемоглобина двух популяций сибирского осетра // Докл. АН СССР. 1984. Т. 278, № 5.
37. Лукьяненко В. В., Лукьяненко В. И. Полиморфизм гемоглобина осетровых рыб // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. М., 1986.
38. Лукьяненко В. В., Чалов Ю. П., Лукьяненко В. И. Биохимический анализ внутрипопуляционной изменчивости окской стерляди // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986. № 2.

39. Лукьяненко В. И. Полифункциональный принцип оценки качества производителей и заводской молодежи осетровых в связи с определением оптимальных сроков ее выпуска // Осетровые СССР и их воспроизводство. М., 1971.
40. Лукьяненко В. И. Экологическая биохимия осетровых рыб // Экологическая физиология рыб. Киев, 1976. Ч. 1.
41. Лукьяненко В. И. Севрюга — самостоятельный монотипический род семейства осетровых // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979.
42. Лукьяненко В. И. Экологическая биохимия рыб — современное состояние и ближайшие задачи // Экологическая физиология и биохимия рыб. Астрахань, 1979. Т. 1.
43. Лукьяненко В. И. Экологическая биохимия рыб: предмет, задачи и пути их решения // Экологическая физиология и биохимия рыб. Вильнюс, 1985.
44. Лукьяненко В. И. Биохимический полиморфизм осетровых рыб // Вопросы эволюционной физиологии. Л., 1986.
45. Лукьяненко В. И., Васильев А. С., Лукьяненко В. В. Новые данные о гетерогенности и полиморфизме гемоглобина крови осетровых рыб // Экологическая физиология и биохимия рыб. Вильнюс, 1985.
46. Лукьяненко В. И., Васильев А. С., Лукьяненко В. В. Новые данные о степени гетерогенности гемоглобина крови осетровых рыб // Докл. АН СССР. 1986. Т. 289, № 6.
47. Лукьяненко В. И., Васильев А. С., Лукьяненко В. В. Полиморфизм гемоглобина осетровых рыб // Докл. АН СССР. 1986. Т. 290, № 1.
48. Лукьяненко В. И., Гераскин П. П. Новые данные о фракционном составе гемоглобина у хрящевых ганюидов // Докл. АН СССР. 1969. Т. 185, № 5.
49. Лукьяненко В. И., Гераскин П. П. О родовой принадлежности стерляди и шипа // Осетровое хозяйство внутренних водоемов СССР. Астрахань, 1979.
50. Лукьяненко В. И., Гераскин П. П., Баль Н. В. Гетерогенность и полиморфизм гемоглобина у двух видов рода *Huso* // Докл. АН СССР. 1977. Т. 237, № 4.
51. Лукьяненко В. И., Гераскин П. П., Баль Н. В. Экологические особенности гемоглобинограмм трех видов осетров // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1978. Т. 14, № 4.
52. Лукьяненко В. И., Гераскин П. П., Суриаль А. И. Фракционный состав гемоглобина крови у анадромных и туводных видов осетровых рыб // Экология. 1976. № 6.
53. Лукьяненко В. И., Ермолин Г. А., Седов С. И. Белковый спектр сыворотки крови осетровых по данным диск-электрофореза в полиакриламидном геле // Докл. АН СССР. 1967. Т. 174, № 1.
54. Лукьяненко В. И., Камшилин И. Н. К вопросу о природе полиморфизма сывороточных альбуминов у проходных рыб // IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, 1981. Ч. 3.
55. Лукьяненко В. И., Камшилин И. Н. Гетерогенность и полиморфизм трансферринов русского и персидского осетров // V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб. Киев, 1982. Ч. 4.
56. Лукьяненко В. И., Камшилин И. Н., Попов А. В. Экологическая обусловленность полиморфизма сывороточных альбуминов северокаспийской севрюги // Экологическая физиология и биохимия рыб. Астрахань, 1979. Т. 2.
57. Лукьяненко В. И., Попов А. В. Белковый состав сыворотки крови двух аллопатрических популяций сибирского осетра // Докл. АН СССР. 1969. Т. 186, № 1.
58. Лукьяненко В. И., Попов А. В. Электрофоретическая гетерогенность сывороточных белков хрящевых, костно-хрящевых и костистых рыб // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1971. Т. 7, № 1.
59. Лукьяненко В. И., Попов А. В., Мишин Э. А. Гетерогенность и полиморфизм сывороточных альбуминов у рыб // Докл. АН СССР. 1971. Т. 201, № 3.
60. Лукьяненко В. И., Попов А. В., Седов С. И. О видовой специфичности сывороточных протамнограмм осетровых рыб // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 3.
61. Лукьяненко В. И., Умеров Ж. Г., Карягеев Б. Б. Южнокаспийский осетр — самостоятельный вид рода *Acipenser* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 5.

62. *Малиновский А. А., Мина М. В.* Журн. общ. биологии. 1975. Т. 37, № 5. Рец. на кн.: Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М., 1974. 247 с.
63. *Чихачев А. С.* Популяционная структура азовских осетровых в условиях антропогенного воздействия // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977.
64. *Чихачев А. С.* Генетический контроль за структурой популяции и гибридизацией ценных пород рыб при искусственном разведении // Генетика, селекция, гибридизация рыб. Ростов н/Д, 1981.
65. *Чихачев А. С., Реков Ю. И.* Генетическая структура популяций азовских осетровых // Генетика, селекция, гибридизация рыб. Ростов н/Д, 1981.
66. *Чихачев А. С., Цветненко Ю. Б.* Полиморфизм альбуминов и трансферринов в азовской популяции севрюги // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биохим. генетике, кариологическому полиморфизму и мутагенезу у рыб. М., 1978.
67. *Шварц С. С.* Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969.
68. *Шульман Г. Е.* Экологическая биохимия – новая область исследований (предмет, содержание и проблемы) // Вопросы эволюционной физиологии. Л., 1982.
69. *Gunter G., Sulya L., Vox B.* Some evolutionary patterns in fishes blood // Biol. Bull. mar. biol. Lab. 1961. Vol. 121.
70. *Major E., Befine D., Tawfik E.* Study on sex-specific transferrin polymorphism and on the identification of transferring by radioactive labelling // Experientia. 1975. Vol. 31, N 10.
71. *Valenta M., Stratil A., Kalal L.* Polymorphism and heterogeneity of transferrin in some species of the fish family Cyprinidae // Anim. Blood Groups, Biochem. Genet. 1977. Vol. 8, N 1.

Л. Г. Буторина

О ВЛИЯНИИ ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ
НА ПОВЕДЕНИЕ И АГРЕГИРОВАННОСТЬ
POLYPHEMUS PEDICULUS (L.) *CLADOCERA*¹

Вопрос о химической сигнализации гидробионтов исследован достаточно широко и подробно только для позвоночных животных. Для водных беспозвоночных он остается открытым и спорным. Присутствие и воздействие продуктов жизнедеятельности водных беспозвоночных четко прослеживается лишь в экспериментальных условиях при длительном содержании животных либо при постановке краткосрочных опытов по определению уровня обменных процессов. Однако наблюдаемое явление трактуется исследователями по-разному. Часть авторов считает его результатом порочной методики проведения опытов, артефактом [1, 14], другие — проявлением эффекта группы, действующим началом которого является численность подопытных особей [18–20, 22, 23, 26, 29, 32–34], и лишь небольшое число экспериментаторов относит изменения, происходящие в опыте, к воздействию метаболитов и феромонов, выделяемых беспозвоночными гидробионтами в течение опыта [2, 9, 16, 21, 25, 30].

Многолетнее изучение дыхания *Polyphemus pediculus* (L.) в закрытых респирометрах убедило нас в том, что в опытном сосуде происходит непрерывное накопление специфических продуктов жизнедеятельности рачков, свойственных данному виду, полу, возрасту и физиологическому состоянию особей [7, 9, 12, 13]. Они оказывают на подопытных животных более существенное воздействие, чем изменение концентрации кислорода или численности рачков. Поведение полифемов, скорость, характер движения и соответственно им интенсивность дыхания меняются в зависимости от концентрации и качественного состава имеющихся в воде метаболитов и феромонов [8–10]. Эти вещества определяют групповое поведение рачков, взаимосвязь их в популяции, плотность, длительность существования стай, а также плодовитость, размер, продолжительность жизни составляющих их особей.

Проведенные эксперименты показали, что динамика потребления кислорода рачками в определенных опытных условиях может дополнить серию косвенных методов, применяемых для определения присутствия и степени воздействия химической сигнализации на водных беспозвоночных [2, 9, 12, 23, 28, 30, 31]. Данные методы пока еще остаются

¹ Статья печатается в редакции автора.

единственными и наиболее достоверными методами решения вопроса о нетрофических взаимоотношениях низших гидробионтов.

Нами впервые была предпринята попытка определения степени влияния метаболитов и феромонов на поведение и физиологические процессы рачков прямым путем с помощью визуальных наблюдений и таким образом решить вопрос о роли хеморецепции и химической сигнализации в регуляции внутривидовых отношений особей.

МЕТОДИКА

Для работы использовали схему экспериментальной установки, разработанную А. О. Касумяном и В. Ю. Пономаревым [17]. Она состояла из плексигласовых аквариумов и специальной подставки, на которую устанавливали химические стаканы, содержащие по 0,5 л воды разного качественного состава (рис. 1). Установка была прозрачной,

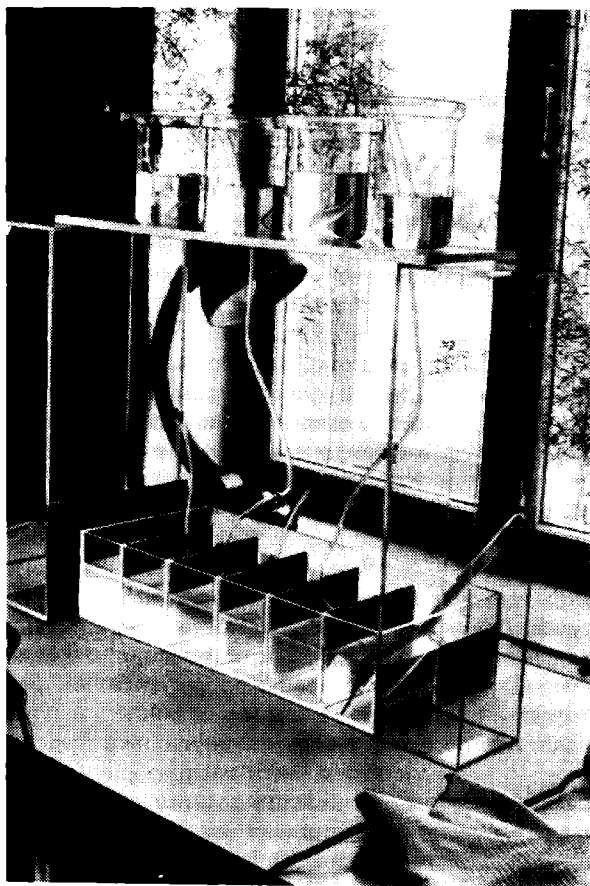


Рис. 1. Общий вид опытной установки.

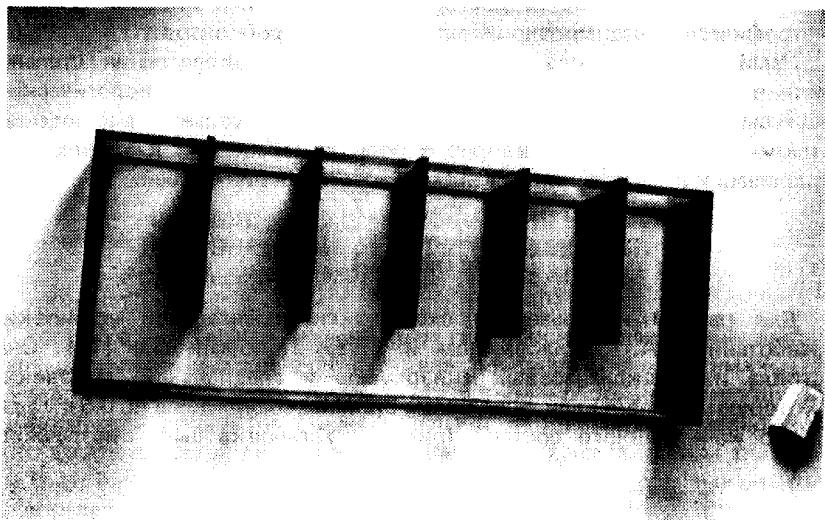


Рис. 2. Секционный аквариум.

не отбрасывала тень и тем самым не создавала дополнительных помех для освещения водной толщи в эксперименте. Аквариум длиной 50 см, шириной 21 см и высотой 11,5 см был неполностью разделен на 6 отсеков шириной 7 см и длиной 15 см (рис. 2.). Его заполняли дистиллированной водой на высоту 6 см непосредственно перед опытом.

Подставка для стаканов с опытной и контрольной водой (рис. 1) состояла из 2 вертикальных частей высотой 50 см, шириной 11 см и поперечной — шириной 15 см и длиной 58 см.

Освещение опыта производили 2 настольными лампами. Они находились впереди аквариума рядом с вертикальными частями подставки (рис. 1). Благодаря такому расположению источников света водная толща отсеков и общего коридора аквариума была освещена равномерно по всей площади. Настольные лампы, аквариум и подставка для стаканов находились в одном, строго фиксированном положении в течение всех опытов. Опыты проводили в одно и то же время суток от $8^{50}-9^{30}$ до $10^{50}-11^{30}$ в течение июня и июля 1985 г. в лаборатории на столе, покрытом белым пластиком, у окна, без прямого попадания солнечных лучей. Для уточнения роли хеморецепции и силы воздействия химических сигналов часть экспериментов проходила в темноте с кратковременным включением фонаря для регистрации распределения рачков по отсекам аквариума.

Рачков для опыта отлавливали из пруда непосредственно перед экспериментом. Их транспортировали в лабораторию в ведре с водой. Скопления рачков отлавливали из ведра сачком и помещали в широкие стеклянные кристаллизаторы, стоящие на столе рядом с опытным аквариумом. Под действием освещения рачки в кристаллизаторах скапливались в одном месте. С помощью маленького сачка скопления переносили из кристаллизатора в дистиллированную воду опытного

Таблица 1

Длина тела самок *Polyphemus pediculus*, используемых в опытах, мм

Самки		<i>n</i>	\bar{X}	$m_{\frac{m}{x}}$	σ	$C_v, \%$
Партеногенетические с эмбрионами на средней стадии развития		166	0.7327	0.0032	0.0411	5.61
Гамогенетические с латентными яйцами	в яичниках	22	0.6523	0.0043	0.0203	3.11
	в выводковой камере	29	0.6776	0.0047	0.0253	3.73

аквариума в таком количестве, чтобы плотность опытных стай *P. pediculus* в аквариуме была приблизительно одинакова во всех экспериментах.

Состав подопытных стай менялся в соответствии с сезонными изменениями *P. pediculus* в водоеме. В июне в них доминировали партеногенетические самки с зародышами на ранних стадиях развития. В последних числах месяца резко возросло количество гамогенетических самок и самцов. Так что в опытных стаях в июле преобладающих форм практически не было. В них в равном количестве были представлены все особи, за исключением самцов, которые численно уступали самкам на протяжении всего опытного периода. Размер особей в опытных стаях представлен в табл. 1.

Рачков помещали в аквариум с дистиллированной водой за 15 мин до начала опыта, с тем чтобы они создали постоянное по форме и местоположению скопление, характерное для данного освещения воды (рис. 3).

Воду, содержащую органическое вещество и являющуюся химическим сигналом, воздействующим в опыте на поведение подопытных полифемов, в опыте получали 2 способами: либо в результате пребывания живых рачков в определенном объеме воды в течение 16–20 ч, либо путем разведения определенной навески растертого зоопланктона в 0.5 л дистиллированной воды.

В качестве живых объектов для получения воды с продуктами жизнедеятельности использовали взрослых самок *Daphnia longispina* с яйцами в выводковой сумке, партеногенетических самок *Polyphemus pediculus* с зародышами на средних стадиях развития и прудовой зоопланктон.

Отбор животных одного размера и состояния производили под бинокуляром. По мере отбора их размещали в чашках Петри. Подготовленное к опыту необходимое количество особей переносили пилеткой в стакан с профильтрованной прудовой водой объемом 0.5 л. Здесь рачки находились с 12–16 ч до 8 ч утра. По окончании срока экспозиции воду с животными сливали через сито с двойным слоем мельничного газа № 68 в опытный стакан. Таким образом была получена вода после пребывания в ней 500 *Daphnia longispina*, 10, 25, 50, 250 и 500 *Polyphemus pediculus*, а также сырой навески живого зоопланктона массой 0.6 г.

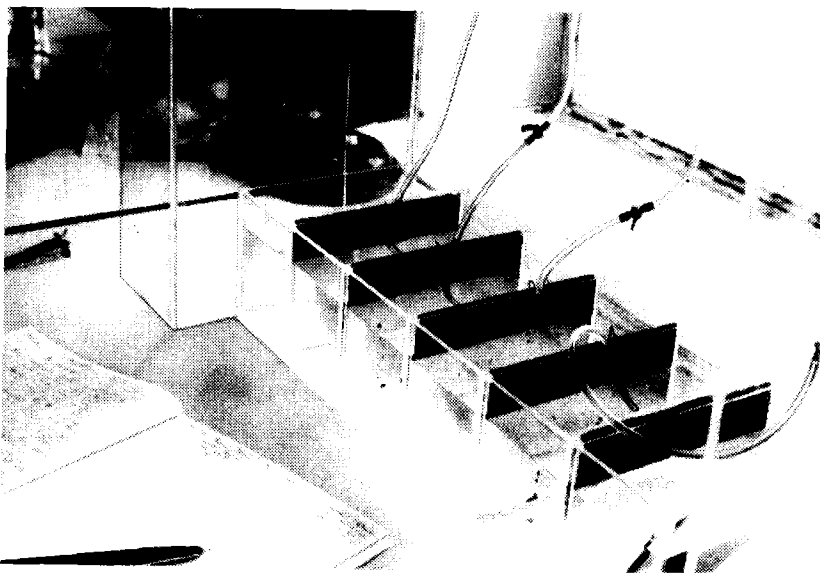


Рис. 3. Пластиковые шланги и краники регуляции скорости потоков органических веществ.

Для ряда опытов часть воды, полученной после содержания 1000 *P. pediculus* в 1 л или 500 особей в 0.5 л, разводили дистиллированной водой в 2, 10, 20, 30 и 50 раз. Исходная концентрация продуктов жизнедеятельности (1 : 0), называемая в опыте максимальной, снижалась, образуя химические сигналы в 2, 10, 20, 30 и 50 раз ниже исходного или максимального.

При получении воды, содержащей метаболиты и органические вещества, вторым способом использовали зоопланктон, отловленный из прудов непосредственно перед опытом. Его основу составляли различные виды *Cladocera*: *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia* sp., *Scapholeberis mucronata*, входящие в пищевой спектр *Polyphemus pediculus*. В начале июня в планктон кроме того входили некоторые виды *Rotatoria* (*Conochilus*, *Polyarthra*) и мелкие виды *Copepoda*. Сконцентрированную воздушно-сухую навеску зоопланктона массой 0.2, 0.4, 0.6 и 1.0 г частями растирали в агатовой ступке и размешивали в 0.5 л дистиллированной воды. Полученную взвесь профильтровывали через бумажный фильтр в опытный химический стакан и доводили до отметки 0.5 л.

В качестве контроля во всех опытах использовали дистиллированную воду равного объема — 0.5 л.

В одном опыте одновременно исследовали действие 2–4 потоков разного качественного состава и концентрации. Схема сочетания химических потоков в отдельных экспериментах представлена в табл. 2. Опыт с каждым набором химических сигналов проводили в 2–4 повторностях. В каждой повторности меняли местоположение потоков

Таблица 2
 Схема проведения экспериментов

Химические сигналы		Условия эксперимента		
Состав	Концентрация, г или экз. на 0.5 л	Количество сигналов в опыте	Повторность каждого опыта	Температура, °С
Растертый зоопланктон	0.2 и 0.4	2	2	18.0—18.6
" "	0.6, 1.0	2	4	14.0—14.8 17.2—17.6
Вода после содержания <i>Polyphemus pediculus</i>	500	3	6	14.0—14.8 16.8—17.6 21.0—21.6 22.0—22.8
Растертый зоопланктон	0.6			
Вода после содержания: зоопланктона <i>P. pediculus</i>	0.6 500	3	4	13.2—14.4
Вода после содержания: <i>Daphnia longispina</i>	500	2	4	17.0—19.1
<i>Polyphemus pediculus</i>	500			20.8—21.8
Вода после содержания <i>P. pediculus</i>	10, 25 и 250	3	4	17.4—18.6 18.6—19.2
" "	10, 30, 50, 250, 500	4	6	16.2—18.8
" "	10, 50, 250, 500	4	7	19.0—19.6 в темноте

и использовали новую стаю рачков. Всего было поставлено 37 экспериментов.

Вода, содержащая органическое вещество — химические сигналы, поступала из стаканов, расположенных на подставке, в отдельные отсеки аквариума через прозрачные пластиковые шланги диаметром 0.3—0.4 см. Шланги опускали в химические стаканы до дна, а в отсеки — на $\frac{2}{3}$ глубины (рис. 1). Стаканы были прикрыты чашками Петри, которые удерживали шланги в постоянном положении. К середине боковой перегородки соответствующего отсека их фиксировали металлической скрепкой. Скорость подачи воды в отсеки аквариума составляла 36—40 капель в минуту. За 20 мин опыта из стакана вытекало 70—75 см³, а за 2 ч — 420—450 см³. Скорость течения регулировали перед каждым опытом с помощью пластмассового краника, находящегося в нижней части каждого шланга (рис. 3).

Замер температуры воды в аквариуме производили через каждые 15 мин в течение всего опыта термометром, находящимся постоянно

в последнем отсеке аквариума (рис. 1). Длительность эксперимента составляла 2 ч. За это время среда прогревалась на 0,4–2 °С. Большинство экспериментов проходило при оптимальной для *Polyphemus pediculus* температуре 17–21 °С (табл. 2). Ряд опытов был проведен при температуре ниже оптимальной — 13–15 °С, а часть выше — 22–23 °С.

В каждом эксперименте через 15, 30 мин, 1, 1,5 и 2 ч производили описание, зарисовку и фотосъемку поведения, характера движения, местоположения и формы агрегаций рачков в отдельных отсеках.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ *POLYPHEMUS PEDICULUS* ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ РАЗЛИЧНЫХ ХИМИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ

Контроль. Рачки, внесенные сачком в дистиллированную воду аквариума, первоначально равномерно распределяются по всей водной толще (рис. 4). Через 1–2 мин начинается их массовая горизонтальная миграция в наиболее освещенную часть аквариума — к продольной стенке его коридора, т. е. в ту часть, которая не разделена перегородками на отсеки (рис. 2), через 5–10 мин устанавливается четкая, характерная и постоянная картина распределения рачков в период до поступления в аквариум химической информации. Большинство из подопытных особей в это время сосредоточивается вдоль стенки коридора аквариума, особенно у дна, где они образуют плотное скопление, называемое в дальнейшем исходным (рис. 4). Небольшая часть животных находится в толще воды, распределяясь равномерно по коридору аквариума вплоть до $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ площади каждого отсека (рис. 5).

С момента подачи в аквариум химических сигналов распределение особей резко меняется во всех отсеках, за исключением контрольного, куда поступает дистиллированная вода. Численность рачков в нем всегда минимальная. В контрольном отсеке находятся только те особи, которые были в нем до начала опыта (рис. 6). Миграции рачков из соседних отсеков или общего коридора не наблюдается. В контрольных условиях преобладают молодые и неполовозрелые особи. Они располагаются в поверхностных слоях воды до $\frac{1}{2}$ глубины, либо плавают по всей толще воды от поверхности до дна. Движения особей спокойные, плавные. Скорость перемещения средняя или минимальная. Безостановочные прямолинейные пробеги длинные. Рачки перемещаются в основном горизонтально, изредка меняют направление своего движения. Их путь прямолинейный или слегка извилистый. Иногда рачки опускаются на глубину 1,0–1,5 см. Особи совершают активный спуск, поворачиваясь головой вниз ко дну. Спустившись, они сразу разворачиваются и возвращаются в тот слой воды, где они ранее совершали горизонтальные перемещения. Четко выраженные массовые вертикальные и горизонтальные миграции, а также движения поиска, наблюдаемые обычно у рачков при ловле добычи, отсутствуют. Поведение полифемов в контроле носит индивидуальный, блуждающий характер, без встреч, контактов или активных взаимодействий особей между собой.

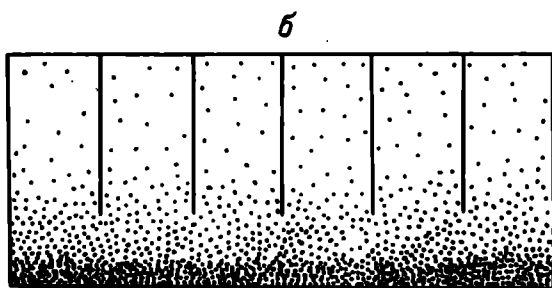
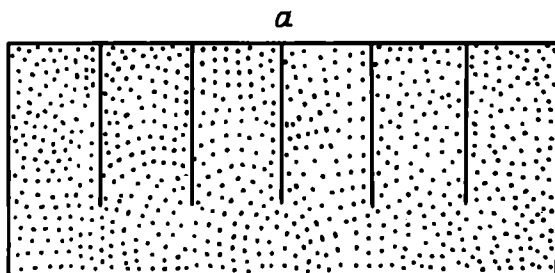


Рис. 4. Схема распределения рачков по аквариуму до подачи химических сигналов.
 а — в начале; б — к концу адаптационного периода.

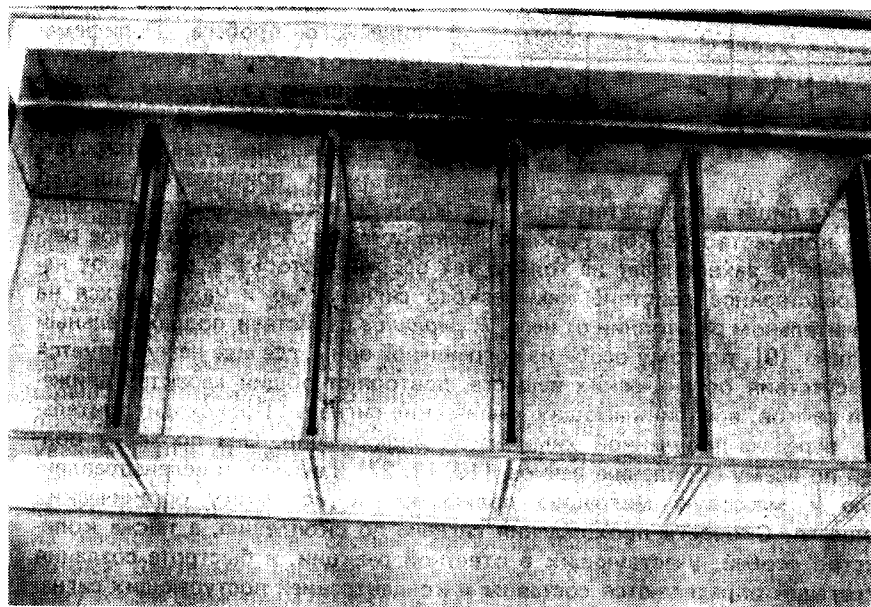


Рис. 5. Агрегированность *Polyphemus pediculus* по отсекам с дистиллированной водой.

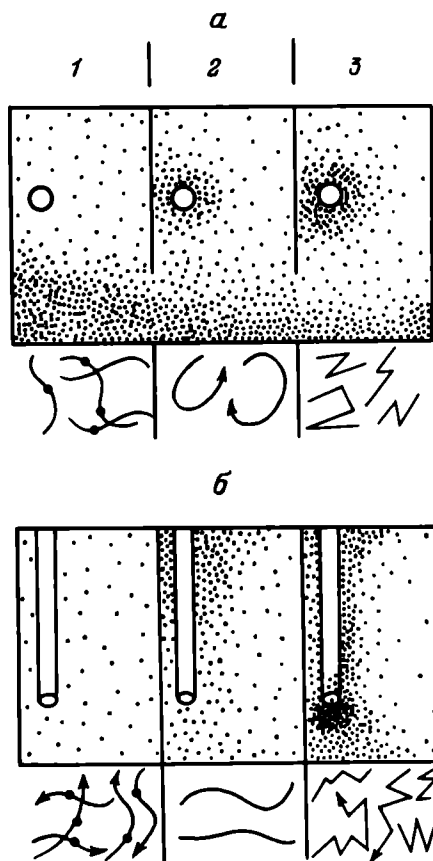


Рис. 6. Схема распределения рачков по отсекам аквариума при поступлении в них различных органических веществ.

а — вид сверху; *б* — вид сбоку. 1 — контроль; 2 — продукты жизнедеятельности *Daphnia longispina*; 3 — органическое вещество растертого зоопланктона. *Линиями* обозначены характер движения, путь и длина безостановочного пробега рачков; *точками* — остановки и парение особей.

Поведение в потоках органических веществ. На появление в дистиллированной воде аквариума потоков органических веществ сначала реагируют рачки, находящиеся непосредственно у источника информации, а затем особи, расположенные от него на расстоянии до 2 см. У рачков моментально меняется характер движения: увеличивается скорость и сокращается длина безостановочного прямолинейного пробега. Полифемы начинают часто и резко менять направление движения, совершают рывки, резкие развороты. Их перемещение становится суетливым и принимает характер

поиска пищи в период питания. Постепенно в него включается все большее количество рачков. Реакция распространяется на значительное расстояние и захватывает не только тех особей, которые испытывают непосредственное действие химического сигнала, но и находящиеся на значительном расстоянии от него. *P. pediculus* свойствен подражательный эффект [9], поэтому особи из пограничной зоны, где еще не чувствуется присутствия органических веществ, повторяют общий характер движения рачков, воспринимающих химические сигналы. Происходит зрительная передача полученной химической информации. Она проходит волной по всему скоплению рачков [10, 11, 27] и вызывает целенаправленную и массовую миграцию полифемов к источнику органических веществ. Скорость прохождения сигнала по скоплению, а также количество особей, участвующих в ответной реакции, и быстрота создания агрегаций определяются составом и концентрацией поступающих сигналов. Неравномерность в распределении рачков по отсекам аквариума проявляется через 10–30 мин с начала опыта. Однако четкая и постоянная форма рассредоточения особей по отсекам, характерная для данного

набора и расположения источников в нем, устанавливается только после окончания массовой миграции. Исходное же скопление сохраняет свое местоположение и форму при любом наборе воздействующих веществ.

При одном и том же наборе потоков органических веществ перенос шланга из одного отсека в другой вызывает разрушение прежних форм распределения особей в аквариуме. В течение 10–15 мин рачки как бы находятся в замешательстве. Меняются установившийся характер, скорость, длина и направление пробега рачков, а вместе с ними и четкая форма скоплений. Возникает целенаправленная миграция особей к новому месту нахождения предпочитаемых потоков химической информации. Она продолжается 20–30 мин и имеет более резко выраженный и четкий характер, чем в начале опыта. Через 30–60 мин после смены положения шлангов в опыте вновь устанавливается четкая и неравномерная картина распределения особей по отсекам, соответствующая новому расположению в аквариуме тех же источников химических сигналов.

Характер, направление движения *P. pediculus*, местоположение рачков в пределах аквариума, численность в отдельных отсеках, степень агрегированности и ее форма, а также поведение особей относительно друг друга определяются качественным составом и концентрацией притекающих органических веществ.

Приток органического вещества из растертого зоопланктона вызывает постепенное сосредоточение особей со всей площади отсека около шланга. Некоторые заплывают вовнутрь его и продвигаются вверх навстречу току (рис. 7). Активная миграция особей из соседних отсеков и исходного скопления проходит медленно и не имеет массового характера. Количество рачков, площадь, занимаемая ими, и плотность расположения около источника информации растут вместе с увеличением притока и распространения органического вещества.

Четкая и постоянная картина распределения *P. pediculus* в отсеке устанавливается через 2 ч с начала опыта (рис. 6). Основная масса особей все же остается в исходном скоплении у продольной стенки коридора. В отсеке с потоком органического вещества растертого зоопланктона сосредоточивается небольшое число рачков, но значительно больше, чем в контрольном. Преобладают крупные партогенетические самки со зрелыми эмбрионами в выводковой камере. Они образуют вдоль шланга неплотное довольно широкое скопление цилиндрической формы, простирающееся от поверхности до дна. Расстояние между рачками в нем увеличивается от центра к периферии так, что скопление плавно сливается с окружающим его фоном особей. Вокруг отверстия шланга самки расположены особо плотно. Они образуют кольцо, состоящее из нескольких слоев особей, ориентированных головой навстречу потоку. Длительное парение самки чередуют с резкими бросками в сторону тока и движением поиска [9, 11].

Перемещение рачков внутри скопления носит хаотический индивидуальный характер. Скорость движения у особей средняя. В придонных слоях скопления, где концентрация поступающего органического

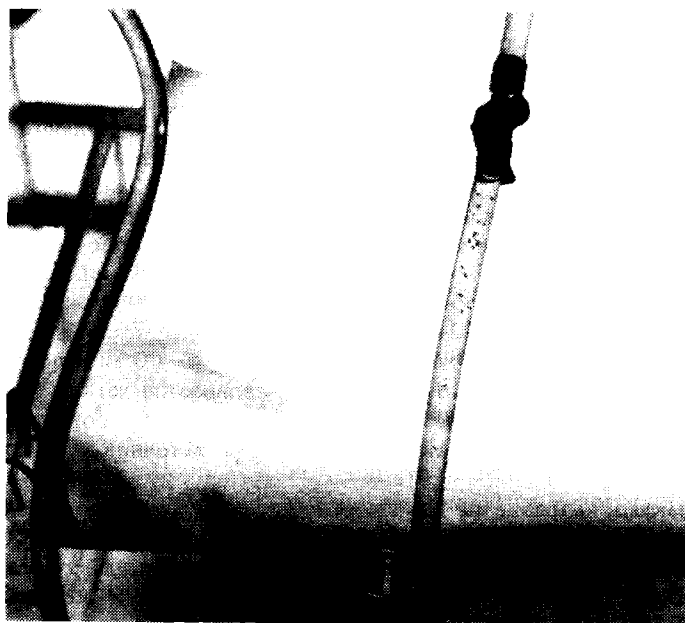


Рис. 7. *Polyphemus pediculus* внутри шланга с потоком органического вещества.

вещества выше, чем на поверхности, рачки движутся с большей скоростью путем чередующихся резких „подскоков” и спусков, отчего их путь приобретает зигзагообразный характер. В поверхностных слоях скопления движения полифемов более спокойные, скорость ниже, а длина безостановочного пробега больше. Рачки менее резко и часто меняют направление своего движения. Их горизонтальный путь имеет вид извилистой кривой.

Рачки, перемещающиеся в пределах скопления, постоянно вступают в активный контакт между собой (по 2–8 особей). При встрече они как бы сталкиваются головами, на короткий миг застывают, а затем начинают кругообразное движение друг около друга. Оно продолжается от нескольких секунд до 1–2 мин. Далее рачки резко разворачиваются и расходятся по прямой в разные стороны. Данные кратковременные объединения особей, как и их кольцо у отверстия шланга, по характеру поведения особей представляют собой типичные „охотничьи” микрогруппировки [9, 11]. Их образование спровоцировано поступлением органического вещества растертого зоопланктона. Рачки охотятся на жертву, которую чувствуют, но не видят. В силу этого длительность существования „охотничьих” микрогруппировок меньше, чем в естественных условиях, а скорость и частота их создания — выше. Их число, частота и скорость создания, длительность существования, а также количество особей, участвующих в них, растут по мере увеличения концентрации поступающего органического вещества. В скоплении хаотические индивидуальные перемещения рачков сочетаются с групповой

охотой на пищевое раздражение. Скопление имеет структуру, соответствующую структуре любой пелагической стаи в период ее питания [24]. Такая стая *P. pediculus* наблюдается в естественных условиях в дневное время суток [9–11, 27].

Органическое вещество, выделенное *Daphnia longispina*, привлекает еще более незначительное количество особей (рис. 6). На его приток реагируют в основном те рачки, которые находятся в отсеке. Активной миграции особей их соседних участков аквариума и исходного скопления не происходит, как и в контроле. Около источника химической информации сосредотачиваются в основном крупные самки. Их численность немного больше, чем в контрольном отсеке.

Ответная поведенческая реакция особей на присутствие в среде обитания продуктов жизнедеятельности *D. longispina* крайне незначительна. Она сводится к обычной неидентифицированной реакции рачков на органическое вещество. У реципиентов несколько увеличивается скорость движения и снижается длина прямолинейного безостановочного пробега. Специфических пищевых или поведенческих ответных реакций данный сигнал не вызывает. Отсутствует и передача информации. Рачки, улавливающие хеморецепторно присутствие продуктов жизнедеятельности *D. longispina*, совершают медленную и постепенную миграцию из толщи воды отсека к источнику химической информации. К концу опыта полифемы концентрируются у шланга, образуя в верхней трети или прямо под поверхностью воды небольшое округлое или овальное рыхлое скопление (рис. 6). Оно не имеет четких границ, однородное. Рачки в нем распределены равномерно. Расстояние между особями меньше, чем в контроле. Характер движения и поведение рачков в скоплении выражены нечетко и скорее напоминают перемещение рачков в дистиллированной воде контрольного отсека. Преобладает индивидуальная форма поведения. Встречи и контакты особей в скоплении крайне редки и носят случайный характер. Число контактирующих рачков не превышает 2. Движения поиска и „охотничьи“ микрогруппы отсутствуют.

Вода, содержащая продукты жизнедеятельности особей своего вида (метаболиты и феромоны), вызывает наиболее резкое и несходное с другими экспериментами изменение поведения и агрегированности рачков. Ответная реакция особей отличается быстротой и четкостью. С первых минут опыта она носит массовый, групповой характер. Передача информации происходит с максимальной скоростью и на большое расстояние. В нее вовлекается наибольшее число подопытных рачков.

При подаче химического сигнала все рачки, окружающие шланг, моментально разворачиваются и начинают движение к источнику органического вещества. В миграцию тотчас же включаются и особи их пограничной зоны, которые не чувствуют химического сигнала, а реагируют на массовое изменение характера и направления движения соседей. Реакция быстрой волной проходит по аквариуму от источника сигнала в определенном отсеке до исходного скопления у продольной стенки коридора. Через 10–15 мин с начала опыта резко обозначается

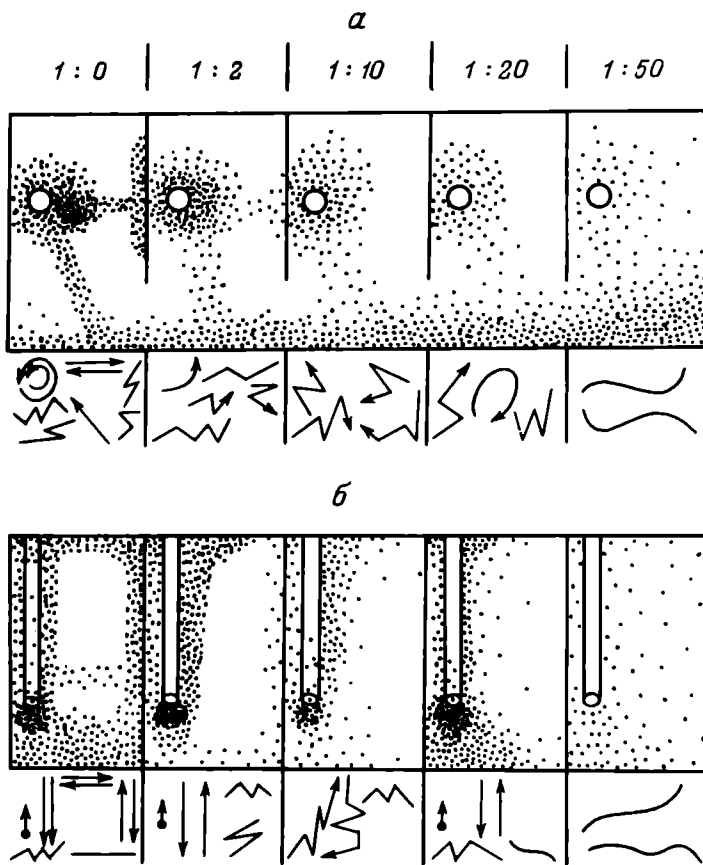
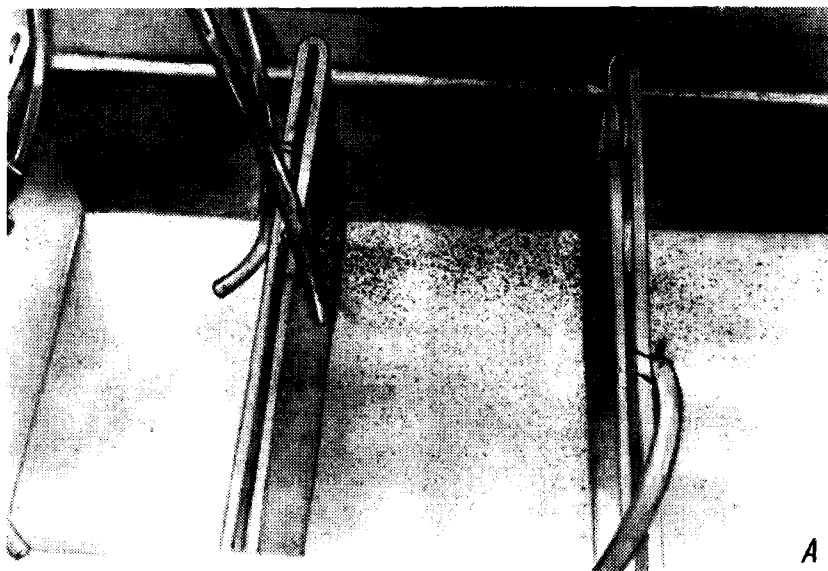


Рис. 8. Схема распределения рачков по секторам при поступлении в них продуктов жизнедеятельности *Polyphemus pediculus*.

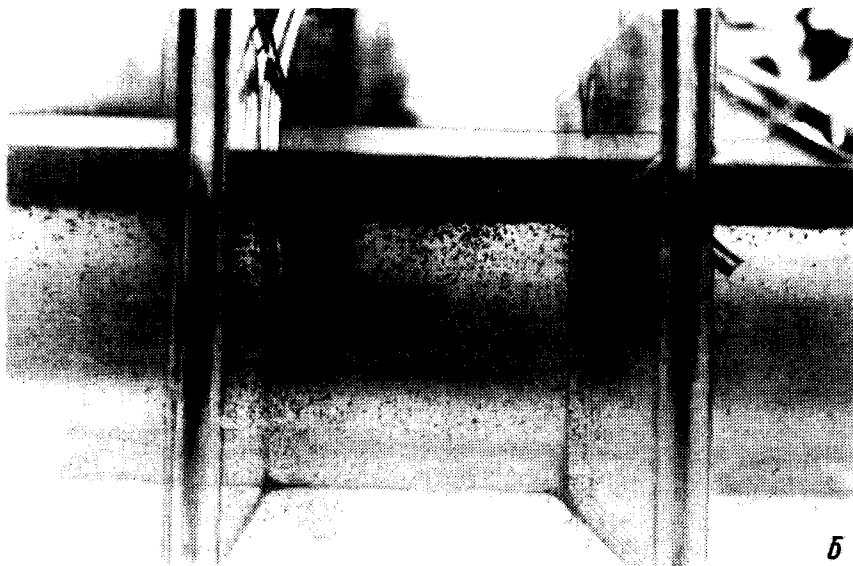
Обозначения те же, что и на рис. 6. 1 : n — концентрация веществ, образующаяся при разведении максимальной „стойной“ воды (1000 экз./л) в n раз дистиллированной.

неоднородность распределения *Polyphemus pediculus* в аквариуме. Исходное скопление хотя и сохраняет свое местоположение неизменным в течение всего опыта, как при других источниках органических веществ, но число рачков в нем резко сокращается. Его особи постепенно мигрируют в опытные отсеки. Скопление превращается в узкую полосу у dna продольной стенки коридора.

Через 20–30 мин с начала опыта сосредоточение рачков в толще воды опытных отсеков приобретает четко очерченную конусовидную или цилиндрическую форму (рис. 8). Его расширенная часть всегда обращена к поверхности. Скопление простирается на глубину от $\frac{1}{3}$ – $\frac{2}{3}$ до dna аквариума. Количество скоплений, их размер и плотность, а также поведение рачков в них остаются неизменными на протяжении



А



Б

Рис. 9. Агрегированность рачков в отсеке с притоком метаболитов и феромонов своего вида максимальной концентрации (1 : 0).

А — вид сверху, *Б* — вид сбоку.

всего дальнейшего эксперимента и зависят от концентрации воздействующих продуктов жизнедеятельности своего вида.

Наибольшее количество рачков привлекает к себе поток органических веществ максимальной концентрации (1:0) (рис. 8, 9). В отсеке с его притоком образуется 2 противостоящих неравных по величине плотных скопления. Большее их них (основное) расположено вокруг шланга (рис. 8). В нем сосредоточивается $\frac{2}{3}$ особей, вовлеченных в реакцию. Скопление цилиндрическое и простирается от поверхности до дна. На поверхности скопление проступает в виде четкого полукруга или овала. Окружая шланг, оно с одной стороны узкое и более или менее плотно прижато к боковой стенке отсека, с другой — расширено, закруглено и вытянуто к середине отсека. Поверхностное пятно скопления разделяется на плотное центральное ядро и рыхлый ореол. Их размеры варьируют. Ядро обычно располагается в расширенной части поверхностного пятна. Оно имеет глубину 0,5–1,0 см. Рачки в поверхностном пятне расположены горизонтально. Ось тела направлена параллельно или под острым углом к поверхности воды.

В ядре поверхностного пятна рачки расположены особо плотно, все сориентированы и двигаются в одну сторону — по периметру как бы в затылок друг друга, образуя вихревой поток. Скорость движения и длина безостановочного пробега максимальны и увеличиваются у особей от периферии к центру. Ядро часто пульсирует: оно то сужается, закручиваясь, то резко расширяется. Рачки из центра ядра спускаются по спирали вниз в толщу воды, образуя вихревой столбик, протяженностью до $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ глубины. Через 1–2 с столбик распадается, рачки расходятся по дну отсека. Ядро в поверхностном пятне расширяется. Полифемы поодиночке поднимаются со дна вверх, где вновь начинается вихревое движение. Иногда вихревой поток в ядре выражен не так резко. Рачки не образуют спирального столбика. Особи перемещаются только горизонтально по периметру в пределах строгих контуров ядра. Поведение особей в ядре имеет единый ярко выраженный групповой характер с максимальной согласованностью действий его особей.

Ореол поверхностного пятна имеет ту же глубину, что и ядро. Рачки в нем расположены более рыхло, ориентированы в разные стороны, но двигаются с той же скоростью и длиной пробега, что и в ядре. Они часто и резко меняют направление движения. Их перемещение носит хаотический характер, напоминающий движение особей в стае при двуполом размножении [4, 9–11]. Рачки вступают в контакт друг с другом, но „охотничьих“ микрогруппировок не образуют. Преобладает индивидуальная форма поведения.

В поверхностном пятне скопления рачки остаются непродолжительное время. Из его нижних слоев они спускаются в толщу воды в вертикальную часть скопления (рис. 8). Столбик сохраняет свои строгие и четкие контуры лишь до конца шланга. Рачки в вертикальной части скопления расположены более плотно, чем в ореоле поверхностного пятна, сориентированы и двигаются также в одну сторону, но ко дну. Ось их тела перпендикулярна к поверхности воды. Скопление представляет собой сплошной поток прямолинейно двигающихся особей.

Они расположены параллельно на минимальном расстоянии друг от друга, в контакт и взаимодействия не вступают. Рачки в потоке совершают беспрестанную массовую вертикальную миграцию с максимальной скоростью и длиной безостановочного пробега. Они спускаются вдоль шланга, или чуть отступя от него, в зону наибольшей концентрации органических веществ. Не доходя до дна 1–3 см, вертикальный столбик скопления распадается. Он плавно переходит и сливается с общим сосредоточением рачков в придонных слоях воды.

Среди общей равномерно распределенной массы особей здесь выделяются участки более плотно расположенных особей и специфических по поведению рачков в них.

Особенно заметно скопление полифемов у отверстия шланга (рис. 8). Оно небольшое, но очень плотное, шарообразное и четко очерченное. Его диаметр равен отверстию шланга. Ось тела рачков в скоплении находится под разными углами к поверхности. Их движения быстрые, резкие, снующие. Скорость максимальная, длина безостановочного прямолинейного пробега минимальная. Особи часто и резко меняют направление и характер движения. Они двигаются рывками, зигзагами, подскоками, бросками, вращением [5, 6]. Рачки постоянно вступают в контакт и взаимодействие друг с другом. Количество одновременно контактирующих особей в группе колеблется от 5 до 8. Все скопление разбито на группы. Одиночных особей нет. Поведение рачков в этом скоплении имеет ярко выраженный групповой с социальными элементами характер. Скопление представляет собой пищевую группировку охотящихся особей. Рачки в ней предельно взаимосвязаны. Их движения, кажущиеся хаотическими, строго согласованы в результате раздражительных действий особей в микрогруппах и направлены на своеобразный загон и окружение хеморецепторно воспринимаемой жертвы. Других движений в этом маленьком шарообразном скоплении рачки не совершают. Периодически отдельные особи покидают его, быстро опускаясь вниз ко дну, но в тот же миг другие входят в него. Часть особей из него заходит непосредственно в шланг. Они либо парят на одном месте, направленные головой навстречу току, либо продвигаются по нему вверх. Полифемы скапливаются у разделительного крафика в шланге, проделав путь длиной 10–15 см (рис.7). Большинство из них направлено головой навстречу току. Некоторые, перевернувшись и пройдя небольшой путь вниз по течению, вновь возвращаются к крафику, где большую часть времени парят или толкуются [9]. Полифемы покидают шланг лишь при значительном увеличении скорости тока.

В придонных слоях воды полифемы более плотно расположены в участках с максимальной концентрацией органических веществ, т. е. в тех участках, куда они поступают непосредственно из шлангов и сразу растекаются (рис. 8). Образующаяся здесь концентрация особей не имеет четких границ. Скорость движения рачков в ней выше средней. Длина пробега небольшая. Перемещение особей носит характер поиска. Полифемы беспрестанно вступают в контакт друг с другом, создают недолговечные „охотничьи“ микрогруппировки. Групповая форма поведения преобладает над индивидуальной. Чем дальше от шланга

и, следовательно, меньше концентрации воздействующих веществ, тем спокойнее движения рачков и более рыхло они расположены в придонном сосредоточении. Снижается частота встреч и контактов особей, начинает преобладать индивидуальная форма поведения. Рачки двигаются только горизонтально длинными безостановочными пробегами. В средней части отсека, где концентрация веществ имеет, по-видимому, переходную величину, их путь становится зигзагообразным. Рачки перемещаются в толще воды путем чередующихся резких спусков и подъемов, как это было отмечено при действии сходных концентраций органического вещества растертого зоопланктона.

Второе по величине скопление в отсеке с максимальной силой химического сигнала образуется у противоположной боковой стенки напротив шланга (рис. 9). Оно всегда значительно меньше основного скопления, узкое, шириной всего 1–2 см (рис. 8). Его поверхностное пятно имеет прямоугольную форму, по длине превышает поверхностное пятно основного скопления, выступая за его края на 1.0–1.5 см. Поверхностное пятно узкого скопления в большинстве случаев однородное. Рачки распределены по всей его площади и толщине равномерно и ведут себя так же, как и в ореоле поверхностного пятна основного скопления. Однако расположены более рыхло и двигаются с меньшей скоростью.

Вертикальная часть узкого скопления, так же как и у основного, цилиндрическая (рис. 8). Оно продолжает форму поверхностного пятна, лишь слегка уменьшаясь в объеме. Четкие строгие контуры оно сохраняет до уровня основного скопления, т. е. до конца шланга. Полифемы в его пределах также совершают быстрые безостановочные вертикальные миграции. Однако движение их не носит характера целенаправленного потока. Здесь преобладает индивидуальная форма поведения. Каждая особь имеет свой характер движения. Часть рачков в скоплении спускается вниз, но основная их масса поднимается вверх в поверхностное пятно. Особи расположены не так строго параллельно друг другу, как в основном скоплении. Расстояние между ними больше, а скорость движения ниже. Некоторые рачки при движении в средних слоях воды останавливаются и меняют направление перемещения на противоположное, а часть — переходит в основное скопление.

В придонных слоях воды узкое скопление, как и основное, рассредоточивается, сливается с общим расположением рачков у дна отсека (рис. 8). Его особи смешиваются с особями основного скопления. Их путь становится горизонтальным и соответствует поведению, характеру движения и агрегированности рачков в этой части отсека.

Поверхностные пятна основного и узкого скоплений соединены между собой прямолинейным строго очерченным перешейком — „дорогой“, которую образуют рачки, переходящие из одного скопления в другое (рис. 8). Она на всем протяжении имеет равномерную цилиндрическую форму диаметром 1.5–2.0 см. „Дорога“ почти под углом 90° соединяется с обоими поверхностными скоплениями. В толще воды переход выражен менее резко. В ее пределах находится значительное количество особей. Плотность их расположения и скорость движения те же, что и в вертикальном потоке основного скопления.

Ось тела направлена строго параллельно поверхности воды. Особи в „дороге“ ориентированы в 2 стороны: головой либо к основному, либо к узкому скоплению. В те же стороны они и двигаются, образуя внутри „дороги“ 2 четко выраженных противоположных потока. В ходе движения они не останавливаются, не меняют направления, скорости движения и не вступают в контакт друг с другом, пока не вливаются в одно из скоплений. Перемещение полифемов внутри „дороги“ носит общий целенаправленный строго ориентированный характер. В ней полифемы совершают беспрестанную горизонтальную миграцию. Согласно действий особей внутри „дороги“ достигает, как и в вертикальном потоке основного скопления, максимальной величины, близкой к той, которая наблюдается при совместных действиях всех членов стаи в случае опасности [9]. Индивидуальная форма поведения полностью отсутствует.

Другая менее четко выраженная „дорога“ между скоплениями рачков проходит в толще воды на уровне конца шланга или посередине водной толщи (рис. 8). Здесь сосредоточено небольшое число особей, расположенных на большом расстоянии друг от друга. В силу этого „дорога“ не имеет четко очерченных контуров и резкого соединения с обоими противостоящими столбиками скоплений. В „дорогу“ переходят пограничные особи из обоих скоплений, но более часто из узкого. Рачки, покидая вертикальный поток скопления, принимают горизонтальное положение и переходят сначала в толщу воды, а потом в пределы соединительной „дороги“. Скорость движения при этом снижается, в нем появляются поисковые элементы, резко меняется горизонт и характер перемещения. Особи двигаются медленно зигзагообразно или по ломаной кривой безостановочными пробегами различной длины. Рачки так же, как и в поверхностной „дороге“, не останавливаются и не вступают в контакт друг с другом. Поведение особей внутри нее носит резко выраженный характер индивидуальных перемещений. Вливаясь в вертикальные токи скоплений, рачки резко меняют ориентацию тела, характер движения и поведение в соответствии с общим направлением. Иногда рачки не доходят до узкого скопления, а, пройдя всю „дорогу“, вновь возвращаются в нисходящий ток основного скопления.

На поверхности воды аквариума четко видна и третья соединительная „дорога“ (рис. 8). Она проходит от исходного скопления у продольной стенки коридора к поверхностному пятну основного скопления в отсеке. „Дорога“ имеет прямую или „S“-образную форму и соединяется со скоплениями под острыми и прямыми углами. В ней находится рачков больше, чем в серединной „дороге“, и меньше, чем в „дороге“ между поверхностными пятнами скоплений. Она широкая, относительно рыхлая. Путь отдельных особей внутри „дороги“ не строго горизонтальный. Рачки с глубинных слоев исходного скопления перемещаются к основному по диагонали, из средних – „S“-образным путем и лишь на поверхности – по прямой. Поведение рачков на данном отрезке „дороги“ носит индивидуальный характер. Особи внутри „дороги“ двигаются извилистым или ломаным путем с небольшой скоростью длинными безостановочными пробегами, которые сменяются небольшими

остановками, кратковременными периодами поиска или обратного движения. По мере приближения их к поверхностному пятну основного скопления, т. е. к зоне повышенного содержания органических веществ, расстояние между рачками сокращается. „Дорога“ сужается, приобретает четкие границы, увеличивается скорость движения, сокращается длина пробега ее особей. Их путь становится более прямолинейным и целенаправленным. Рачки приобретают одинаковую ориентацию тела — головой к основному скоплению, куда и направляются. В поведении рачков появляются общие черты. Индивидуальное поведение сочетается с групповым. У основного скопления „дорога“ превращается в целенаправленный согласованный в движениях поток особей с единой групповой формой поведения.

При ослаблении максимального химического сигнала своего вида в 2 раза (1:2) в толще воды отсека образуется только 1 основное скопление — конусообразной формы (рис. 8). Оно расположено вокруг шланга, четко очерчено, простирается до $\frac{1}{2}$ или $\frac{2}{3}$ глубины, превышая протяженность шланга в воде. Поверхностное пятно скопления однородное, овальное или T-образное. Иногда оно тянется до противоположной боковой стенки отсека. Ориентация и скорость движения особей внутри него те же, что и в ореоле поверхностного пятна при действии максимального сигнала (1:0). Рачки перемещаются также короткими снующими пробегами, но уже имеющими поисковый характер. Полифемы постоянно вступают в контакт друг с другом, образуют кратковременные „охотничьи“ микрогруппировки. Индивидуальные перемещения рачков сочетаются с групповой охотой. Ориентация и поведение особей в поверхностном пятне соответствуют структуре стаи при питании.

Вертикальная часть скопления более широкая и менее четко очерченная, чем в скоплении при максимальном потоке метаболитов и феромонов (рис. 8). Скорость движения особей в ней выше, чем в поверхностном пятне. Полифемы в его пределах совершают, как и в узком скоплении при максимальном сигнале, беспрестанную двухстороннюю вертикальную миграцию. Однако их расположение в потоках, характер движения и согласованность их действий в скоплении напоминают нисходящий поток основного скопления.

В придонных слоях воды скопление также рассредоточивается (рис. 8). Численность особей, находящихся у дна, хотя и ниже, но их ориентация, характер движения и форма поведения соответствуют сосредоточению у дна при максимальной концентрации поступающих веществ. Снижается лишь плотность скопления, а с нею и скорость движения особей. Рачки после непродолжительного перемещения в придонных слоях воды поднимаются вверх и вливаются в вертикальное скопление, совершая миграцию в поверхностные слои воды.

Обособленных скоплений или уплотнений в общем сосредоточении особей у дна, какие наблюдались при максимальной концентрации воздействующих веществ, не образуется. У отверстия шланга задерживаются лишь отдельные рачки и то на непродолжительное время. Они также парят головой навстречу току, либо входят и продвигаются

по нему вверх. Состав особей беспрестанно меняется. Рачки от шланга, разворачиваясь на 180° , уходят на дно, другие из вертикального скопления приходят им на смену и останавливаются у шланга.

Узкого скопления при данном потоке метаболитов и феромонов не образуется. На его месте находится небольшое число разрозненных особей, пришедших сюда из поверхностного пятна основного скопления (рис. 8). Достигнув противоположной стенки отсека, они спускаются по ней на глубину до $\frac{1}{3}$. Здесь рачки разворачиваются на 90° и вновь пересекают толщу воды, вливаясь в вертикальную часть скопления у шланга.

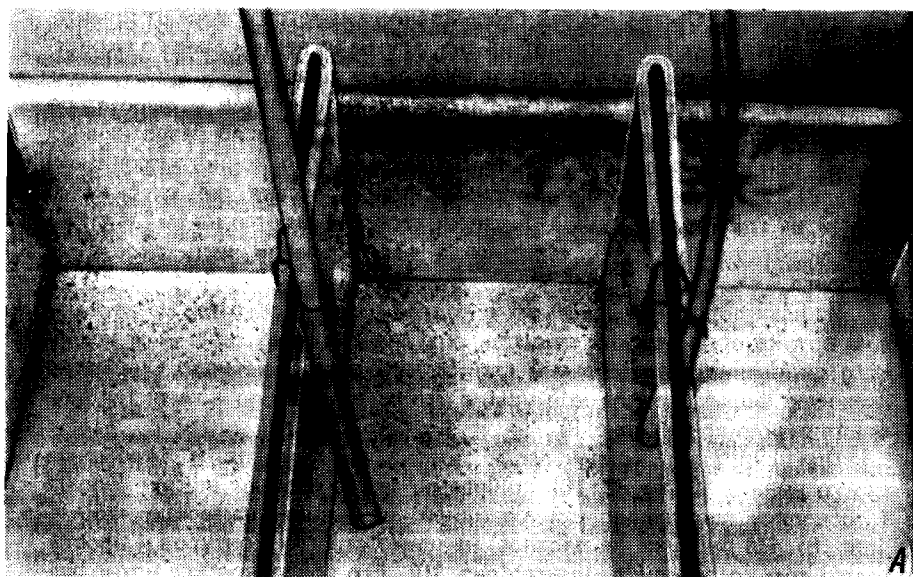
Из всех дорог, наблюдаемых в водной толще отсека при максимальном потоке органических веществ, сохраняется лишь одна – от исходного скопления у продольной стенки коридора к шлангу. Она имеет прежнюю форму, четкие контуры, а также ориентацию и характер движения рачков по ней (рис. 8).

При снижении концентрации потока метаболитов и феромонов своего вида в 10 раз (1:10) полифемы также создают вокруг шланга 1 основное скопление конусовидной или цилиндрической формы (рис. 8). Но оно уже не плотное, не имеет строгих контуров и простирается только до конца шланга (рис. 10). Его поверхностное пятно расширено и округлено, образует овал, вытянутый до середины площади отсека. Оно однородное, довольно рыхлое. Рачки в нем распределены равномерно, но на большом расстоянии друг от друга. Их перемещение и взаимодействие остаются без изменений, соответствуют таковым при более высокой силе сигнала.

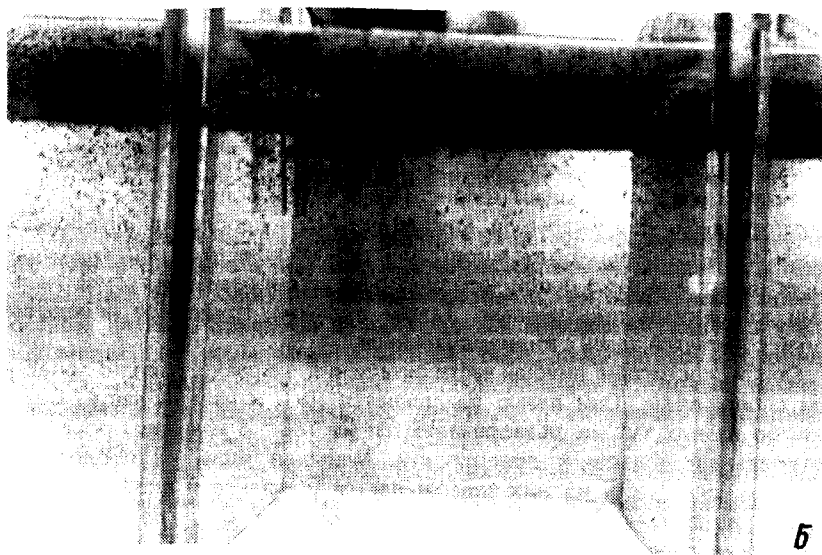
Вертикальная часть скопления также не имеет четких границ (рис. 8). Она полукругом охватывает шланг. Рачки в ней совершают не только двухстороннюю вертикальную миграцию, но и небольшие поисковые движения в стороны. Безостановочный прямолинейный вертикальный пробег вверх или вниз особи чередуют с зигзагообразными горизонтальными короткими пробежками. Таким образом, групповое поведение особей сочетается здесь с индивидуальным.

Особи, достигшие нижней части скопления, не расходятся по придонным слоям воды. Они резко разделяются на 2 неравные части. Большинство из них тут же разворачиваются на 180° и начинают обратный вертикальный подъем к поверхности. Меньшая часть их продолжает спуск ко дну. Часть из них задерживается у шланга и входит в него. Другие равномерно распределяются по площади дна, где совершают хаотические перемещения. Движения их спокойные, без резких поворотов и смены направления движения, скорость и длина безостановочного прямолинейного пробега средние. Путь особей плавный, проходит в основном в пределах одного горизонта, без заметных переходов вверх или вниз. Рачки не вступают в контакт. Их встречи и взаимодействия крайне редки. В придонных слоях поведение особей имеет ярко выраженный индивидуальный характер. Обособленных скоплений или уплотненных мест они не образуют.

Единственная „дорога“, соединяющая исходное скопление со скоплением в отсеке, выражена уже слабо (рис. 8). По ней перемещаются



А



Б

Рис. 10. Агрегированность *Polyphemus pediculus* в отсеке с притоком метаболитов и феромонов своего вида в 10 раз ниже максимальной концентрации (1:10).

Обозначения те же, что и на рис. 9.

только отдельные рачки. Их путь извилистый или ломаный. Прямолинейные пробеги они чередуют с длительным парением на одном месте, вертикальными перемещениями и зигзагообразными движениями в разные стороны. Единог тока нет. Часть рачков проходит этот путь лишь на $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{2}$ длины. Их скорость движения близка к средней или чуть ниже ее.

Снижение концентрации поступающего потока в 20–30 раз (1 : 20–30) сопровождается резким разделением популяции по возрастному составу. На данный химический сигнал четко реагируют только неполовозрелые особи *Polyphemus pediculus* и старые гамогенетические самки с яйцами в выводковой камере. Рачки образуют вокруг шланга небольшое цилиндрическое скопление, расширенное на поверхности и у дна (рис. 8). Поверхностное пятно скопления почти круглое, однородное, небольшого диаметра. Особи в нем располагаются тонким слоем, двигаются с небольшой скоростью. Тем не менее характер перемещения рачков в нем, их путь и взаимодействие соответствуют обычному поведению полифемов в пределах поверхностных пятен.

Вертикальная часть скопления довольно узкая, четко очерченная (рис. 8). Рачки в ней расположены на небольшом расстоянии друг от друга, двигаются только вдоль шланга с большой скоростью. Они совершают двухстороннюю вертикальную миграцию, проявляя при этом согласованность действий, движений и поведения, близкую к таковой в период опасности.

Под шлангом в зоне выхода и растекания поступающих веществ по дну отсека вертикальный столбик скопления резко расширяется, переходя в свою придонную часть. Она имеет овальную или эллипсоидную форму, довольно четко очерчена, но не плотная. Рачки в ней расположены на большом расстоянии друг от друга. Двигаются с большой скоростью, но в разных направлениях. Скопление имеет хаотическую структуру. Рачки в нем совершают как групповую охоту за хеморецепторно воспринимаемой пищей, так и индивидуальное перемещение. Число особей, контактирующих и образующих „охотничьи“ группы, колеблется от 2 до 10. Индивидуальные перемещения носят характер беспрестанных горизонтальных миграций, проходящих от одной стенки отсека до другой. Во время их рачки двигаются путем резких подскоков и спусков. Их путь становится пилообразный, как и движение особей у дна при действии химического сигнала максимальной силы.

Часть особей из придонных слоев вертикального скопления по-прежнему задерживается у отверстия шланга, паря головой навстречу току, а одиночные заходят вовнутрь и передвигаются по шлангу.

Соединительная „дорога“ хотя и сохраняется при данном потоке метаболитов и феромонов, но она крайне рыхлая и нечетко очерченная (рис. 8). Перемещение рачков в ней носит разрозненный, индивидуальный характер. Особи двигаются со средней скоростью хотя и горизонтально, но извилистым путем. Безостановочные прямолинейные пробеги рачки чередуют с длительным парением на одном месте, короткими зигзагообразными движениями в разные стороны и незначительным вертикальным спуском или подъемом в толще воды.

При поступлении в дистиллированную воду потока метаболитов и феромонов минимальной в опыте концентрации – в 50 раз ниже исходной (1 : 50) – в отсек заходит незначительное количество рачков (рис. 8). Их численность к концу эксперимента лишь немного больше, чем в контрольном отсеке (рис. 8, 11). Рачки распределяются равномерно по всей водной толще средней части отсека. Они расположены крайне

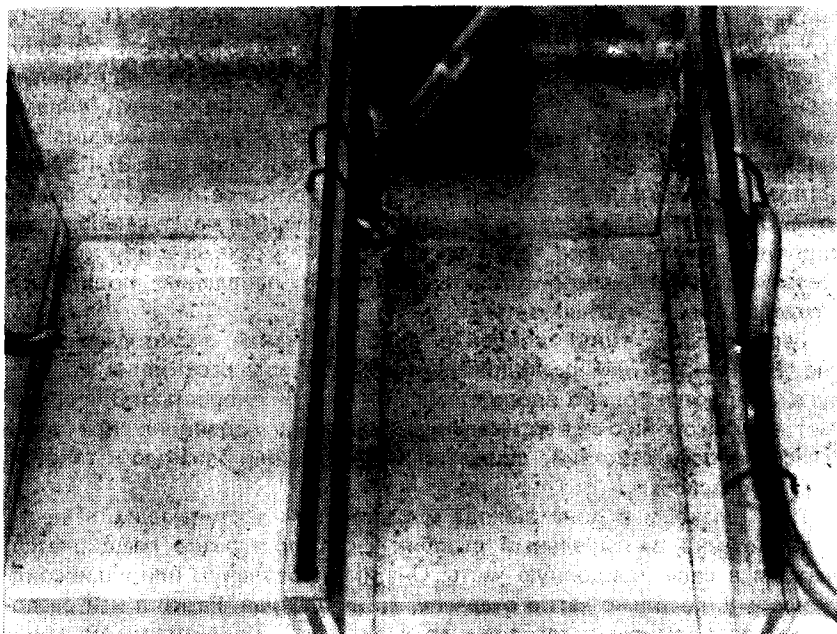


Рис. 11. Агрегированность *Polyphemus pediculus* в отсеке (в центре) с притоком метаболитов и феромонов своего вида минимальной концентрации (1 : 50) (слева — контрольный отсек).

рыхло, на большом расстоянии друг от друга, передвигаются с небольшой скоростью и максимальной длиной безостановочного прямолинейного пробега. Движения рачков спокойные, путь прямолинейный или слегка извилистый. Четко выраженных вертикальных, горизонтальных миграций и движений поиска нет. Поведение особей носит только индивидуальный характер. Оно ничем, кроме скорости движения, не отличается от поведения особей в контрольном отсеке. Рачки не вступают в контакты друг с другом, встречи и взаимодействия особей крайне редки и носят случайный характер, „охотничьи“ микрогруппировки не образуются.

ФАКТОРЫ ПОВЕДЕНИЯ

Состав и концентрация поступающих веществ. Скорость ответной поведенческой реакции рачков, их распределение, агрегированность и поведение в отдельных отсеках аквариума при равной температуре и освещенности среды определяются прежде всего составом и в меньшей степени концентрацией притекающих органических веществ. При поступлении в отсеки органического вещества одного качественного состава, но разной концентрации поведенческая реакция рачков протекает

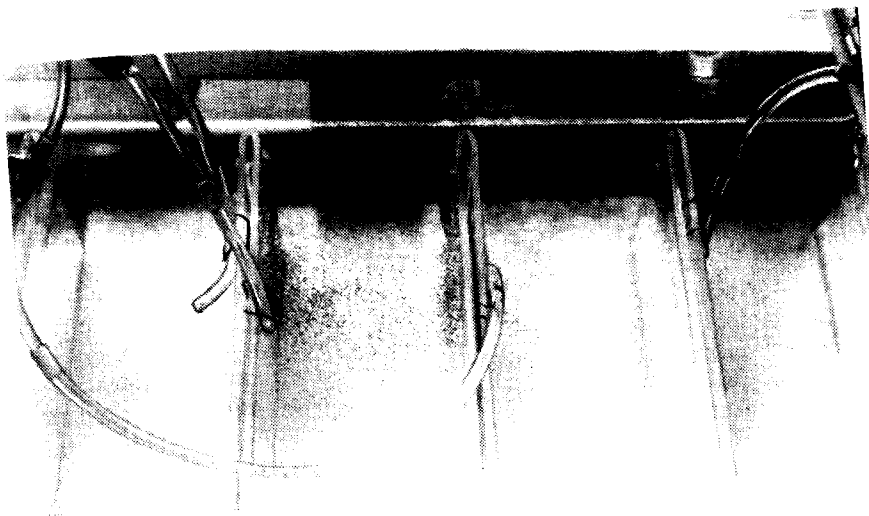
замедленно. Полифемы сначала равномерно распределяются по всем секторам с притоком органического вещества. Четкая неравномерность, характерное распределение и создание агрегаций определенной формы и поведение особей в отсеках устанавливаются через 1.0–1.5 ч с начала опыта. Если же в отсеки аквариума притекает органическое вещество равной концентрации, но разного качественного состава, поведенческая реакция полифемов на поступающие химические сигналы протекает быстро. Четкая, характерная и постоянная картина распределения агрегированности и поведения рачков в отсеках устанавливается уже через 15–30 мин с начала опыта.

Особенности хеморецепции *P. pediculus* таковы, что позволяют рачкам отыскивать в наборе химических сигналов наиболее предпочитаемый. В наших экспериментах ими оказались потоки продуктов жизнедеятельности особей своего вида. В наборе потоков органических веществ приблизительно равной концентрации, но разного происхождения полифемы избирают, сосредоточиваясь в массовом количестве, в отсеках с притоком метаболитов и феромонов своего вида (рис. 12, 13). Здесь они образуют ярко выраженные специфические формы скоплений с определенным характером поведения особей внутри них. В наборах, состоящих из притоков продуктов жизнедеятельности *Daphnia longispina* и органического вещества растертого корма (*Cladocera*), *Polyphemus pediculus* отдает предпочтение веществам, выделенным живыми рачками. В отсеках с данными сигналами резко возрастают численность и скорость движения особей.

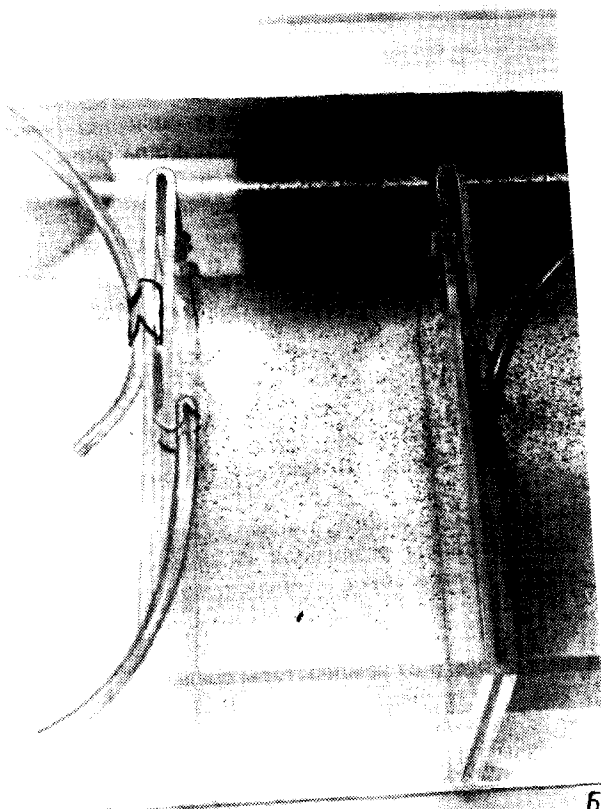
При одинаковом составе химических сигналов рачки распознают, тонко реагируя изменением поведения и форм скопления, концентрацию поступающих веществ. Полифемы избирают сигнал только предпочитаемой силы. Среди потоков органического вещества растертого зоопланктона рачки отдают предпочтение концентрации, составляющей 600 мг растертого зоопланктона на 0.5 л дистиллированной воды (рис. 11–13). Здесь сосредоточивается максимальное количество подопытных особей. Они создают четко очерченное скопление с характерным распределением и максимальной скоростью движения особей. Среди потоков метаболитов и феромонов своего вида *P. pediculus* выбирает сигналы максимальной в опыте силы. Основная масса особей мигрирует к этому источнику информации, образуя в районе его действия скопления характерной формы и соответствующего поведения рачков внутри него.

Изменение индивидуального, а вслед за ним и группового поведения *P. pediculus* под действием различных химических сигналов свидетельствует о наличии у рачков определенных хеморецепторных способностей и действию в их скоплениях химической коммуникации. Их проявление, скорость и сила ответной поведенческой реакции зависят от многих факторов, и прежде всего от температуры среды.

Температура. При температуре среды 9–11 °C *P. pediculus* не реагирует на химические сигналы. По всей видимости, при столь низкой температуре среды рачки теряют способность к хеморецепции. При температуре 13–15 °C ответная поведенческая реакция на воздействие различных



A



Б

химических стимулов крайне замедленная и нечеткая. Хеморецепторное восприятие рачков при данной температуре, по-видимому, затруднено, снижена способность особей распознавать и избирать состав и концентрацию воздействующих веществ. Рачки реагируют лишь на присутствие органических веществ. Их ответная поведенческая реакция во всех случаях стереотипна и часто неадекватна поступающей информации. Лишь после 2-часового воздействия химических сигналов рачки равномерно распределяются по секторам аквариума с разными источниками органических веществ. Отдельные особи проникают вовнутрь шлангов.

Четкая, быстрая и адекватная поведенческая реакция рачков на поступающие химические сигналы наблюдается лишь при оптимальной для *P. pediculus* температуре воды 17–21 °С. Через 0.5–1 ч с начала опыта устанавливается постоянная картина распределения и поведения рачков, соответствующая характеру поступающей химической информации.

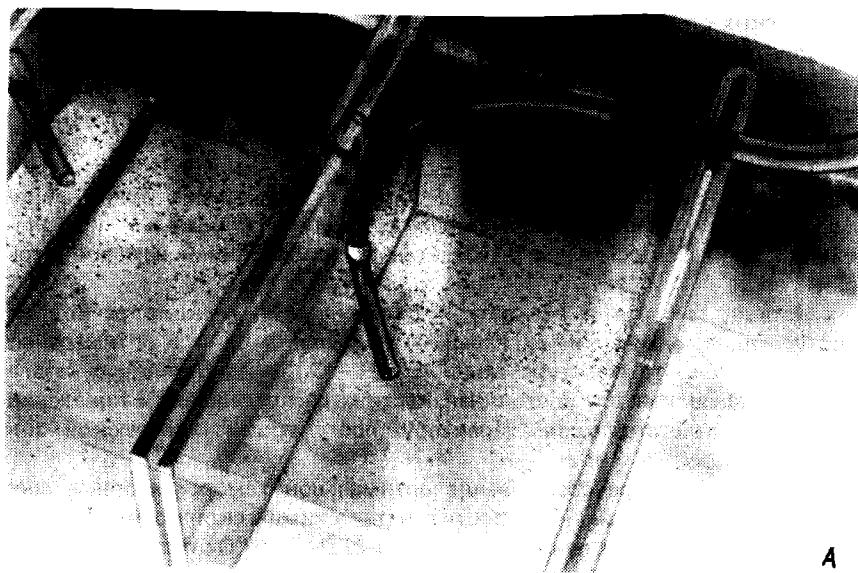
При температуре среды выше оптимальной хеморецепторные способности рачка, степень и скорость действия химической коммуникации резко снижаются. При температуре среды 21.0–21.6 °С ответная поведенческая реакция рачков протекает замедленно. Рачки хотя и реагируют на поступающие потоки химической информации адекватно их составу и силе, но замедленно. По всей видимости, полифемы при данной температуре еще не теряют способности не только воспринимать, но и различать химические сигналы. Через 1 ч с начала опыта устанавливается соответствующая химическим сигналам картина распределения и форма поведения рачков в отсеках аквариума.

При температуре среды 22.0–22.8 °С скорость ответной поведенческой реакции еще более замедляется. Только через 2 ч с начала опыта появляются заметные изменения в распределении, характере и скорости движения рачков в аквариуме. Полифемы реагируют неадекватно поступающему сигналу. Они в равном количестве сосредотачиваются у любого источника химической информации и не проявляют специфических форм поведения. Хеморецепция особей сводится к простой недифференцированной реакции рачков на присутствие органического вещества.

При температуре среды выше 23 °С, т. е. близкой к летальной, хеморецепторные способности у *P. pediculus* исчезают. Рачки не реагируют на поступающие химические сигналы. В течение всего опыта полифемы находятся только в исходном скоплении. Их местоположение меняется лишь при смене направления и силы света. Химическая коммуникация при данной температуре среды не осуществляется.

Рис. 12. Распределение *Polyphemus pediculus* по отсекам с различным притоком органических веществ (слева направо).

А — контрольный, с притоком метаболитов и феромонов максимальной концентрации (1:0), растертого зоопланктона концентрации 1.2 г/л и 2.0 г/л. Б — с притоком продуктов жизнедеятельности *Daphnia longispina*, растертого зоопланктона концентрации 1.2 г/л и метаболитов и феромонов своего вида максимальной концентрации (1:0).



A

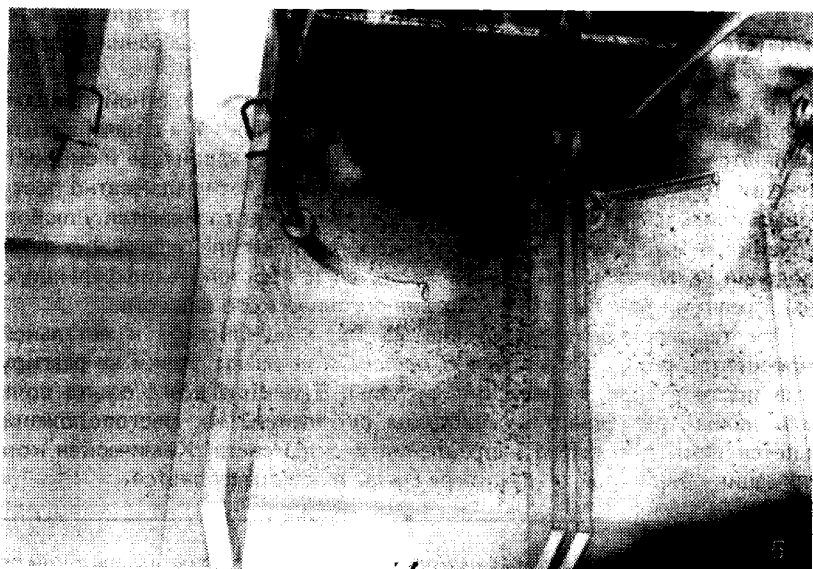


Рис. 13. Распределение *Polyphemus pediculus* по отсекам с притоком органического вещества растертого зоопланктона различной концентрации (слева направо).

А — 2.0 и 1.2 г/л; Б — 1.2 и 0.8 г/л.

Освещенность. При оптимальной температуре среды проявление хеморецепторных способностей и ответных поведенческих реакций зависит прежде всего от освещенности водной толщи.

При незначительном освещении полифемы не реагируют на поступающие химические сигналы. Рачки сосредоточиваются в наиболее освещенном месте аквариума. Особи расходятся по участкам, имеющим равное и оптимальное освещение. Дальнейший характер распределения полифемов зависит только от имеющейся химической информации. При смене местоположения источников света установившаяся четкая картина распределения и поведения рачков по отсекам нарушается. Особи вновь переходят в участки оптимальной освещенности и уже из имеющихся там химических сигналов избирают предпочитаемый. Им может оказаться даже источник, избегаемый при равном освещении всех отсеков.

При неизменных потоках химической информации партеногенетические самки реагируют на смену освещения быстрее, чем гамогенетические. Они первыми покидают смешанную стаю, меняют свое местоположение вслед за световым потоком независимо от силы и состава воздействующих химических сигналов. Гамогенетические самки задерживаются и тем дольше, чем выше концентрация поступающих веществ и более предпочитаемый сигнал. При смене освещенности водной толщи любые агрегации распадаются. Несмотря на постоянный и неизменный приток органического вещества, агрегации распадаются. Скорость и четкость прохождения данной поведенческой реакции определяются численностью в стае партеногенетических самок.

Таким образом, полифемы способны воспринимать химический сигнал и реагировать на него адекватно поступающей информации лишь при оптимальной освещенности среды обитания. По всей видимости, освещенность и зрительная коммуникация особей являются основными факторами, определяющими местоположение, агрегированность и поведение *P. pediculus*. Химическая сигнализация дополняет их действие в общем комплексе коммуникационной системы особей. Роль отдельных каналов связи в ней варьирует в зависимости от времени суток, долготы дня, возраста и пола рачков.

Половой состав стаи. В оптимальных температурных и световых условиях скорость и характер ответной поведенческой реакции *P. pediculus* зависят от полового состава стаи.

Стая, состоящая из одних взрослых партеногенетических самок, реагирует на приток органических веществ крайне замедленно и слабо. Групповое поведение проявляется только при действии органических веществ максимальной концентрации, но выражено нечетко. В ответной реакции участвует небольшое число особей. Передача информации происходит на небольшое расстояние. Партеногенетические самки начинают мигрировать к источнику информации лишь при определенной силе химического сигнала в месте их нахождения. Заметное изменение распределения и характера движения рачков в отсеке происходит лишь через 2 ч с начала опыта. При действии химических сигналов другой силы проявляется только индивидуальная форма поведения и лишь у тех

самок, которые попадают в зону распространения органических веществ. Передачи химической информации не происходит. У особей, находящихся в потоках продуктов жизнедеятельности *Daphnia longispina* и органического вещества растертого зоопланктона, меняется лишь характер движения. Незначительно возрастает его скорость и сокращается длина безостановочного прямолинейного пробега. Рачки часто, но не резко меняют направление движения. Оно приобретает поисковый характер.

Стая, состоящая из одних гамогенетических самок, реагирует на химические сигналы быстро и четко. По всей видимости, гамогенетические самки обладают более развитыми хеморецепторными способностями, чем партеногенетические. При любом химическом сигнале происходит передача информации на большое расстояние и с большой скоростью. Химические потоки вызывают проявление только групповой формы поведения. Через 15–30 мин с начала опыта выявляется четкая неравномерность распределения рачков в аквариуме, образуются агрегации, соответствующие поступающей информации. Резкая и моментальная поведенческая реакция особей на поток метаболитов и феромонов своего вида подчеркивает особую роль химического канала связи в регулировании внутривидовых взаимоотношений и проявлении группового поведения данными особями. Скорее всего именно химическая информация способствует созданию особых скоплений вида в период его двуполого размножения, а также помогает самцам отыскивать в стае гамогенетических самок, способных к копуляции [3].

В смешанной стае на химический сигнал первыми реагируют гамогенетические самки. Они точно избирают необходимый сигнал и соответственно ему меняют характер, скорость и направление движения. Изменение их поведения оказывает влияние на особей, далеких от источника информации, и в том числе на партеногенетических самок. В силу раздражительных действий изменяется характер движения рачков в пограничной с сигналом зоне. Ответная поведенческая реакция волной проходит по всему скоплению рачков и вызывает массовую целенаправленную миграцию особей к предпочитаемому потоку и создание характерных форм агрегированности. Скорость, четкость и дальность передачи химической информации в смешанной стае находятся в прямой зависимости от численности в ней гамогенетических самок.

Полученные данные подтверждают различие хеморецепторных способностей и роли химической коммуникации в проявлении группового поведения и создания стаи у отдельных особей.

Численность рачков. При оптимальных условиях среды скорость и характер ответной поведенческой реакции рачков зависят также и от численности подопытной стаи. Реакция протекает тем быстрее и четче, чем большее количество особей находится в аквариуме. Здесь сказывается роль раздражительных действий. При увеличении численности подопытной стаи возрастает ее плотность и скорость движения особей внутри нее. Рачки ближе расположены друг к другу, чаще их встречи и контакты, теснее взаимосвязь. В такой среде легче и быстрее возникает согласованность действий, быстрее и четче распространяется раздражительный эффект. И следовательно, быстрее и точнее происходит

передача химической информации, принятая особями в зоне поступления химического сигнала.

Поток органических веществ вызывает немедленное изменение характера и направления движения особей, воспринимающих его хеморецепторно. Вслед за этим происходят соответствующие и адекватные изменения поведения рачков, находящихся в пограничной зоне, где еще не чувствуется действие химического сигнала. Поведение особей здесь меняется только в результате зрительного восприятия движения рачков, находящихся в потоках органического вещества. Количество особей, принимающих участие в ответной реакции, растет вместе с увеличением радиуса распространения химического сигнала и зоны раздражительных действий. Реакция проходит быстрой волной лишь по уплотненному скоплению. При снижении численности подопытной стаи соответственно сокращаются сила и скорость проведения ответной поведенческой реакции по скоплению. Стая, состоящая из незначительного числа партеногенетических самок, не реагирует ни на один из поступающих химических сигналов. В такой стае не возникает передачи информации, т. е. отсутствует химическая коммуникация особей, а есть лишь индивидуальная реакция рачков, испытывающих непосредственное воздействие химического стимула.

РОЛЬ ХИМИЧЕСКОГО КАНАЛА СВЯЗИ В СОЗДАНИИ АГРЕГАЦИЙ POLYPHEMUS PEDICULUS

Передача химической информации в пределах скопления *P. pediculus* при нормальном освещении происходит путем раздражительных действий. В затемненных условиях на приток органического вещества своего вида реагируют только те полифемы, которые воспринимают их присутствие хеморецепторно (рис. 14). Поведение рачков, не улавливающих химический сигнал, не меняется. Следовательно, передачи полученной химической информации от особи к особи в затемненных условиях не происходит. Поведенческая реакция распространяется волной по скоплению только по мере и вместе с растеканием органического вещества по отсеку. В нее включается тем большее число особей, чем шире зона действия химического сигнала и ближе его состав и концентрация к предпочитаемому.

До начала эксперимента рачки находятся на дне аквариума и равномерно распределены по всей его площади. Расстояние между ними и скорость движения особей минимальны или близки к ним. Рачки толкуются или парят на одном месте. Первое проявление ответной поведенческой реакции рачков в абсолютной темноте наблюдается через 15 мин с начала опыта. Она сводится к изменению характера движения, распределения и агрегированности полифемов, находящихся в зоне распространения органических веществ. Скорость реакции рачков на воздействующий поток, выражающаяся в создании постоянных и характерных форм распределения особей в отсеках, зависит от концентрации поступающих веществ.

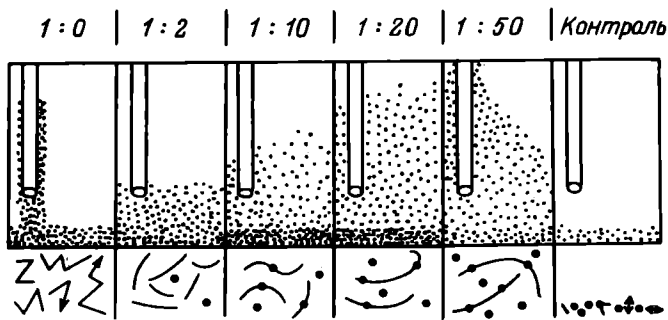


Рис. 14. Схема распределения рачков по отсекам с притоком метаболитов и феромонов своего вида различной концентрации в затемненных условиях.

Обозначения те же, что и на рис. 6 и 8.

С окончанием реакции однородное придонное сосредоточение особей в виде плотной пленки высотой 1.5–2.0 см, устилающей все дно аквариума до опыта, сохраняется лишь в контрольном отсеке. В тех отсеках, где полифемы испытывают действие органических веществ, происходит их миграция к источнику информации. Рачки создают около шлангов концентрированные скопления, имеющие хаотическую структуру. Размер скоплений и плотность распределения рачков в них зависят от концентрации воздействующих веществ.

При минимальной концентрации поступающего потока органических веществ (1:50) придонный слой особей в отсеке исчезает. Рачки концентрируются около шланга, образуя в толще воды грушевидное скопление. Оно растет в размерах и к концу опыта достигает поверхности воды. Расширенная часть его находится на дне. Скопление рыхлое, но четко очерчено. Расстояние между особями в нем увеличивается от центра к периферии скопления.

В потоках органических веществ более высокой концентрации придонный слой особей не исчезает. Он превращается в более или менее широкую полосу, расположенную под шлангом в зоне максимального действия химического сигнала. Количество особей, переходящих из нее в толщу воды, и высота их подъема к поверхности находятся в обратной зависимости от силы воздействующего сигнала. Чем ниже концентрация поступающих веществ, тем большее количество рачков находится в толще воды и выше они поднимаются. При силе сигнала в 10 раз (1:10) ниже максимального (1:0) основная масса поднявшихся особей достигает середины глубины, отдельные — поверхности. При концентрации потока в 2 раза ниже (1:2) максимально рачки поднимаются только на $\frac{1}{3}$.

В потоках органического вещества максимальной в опыте силы полифемы сосредоточиваются около шланга в очень плотное четко очерченное скопление сложной конфигурации. Оно состоит из 2 частей и простирается от дна до поверхности. Горизонтальную часть образует придонный слой особей, который превращается в тонкую полосу. Она проходит под шлангом от одной боковой стенки отсека до другой.

Вертикальная часть скопления располагается вокруг шланга. Она цилиндрическая, небольшого диаметра. Ширина полосы и высота столбика скопления растут вместе с увеличением зоны распространения органического вещества. Рачки в обоих его частях расположены равномерно на небольшом расстоянии друг от друга.

Скорость и частота смены направления движения особей в условиях абсолютной темноты и плотность их расположения в потоках органического вещества растут вместе с увеличением концентрации воздействующих веществ. Наиболее заметно они меняются в потоках максимальной концентрации.

Длина безостановочного прямолинейного пробега и характер перемещения рачков, находящихся в условиях абсолютной темноты, не подвержены воздействию поступающей химической информации. Они одинаковы в контрольных и опытных отсеках при любых потоках органических веществ. Особи перемещаются в небольших объемах воды короткими горизонтальными пробежками, либо, что наиболее часто, прячут на одном месте в вертикальном положении, головой навстречу поступающему потоку.

Движение носит поисковый индивидуальный характер. Оно является индивидуальной реакцией на хеморецепторно воспринимаемые сигналы. Встречи, контакты и взаимодействия особей не наблюдаются, нет и согласованности действий. Рачки не создают „охотничьих“ микрогруппировок. Агрегированность, скорость и характер движения меняются у особей только в зоне действия потоков метаболитов и феромонов своего вида, и, следовательно, химический сигнал имеет ограниченное действие.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные эксперименты свидетельствуют о наличии у *P. pediculus* хеморецепторных способностей большой чувствительности и широты действий. Рачки воспринимают поступающие химические сигналы и реагируют на них изменением характера движения, распределения, агрегированности и поведения, адекватным силе и составу воздействующих веществ.

Полученные данные позволяют отнести химические сигналы к экологическим факторам, влияющим на распределение рачков в водоеме. Информация передается по всему скоплению путем раздражительных действий, которые обеспечивают проявление согласованности действий и группового поведения в соответствии с конкретными условиями обитания вида.

Скорость прохождения ответной поведенческой реакции по скоплению, а следовательно, сила и степень действия химической коммуникации в стае крайне переменчивы. Они зависят прежде всего от температуры и освещенности водной толщи, обеспечивающих действие основного зрительного канала связи. Кроме того, они определяются хеморецепторными способностями отдельных рачков, которые меняются с возрастом и зависят от пола особи, а также и самим потоком воздействующей химической информации, его качественным составом и концентрацией.

Наиболее четкую и быструю ответную поведенческую реакцию *P. pediculus* вызывают продукты жизнедеятельности своего вида. По-видимому, химическая коммуникация играет особо важную роль в регуляции внутривидовых взаимоотношений особей. Рачки выделяют в среду обитания продукты жизнедеятельности под влиянием и в соответствии с воздействующими на них факторами среды. Это их ответная физиологическая реакция на абиотические и биотические сигналы окружения. Вещества, выделенные отдельными членами скопления, в сумме составляют химический фон существования группировок и особей. Воздействуя на каждого рачка, они служат каналом связи не только организма со средой, но и особей между собой. Химический фон и его отдельные сигналы обеспечивают быструю и точную реакцию *P. pediculus* на меняющиеся факторы среды. Концентрация веществ своего вида определяет не только рост и развитие воспринимающих ее особей [25],

но и форму их поведения, взаимосвязи. Она влияет на характер перемещения, распределения и агрегированности *P. pediculus*. Таким образом, химическая коммуникация, действуя в оптимальных условиях обитания, способствует превращению скопления рачков в стаю с определенными проявлениями элементов социальной жизни [15].

ЛИТЕРАТУРА

1. Алимов А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
2. Бриттвее Т. А. Значение химических факторов в поведении *Arctonoe vittata* (Polychaeta) // Экспериментальные исследования поведения водных беспозвоночных. Борок, 1978.
3. Буторина Л. Г. Об органах размножения *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968.
4. Буторина Л. Г. О причинах образований стай у *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1969. № 3.
5. Буторина Л. Г. Некоторые особенности поведения *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 16.
6. Буторина Л. Г. Некоторые особенности поведения *Polyphemus pediculus* (L.) // Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972.
7. Буторина Л. Г. Методика изучения дыхания стайных ракообразных // Экспериментальные исследования поведения водных беспозвоночных. Борок, 1978.
8. Буторина Л. Г. Зависимость скорости обмена *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera) от зрительного восприятия условий окружающей среды // Экология. Свердловск, 1979. № 5.
9. Буторина Л. Г. К изучению интенсивности дыхания стайных животных // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.
10. Буторина Л. Г. К вопросу о стаинности гидробионтов // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 51.
11. Буторина Л. Г. О стаях *Polyphemus pediculus* (L.) (Crustacea, Cladocera) // Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., 1982.
12. Буторина Л. Г. К вопросу о химической сигнализации водных ракообразных *Polyphemus pediculus* (L.), Cladocera // Всесоюз. совещ. по хим. коммуникации животных. М., 1983.
13. Буторина Л. Г. Стайное поведение *Polyphemus pediculus* (L.) при изменении условий обитания // Простые нервные системы. Казань, 1985.
14. Винберг Г. Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 1.
15. Дьюсбери Д. Поведение животных / Пер. с англ. М., 1981.
16. Зеликман Э. А. Нетрофические регуляторные взаимоотношения у морских беспозвоночных // Биология океана. М., 1977. Т. 2.
17. Касумян А. О., Пономарев В. Ю. Исследование поведения данио-рерио *Brachydanio rerio* Hamilton—Vuchanap при действии естественных химических пищевых сигналов // Вопросы ихтиологии. 1986. Вып. 4.
18. Колесникова Е. А., Шадрин Н. В. О связи плотности популяции с ее функционированием у морских копепоид // Гидробиологические исследования водоемов юго-западной части СССР. Киев, 1982.
19. Константинов А. С. Групповой эффект в дыхании личинок *Chironomus dorsalis* // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7, № 5.
20. Кузьмичева В. И., Кукина И. В. Об интенсивности дыхания мизид при разной плотности их посадки в респиromетры // Океанология. 1974. Т. 14, вып. 5.
21. Павлова Е. В. Интенсивность потребления кислорода у некоторых копепоид при увеличении объема респиromетра // Биология моря. Киев, 1977. Вып. 42.
22. Помазовская И. В. О потреблении кислорода некоторыми ракообразными озера Карелии // Учен. зап. Карел. пед. ин-та. 1958. Т. 7.

23. *Попов А. Е.* Эффект группы в потреблении кислорода и растворенного органического вещества моллюском *Rissoa splendida* (Eichw) // Биология моря. Киев, 1978. Т. 44.
24. *Рядаков Д. В.* Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972.
25. *Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г.* Эффект группы в популяции водных животных и химическая экология. М., 1976.
26. *Шовен Р.* Поведение животных / Пер. с франц. М., 1972.
27. *Butorina L. G.* On the problem of aggregations of planktonic crustaceans (*Polyphemus pediculus* (L.) Cladocera) // Arch. Hydrobiol. 1986. Vol. 105, N 3.
28. *Dunham Philip J.* Sex pheromones in crustacea // Biol. Revs Cambridge Phil. Soc. 1978. Vol. 53, N 4.
29. *Fava G., Crotti E.* Effect of crowding on nauplii production during mating time in *Tisbe clodiensis* and *T. holothuriae* // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1979. Vol. 39, N 4.
30. *Grant P. T., Mackie A. M.* Chemoreception in marine organisms. New York; San Francisco, 1974.
31. *Hirtle R. W. M., Mann K. H.* Distance chemoreception and vision in the selection of prey by American lobster (*Homarus americanus*) // J. Fish. Res. Board Canada. 1978. Vol. 35, N 7.
32. *Wu R. S. S.* Effects of crowding on the energetics of the barnacle *Balanus grandula* Darwin // Canad. J. Zool. 1980. Vol. 58, N 4.
33. *Zeiss F. R.* Effects of population densities on zooplankton respiration rates // Limnol., Oceanogr. 1963. Vol. 8, N 1.
34. *Zelickman E. A.* Group orientation in *Neomysis neirabilis* (Mysidocoea: Crustacea) // J. Mar. Biol. 1974. Vol. 24, N 3.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Буторин Н. В. , Монаков А. В. Развитие исследований структуры водных экосистем	3
Буторин Н. В. , Литвинов А. С., Трифонова Н. А. Абиотические факторы формирования качества воды верховолжских водохранилищ	24
Лаптева Н. А. Олигокарбофильные бактерии в пресных водоемах	42
Корнева Л. Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плёсов Рыбинского водохранилища	63
Ривьер И. К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов	80
Поддубная Т. Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища	112
Поддубный А. Г. Теория локальных стад рыб как основа управления рыбопродуктивностью внутренних водоемов	142
Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных костистых рыб	164
Лукьяненко В. И., Лукьяненко В. В. Биохимический полиморфизм осетровых рыб	198
Буторина Л. Г. О влиянии химических сигналов на поведение и агрегированность <i>Polyphemus pediculus</i> (L.) Cladocera	238
Заключение	270

УДК 574.5

Буторин Н. В., Монаков А. В. Развитие исследований структуры водных экосистем // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 3–23.

Содержатся сведения об особенностях гидролого-гидрохимического и гидробиологического режимов водоемов бассейна Волги, о составе, численности и распространении водных организмов различных групп (от бактерий до рыб), а также о внутриводоемных процессах — круговороте биогенных элементов, скорости осадконакопления и зарастания водоемов.

УДК 556.114.6 + 556.552 + 556.556.2

Буторин Н. В., Литвинов А. С., Трифонова Н. А. Абиотические факторы формирования качества воды верхневолжских водохранилищ // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 24–41.

Приводятся результаты изучения динамики водного баланса, водообмена, циркуляции вод в водохранилищах Верхней Волги. Показана роль речного стока в формировании гидрохимического режима. Рассматриваются особенности фракционного состава и процессов трансформации некоторых биогенных элементов в водохранилищах. Библиогр. — 28 назв. Ил. — 5. Табл. — 1.

УДК 628.353.153

Лептева Н. А. Олигокарбофильные бактерии в пресных водоемах // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 42–62.

Изучены таксономия, численность и распределение олигокарбофильных бактерий (ОБ) в пресных водоемах. Выявлены наиболее распространенные виды ОБ, относящиеся к родам *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Arthrobacter*, *Caulobacter* и редко встречаемые *Asticcacaulis*, *Aeromonas*, *Gaffkya*, *Chromobacterium*, *Microcycilus*, *Cytophaga* и др. Установлена их приуроченность к определенным экологическим условиям среды. Библиогр. — 30 назв. Ил. — 1. Табл. — 10.

УДК 574.583 (28) : 581

Корнева Л. Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плёсов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 63–79.

Обобщены результаты 30-летних наблюдений за фитопланктоном Рыбинского водохранилища. Дана характеристика состава, сезонной и годичной динамик и пространственного распределения фитопланктона озерной и речной части водохранилища. Показано, что за 30 лет уровень биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища не претерпел существенных изменений. Однако в составе доминирующих видов произошли некоторые перемены. Библиогр. — 27 назв. Ил. — 7. Табл. — 5.

Ривьер И. К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 80–111.

Зоопланктон водоемов бассейна Верхней Волги, расположенных в северном и центральном лимнофаунистических регионах, различается по составу доминирующих видов, определяется лимнологическим типом водоема, различен зимой и летом, зависит от колебаний метеорологических условий и степени звторифирования водного объекта. Библиогр. — 35 назв. Ил. — 15. Табл. — 4.

УДК 592.595.3 : 324

Поддубная Т. Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112–141.

Выявлены три этапа в формировании донных сообществ. Ядро всех изученных биоценозов на указанных этапах формирования донной фауны составляли популяции эврибионтного хирономидно-тубифицидного сообщества 6 видов беспозвоночных (3 вида хирономид и 3 вида олигохет). Характерной особенностью хирономидно-тубифицидного сообщества оказалась его высокая устойчивость к внешнему воздействию. Основными факторами в формировании структуры и их количественного развития являются скорости осадконакопления и течения, температура воды. Библиогр. — 51 назв. Ил. — 5. Табл. — 5.

УДК 529–155.2 : 639. 2/3 (28)

Поддубный А. Г. Теория локальных стад рыб как основа управления рыбопродуктивностью внутренних водоемов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 142–163.

Показан диапазон изменчивости плотности ихтиомассы донных и пелагических рыб в водохранилищах Волги и Дона. На основе анализа общих закономерностей функционирования локальных стад рыб определены направления и обязательные условия реализации мероприятий по повышению рыбопродуктивности внутренних водоемов. Библиогр. — 13 назв. Ил. — 5.

УДК 597.08.591.1

Виноградов Г. А. Процессы ионной регуляции у пресноводных костистых рыб // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 164–197.

Изучались особенности ионного обмена у костистых рыб на разных стадиях онтогенеза при акклимации к воде низкой минерализации, при изменении ионного состава воды. На основании новых экспериментальных данных обосновывается гипотеза, что проникновение костистых рыб в пресную воду связано с развитием не только физиологических механизмов поддержания осмотического, но и кислотно-щелочного гомеостаза. Последнее вызвано необходимостью приспособления животных к значительным колебаниям рН пресных вод. Основу этих физиологических механизмов составляют $\text{Ca}^{2+}/\text{NH}_4^+$; $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$, H^+ ; $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$ -обменные процессы. Библиогр. — 70 назв. Ил. — 13. Табл. — 1.

УДК 597.442.1.05 + 597.442.1.111.05.2

Лукьяненко В. И., Лукьяненко В. В. Биохимический полиморфизм осетровых рыб // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 198–237.

Обобщены результаты многолетних исследований гетерогенности и полиморфизма гемоглобина, альбумина и трансферрина у 22 популяций 11 видов осетровых, обитающих в водоемах СССР. Доказано, что помимо генетического существует негенетический — эколого-физиологический полиморфизм белков. Это обстоятельство необходимо учитывать при использовании белков в качестве генетических маркеров в популяционно-генетических исследованиях рыб. Библиогр. — 71 назв. Табл. — 9.

УДК 595.324 — 151 + 591.185.3

Буторина Л. Г. О влиянии химических сигналов на поведение и агрегированность *Polyphemus pediculus* (L.) *Cladocera* // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 238.

Polyphemus pediculus обладает хеморецепторными особенностями большой чувствительности и широты действия. На воздействие химических сигналов рачки реагируют изменением характера движения, распределения, агрегированности и поведения, адекватным силе и составу воздействующих веществ. Скорость прохождения ответной поведенческой реакции зависит от температуры и освещенности водной толщи, определяется возрастными и половыми особенностями хеморецепторного восприятия особей, составом и численностью стаи, а также качественным составом и концентрацией воздействующих веществ. Наиболее четкую и быструю поведенческую реакцию *P. pediculus* вызывают продукты жизнедеятельности своего вида. Они играют особую роль в регуляции внутривидовых взаимоотношений особей. Химическая коммуникация дополняет и корректирует действие основного зрительного канала связи *P. pediculus*. Библиогр. — 34 назв. Ил. — 14. Табл. — 2.

Научное издание

Структура и функционирование пресноводных экосистем

Труды, вып. 55 (58)

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР*

Редактор издательства Л. И. Сметанкина
Художник В. М. Иванов
Технический редактор *Т. В. Шварина*
Корректор *М. К. Одинокова*

ИБ № 33304

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающем автомате. Подписано к печати 25.05.88. М-38155. Формат 60 × 90 ¹/₁₆. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 17.50. Усл. кр.-от. 17.75. Уч.-изд.л. 20.37. Тираж 850. тип. зак. № 186. Цена 3 р. 20 к.

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

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

**КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА „НАУКА” МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО
ЗАКАЗАТЬ В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ „АКАДЕМКНИГА”,
В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ
ИЛИ ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ.**

Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу:

- 117192 Москва, Мичуринский пр., 12. Магазины „Книга–почтой” Центральной конторы „Академкнига”;
- 197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7. Магазины „Книга–почтой” Северо-Западной конторы „Академкнига” или в ближайший магазин конторы „Академкнига”, имеющий отдел „Книга–почтой”;
- 480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 („Книга–почтой”);
- 370005 Баку, Коммунистическая ул., 51 („Книга–почтой”);
- 232600 Вильнюс, ул. Университето, 4;
- 690088 Владивосток, Океанский пр., 140 („Книга–почтой”);
- 320093 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 (Книга–почтой”);
- 734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 („Книга–почтой”);
- 375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;
- 664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 („Книга–почтой”);
- 420043 Казань, ул. Достоевского, 53 („Книга–почтой”);
- 252030 Киев, ул. Ленина, 42;
- 252142 Киев, пр. Вернадского, 79;
- 252030 Киев, ул. Пирогова, 2;
- 252030 Киев, ул. Пирогова, 4 („Книга–почтой”);
- 277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 („Книга–почтой”);
- 343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1 („Книга–почтой”);
- 660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
- 443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 („Книга–почтой”);
- 191104 Ленинград, Литейный пр., 57;
- 199034 Ленинград, Таможенный пер., 2;
- 194064 Ленинград, Тихорецкий пр., 4;
- 220012 Минск, Ленинский пр., 72 („Книга–почтой”);
- 103009 Москва, ул. Горького, 19а;
- 117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
- 630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
- 630090 Новосибирск, Морской пр., 22 („Книга–почтой”);
- 142284 Протвино Московской обл., ул. Победы, 8;

142292 Пушкино Московской обл., МР „В”, 1;
620161 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 („Книга–почтой”);
700000 Ташкент, ул. Ю. Фучика, 1;
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
700070 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
700185 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга–почтой”);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
634050 Томск, Академический пр., 5;
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга–почтой”);
450025 Уфа, Коммунистическая ул., 49;
720000 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга–почтой”);
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга–почтой”).

Магазин № 2 „Книга—почтой“ Северо-Западной конторы „Академкнига“ предлагает следующие книги, выпущенные издательством „Наука“:

1. Артюшенко З. Т., Федоров А. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. — Л., 1986. 6 р. 50 к.
2. Бондарцева М. А., Парместо Э. Х. Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые. / Определитель грибов СССР. Порядок афиллофоровые. Вып. 1. — Л., 1986. 1 р. 70 к.
3. Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. — Л., 1983. 3 р. 40 к.
4. Бюллетень Главного ботанического сада. — М., 1985. Вып. 135. 1 р. 20 к.
5. Владимир Николаевич Сукчев. Очерки, воспоминания современников. — Л., 1986. 2 р. 00 к.
6. Гармаев Р. Б., Николаев С. М., Найдакова Ц. А. Зубчатка поздняя. — Новосибирск, 1982. 70 к.
7. Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. — Л., 1985. 1 р. 80 к.
8. Грумм-Гржимайло А. Л. В поисках растительных ресурсов мира. Некоторые научные итоги путешествий академика Н. И. Вавилова. Л., 1986. 1 р. 20 к.
9. Декоративные растения для зеленого строительства. — Новосибирск. 1986. 65 к.

Заказы на книги просим направлять по адресу: 197345, Ленинград, Петрозаводская ул., 7. Магазин „Книга—почтой“ Северо-Западной конторы „Академкнига“.