

06

ИБВВ

9(12)

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БИОЛОГИЧЕСКИЕ
ПРОЦЕССЫ
ВО ВНУТРЕННИХ
ВОДОЕМАХ

*Посвящается
ИВАНУ ДМИТРИЕВИЧУ
ПАНИНУ
К семидесятилетию
со дня рождения*

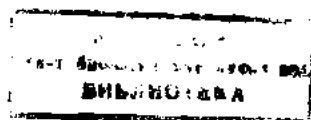
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

ТРУДЫ ВЫП. 9 (12)

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

СБОРНИК
СТАТЕЙ

30.99-1



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1965 ЛЕНИНГРАД

Ответственный редактор
доктор биологических наук *В. С. КУЗНИ*

Редактор издания
доктор биологических наук *Б. К. ШТЕГМАН*

І. ИТОГИ РАБОТЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД АН СССР за период с 1952 по 1964 г.

Б. С. Кузин

И. Д. ПАПАНИЦ — ОРГАНИЗАТОР И РУКОВОДИТЕЛЬ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД АН СССР

Имя И. Д. Папанова обычно связывается с освоением Арктики. Несомненно, его роль в этой героической эпопее обеспечила ему ту широкую популярность, какой он пользуется в нашей стране и далеко за ее пределами. Гораздо меньше известна его деятельность как организатора в области науки. Между тем и здесь И. Д. Папанов в полной мере нашел применение своей исключительной энергии и организаторским способностям. Важную и ответственную работу он ведет, возглавляя с 1951 г. Отдел морских экспедиционных работ АН СССР. Эта работа по своему объему вполне могла бы поглотить все силы и все время достаточно работоспособного и опытного руководителя. Но в 1952 г. И. Д. Папанов по предложению Президиума Академии наук временно принял на себя заведывание биологической станцией «Борок» им. Н. А. Морозова. Не оставляя своей основной работы, он принялся за ее реорганизацию и укрепление. И вот уже через 4 года рамки станции стали тесны для обновленного учреждения и в 1956 г. оно было реорганизовано в Институт биологии водохранилищ АН СССР, а в 1962 г. деятельность этого института расширилась за пределы водохранилищ и он был вновь реорганизован в Институт биологии внутренних вод. Временное заведывание маленькой биостанцией превратилось для И. Д. Папанова в многолетнее бессменное руководство академическим институтом.

Чтобы оценить труд, вложенный И. Д. Папановым в организацию Института биологии внутренних вод, нужно сравнить современное состояние этого учреждения с тем, в каком оно находилось до 1952 г.

В то время биологическая станция «Борок» представляла собой более чем скромную научную ячейку, деятельность которой не имела достаточно определенного направления. Первоначально, еще до оформления ее в качестве биостанции, это была научная база Академии наук СССР, на которую приезжали для проведения своих исследований биологи различных специальностей. В 1952 г. станцию возглавлял известный геоботаник член-корреспондент АН СССР А. П. Шенников, и ботанические работы, как по масштабу, так и по научному значению, играли преобладающую роль в тематике станции. Кроме того, на прилегающих к Борку участках Рыбинского водохранилища проводились некоторые гидробиологические и ихтиологические исследования. Если принять во внимание, что весь научный коллектив станции состоял из 12 человек при общем штате 30 единиц, что станция располагала лишь самым примитивным лабораторным оборудованием, а для работ на огромном водоеме в ее распоряжении был всего лишь один фанерный катер со стационарным мотором, то нетрудно составить представление об объеме и технической оснащен-

ности исследований, проводившихся этим учреждением. Его рабочие помещения и основные сотрудники размещались в помещицьем доме и в служебных постройках (таких как «людская», «барская кухня» и т. п.) бывшей усадьбы-имения, переданного в 1923 г. специальным декретом советского правительства в пожизненное пользование известному ученому-революционеру Н. А. Морозову, сыну последнего владельца «Борка» П. А. Щепочкина.

Неопределенность научного профиля биологической станции «Борок», слабая укомплектованность квалифицированными кадрами и трудности материального и научно-организационного укрепления станции, связанные с ее отдаленностью от культурных центров, — все это поставило перед Президиумом Академии наук СССР вопрос о целесообразности дальнейшего существования этого учреждения в системе Академии. Для решения его была создана специальная комиссия. Возглавить ее было предложено И. Д. Шапанину. Выехав в октябре 1951 г. на место и детально обследовав деятельность станции, комиссия пришла к выводу, что в том состоянии, в каком находилось это учреждение, его дальнейшее функционирование нецелесообразно. В то же время комиссия учла, что даже и скромная материальная база станции могла бы послужить основой для более солидного научного учреждения, если бы его организация была необходимой.

В те годы в Советском Союзе в связи со строительством гигантских гидроэлектростанций уже было создано несколько больших водохранилищ и шло проектирование новых, еще более крупных. Эти водоемы имеют главным назначением производство электроэнергии и улучшение судоходства на больших реках. Но этим их хозяйственное значение не исчерпывается. Водоохранилища играют важную роль как источники водоснабжения городов и промышленных предприятий, а также — орошения земель в районах полвного земледелия. Весьма значительны их рыбные богатства. При этом вопросы, связанные с проблемой борьбы с загрязнением воды и с эксплуатацией рыбных запасов водохранилищ, нельзя решать на основе опыта, приобретенного при решении этих задач на естественных континентальных водоемах — реках и озерах. Хотя водохранилищам свойственны многие черты тех и других, они во многих отношениях своеобразны и с полным основанием могут считаться водоемами особого типа. Последнее более всего определяется той их важнейшей особенностью, что их уровеньный режим зависит не только от естественных факторов, каковы атмосферные осадки, проточность, поступление талых вод, испарение, естественный сток и т. п., но также и в значительно большей степени определяется режимом работы гидроэлектростанций, т. е. принципиально новым, антропогенным фактором. В результате в водохранилищах создается своеобразная обстановка существования водных организмов. Изучение ее, помимо чисто научного интереса, имеет также весьма важное практическое значение. И это было достаточно ясно уже в период начала строительства водохранилищ на больших реках СССР. Уже тогда проектные организации при планировании комплексного хозяйственного использования водохранилищ были заинтересованы в получении материалов по продуктивности рыбного промысла на этих водоемах, по влиянию затопления больших земельных площадей на качество их воды и т. п. И научные учреждения разных ведомств давали некоторые прогнозы по общей и специально рыбной продуктивности проектируемых водоемов и по другим вопросам, связанным с деятельностью населяющих их организмов. Прогнозы эти могли основываться лишь на предположениях, вытекающих из опыта гидробиологического изучения естественных водо-

емов. Поэтому нет ничего удивительного в том, что они в значительной своей части, и притом по важнейшим пунктам, не оправдывались.

Таким образом, необходимость биологического изучения водохранилищ была достаточно очевидной. И это подтверждалось тем, что многие научные учреждения и кафедры вузов уже проводили гидробиологические и ихтиологические исследования на отдельных водохранилищах; но эти работы были разрознены, и масштаб их был очень скромнен. При таких обстоятельствах идея создания биологического учреждения со специальной задачей изучения водохранилищ имела вполне подготовленную почву для своего осуществления. Было ясно также, что такое учреждение могло бы успешно работать лишь при том условии, если бы оно имело возможность проводить стационарные исследования на водохранилищах с одинаковой интенсивностью в течение круглого года. А для этого необходимо, чтобы оно было расположено в непосредственной близости к одному из крупных водохранилищ.

Биостанция «Борок» была вполне подходящей базой для создания такого учреждения. Но организовать его имело бы смысл лишь в том случае, если бы оно получило возможность вести исследования в достаточно большом масштабе и на необходимо высоком уровне. То и другое зависело прежде всего от материально-технической оснащенности и от обеспеченности научными кадрами. Ни того, ни другого биостанция «Борок» в момент обследования не имела. Создание условий, необходимых для полноценной работы этого учреждения, более всего затруднилось его местоположением. Борок находится в 16 км от ближайшей железнодорожной станции. В течение всей весны, осени и значительной части лета грунтовая дорога от Борка до этой станции была почти непроходима для автотранспорта. Зимой прохождение автомашин также препятствовали снежные заносы. Таким образом, связь с железной дорогой большую часть года осуществлялась на лошадях. В навигационный период грузы в Борок можно было доставлять по воде — через Волгу, канал им. Москвы и Рыбинское водохранилище. Между тем укрепление биостанции в первую очередь зависело от строительства. Оно было необходимо и для создания лабораторий, и для размещения сотрудников. Вести же строительство, нелегкое само по себе, в условиях удаленности объекта от промышленных центров и при бездорожье представлялось чрезвычайно трудным. Взять на себя задачу руководства таким строительством мог только человек исключительной энергии и настойчивости. Именно эти качества и отличают И. Д. Папанина.

Согласившись, как сказано, «временно» принять на себя руководство биостанцией «Борок», он отчетливо представлял себе трудность создания по существу нового учреждения в данной обстановке. Поэтому он потребовал необходимой поддержки в этой работе со стороны Президиума Академии наук СССР. Такая поддержка была принципиально обещана, и с 1952 г. началось строительство.

Уже к концу года помещичий дом старой морозовской усадьбы был отремонтирован и переоборудован под размещение лабораторий. На месте овсяного поля, примыкавшего к усадьбе, возник жилой поселок из 10 немецких и 13 финских стандартных трехкомнатных домиков. Старая конюшня была перестроена, и в ней разместились электростанция и гараж. Под различные подсобные помещения и отчасти под жилье переоборудовались отдельные усадебные постройки. Было начато сооружение водопровода и канализации.

Рыбинское водохранилище — огромный по площади водоем. Для охвата исследованиями всей его акватории требовались экспедиционные

суда, способные переносить достаточно сильные волнения, иметь на борту, кроме команды, несколько человек научного персонала и оборудованные для проведения хотя бы элементарных лабораторных исследований. Понимая, что новое учреждение должно в кратчайшее время дать ответы на особо актуальные запросы практики, а это возможно только при условии сбора больших материалов и короткой срок, И. Д. Паванин обратил особое внимание на оснащение биостанции судами, отвечающими таким требованиям. В первый же год он приобрел два судна, обеспечивающих возможность работы в открытых частях водохранилища, а в начале второго — третье.

Но наиболее важным делом было привлечение к работе на биостанции достаточно квалифицированных специалистов. В период реорганизации этого учреждения условия жизни и работы в нем были далеко не легкими. Из старого научного состава обновленная станция получала одного гидробиолога — кандидата наук и трех младших научных сотрудников (ихтиолога и двух ботаников) без ученой степени. И. Д. Паванин в первый же год привлек к работе на станции трех докторов наук — специалистов по различным отраслям гидробиологии, двух кандидатов наук — старших научных сотрудников и нескольких молодых научных работников, успешно начинавших свою деятельность в области гидробиологии и ихтиологии. Для руководства работами по некоторым специальностям, не представленным достаточно авторитетно в штате станции, были приглашены в качестве консультантов видные ученые из московских и ленинградских научных учреждений и вузов. С их участием, и даже с некоторым их преобладанием, был составлен ученый совет станции.

Также с самых первых дней после реорганизации станцию лаборатории начали пополняться современным научным оборудованием. В первую очередь — хорошей оптикой.

В том составе и с той материально-технической базой, какие были налицо в 1952 г., биологическая станция «Борок» уже смогла приступить к работе в таком масштабе и на таком уровне, какие были немислимы для этого учреждения еще только год тому назад. И очень скоро появились первые ощутимые результаты исследований на Рыбешском водохранилище, носивших еще самый предварительный, реконгносцировочный характер. Но уже и эти результаты свидетельствовали о жизнеспособности обновленного учреждения и о правильности взятого им направления. Это было чрезвычайно важно для научного коллектива станции и для ее руководства, так как в период ее реорганизации не было недостатка в скептических высказываниях по поводу возможного ее будущего.

С 1952 г. по настоящее время шло непрерывное научное, материально-техническое и хозяйственное укрепление учреждения, которое теперь носит наименование Института биологии внутренних вод Академии наук СССР. Этот процесс все еще не закончен. Пополняются и качественно усиливаются научные кадры Института. Организуются новые лаборатории. Улучшается оборудование старых. Строятся новые лабораторные, вспомогательные, хозяйственные и жилые помещения. Создан благоустроенный научный городок, не имеющий ничего общего с запущенной помещицкой усадьбой, от которой в неприкосновенном виде остался лишь ставший мемориальным музеем домик, в котором жил и работал П. А. Морозов.

Очень коротко современное состояние Института биологии внутренних вод может быть охарактеризовано следующим образом.

Институт, подчиненный Отделению общей биологии АН СССР, имеет в своем составе следующие лаборатории: гидрологии, химии, микробиологии, экологии и физиологии водных растений, зоопланктона и зообен-

тоса, ихтиологии, зоологии и паразитологии, физиологии рыб, физиологии низших водных организмов, экспериментальной экологии. При Институте имеется научная библиотека. На правах филиала в систему Института входит его Куйбышевская станция, находящаяся в г. Тольятти (бывший г. Ставрополь) Куйбышевской области и проводящая исследования на водохранилищах Средней и Нижней Волги. На расстоянии полутора километров от усадьбы Института на берегу р. Суноги, впадающей в водохранилище, сооружена экспериментальная база для проведения опытов в обстановке, близкой к естественной. Это серия прудов различных размеров, несколько подсобных помещений, необходимых для проведения опытных работ и размещения технического персонала базы.

Лаборатории Института размещены в двух трехэтажных каменных корпусах и в трех более старых, деревянных. Закачивается постройка нового каменного трехэтажного лабораторного корпуса. В такого же типа здании помещаются лаборатории Куйбышевской станции.

Флот Института насчитывает в настоящее время 10 экспедиционных судов, имеющих от 8 до 16 мест для персонала экспедиций и по 6 мест для команды. Кроме того, имеется некоторое количество судов, занятых на хозяйственном обслуживании института, и несколько небольших моторных катеров, моторных и вёсельных лодок. Для сооружения и углубления каналов, обеспечивающих подход судов из водохранилища к территории Института, имеется землечерпательный снаряд.

На одном из этих каналов сооружен порт, служащий местом стоянки флота и оборудованный причалом.

При институте имеется находящаяся в специальном здании механическая мастерская для изготовления и ремонта различных приборов и инструментов, а также мастерская для изготовления орудий лова рыбы.

Жилой поселок в настоящее время, кроме деревянных домиков, сооруженных в 1952 г., состоит из 9 8-квартирных двухэтажных деревянных домов, часть которых находится в порту, и 5 24-квартирных каменных, 1 одноэтажного с 3 квартирами и 2 общежитий строительных рабочих.

Отдельный комплекс составляет больничный городок с одноэтажным каменным зданием, вмещающим больницу и поликлинику, аптекой и жилыми зданиями для медицинского персонала. В двухэтажном каменном здании размещены канцелярия института (верхний этаж), магазин и столовая (нижний). Также двухэтажное здание занимает общежитие-гостиница. Центральная улица жилого поселка замыкается зданием клуб-лектория на 250 мест.

Построены здания средней школы, а также детского сада с яслями, отделения связи, пожарного депо, материального склада, гаража, центральной котельной, работающей на жидком топливе, для хранения которого сооружены достаточные емкости, а для подачи — нефтепровод с насосными станциями, ведущий от одного из подходных каналов к цистернам. Электроэнергия подается по специально сооруженной высоковольтной линии. Но на случай прекращения ее подачи построена аварийная электростанция, работающая на дизельных двигателях. Действуют системы водопровода, канализации и центрального отопления. Поселок озеленен, и озеленительные работы продолжаются и расширяются с каждым годом.

Проблема бездорожья, столь острая на первых порах строительства института, была окончательно решена сооружением к 1958 г. 16-километрового асфальтированного шоссе от Борка до ст. Шестихино Северной железной дороги. Как и прежде, значительная часть грузов транспортируется в Борк водным путем.

В этом перечне указаны лишь более или менее крупные объекты строительства и не упоминаются многочисленные более мелкие, каковы водонасосные станции, кузница, оранжерея и т. п. Но и перечисленного достаточно, чтобы понять, что за период с 1952 по 1964 г. проделана огромная работа по строительству, обеспечившая нормальное функционирование большого исследовательского учреждения, каким теперь является Институт биологии внутренних вод.

Общий штат Института вместе с Куйбышевской станцией в настоящее время состоит из 496 единиц. Из этого количества 63 (в том числе 14 докторов и 21 кандидат наук) приходится на научный персонал и 100 на научно-вспомогательный. Значительную часть штата занимает технический, библиотечный, медицинский, хозяйственный персонал, работники сада и т. п. Это вполне понятно, если принять во внимание, что в отличие от городских научных учреждений Институт биологии внутренних вод должен обеспечить не только проведение основной, исследовательской работы, но также и нормальные условия быта всех своих сотрудников и функционирования лабораторий.

Особое значение для Института имело создание научной библиотеки. Перед реорганизацией биологическая станция «Борок» располагала небольшой библиотечкой, насчитывавшей несколько сотен книг, преимущественно справочного характера, различного рода руководств, отдельных разрозненных номеров биологических журналов. Такая библиотечка не обеспечивала минимальных возможностей научной работы для учреждения, расположенного вдали от больших культурных центров. Поэтому комплектование научной библиотеки имело первостепенное значение. Этим вопросом на первых порах занималось непосредственно научное руководство станции. Была установлена необходимая связь с сектором сети специальных библиотек АН СССР, через который и до настоящего времени производится основное пополнение библиотеки Института отечественной и иностранной литературой. Но этот источник, при всем его богатстве, обеспечивает приток исключительно новой литературы. При этом из иностранных периодических изданий таким путем поступают преимущественно наиболее распространенные, общенаучные. Институт же ощущал необходимость в приобретении также и старой литературы, классических монографий, полных серий русских и иностранных журналов с начала их выхода, узко специальных изданий по дисциплинам своего профиля. С целью их приобретения из дублетных фондов были установлены отношения с рядом библиотек различных учреждений, преимущественно системы Академии наук СССР. Приобретались целиком или выборочно библиотеки отдельных ученых после их смерти или, в некоторых случаях, при жизни.

Важнейшим источником пополнения библиотеки новой литературой, особенно иностранной, явился непосредственный обмен изданиями с соответствующими учреждениями. Институт широко рассылал свою печатную продукцию («Труды», «Бюллетень» и отдельные монографии) и получал в обмен издания, многие из которых было бы невозможно приобрести другим путем. Такой обмен, помимо внутрисоюзного, ведется с научными учреждениями 35 зарубежных стран. Конечно, значительная часть периодической и другой литературы приобретается путем подписки.

В результате всех этих мероприятий книжный фонд научной библиотеки в настоящее время достиг цифры около 70 тыс. печатных единиц. Библиотека укомплектована основными изданиями по профилю Института, располагает большим фондом авторских оттисков и фотокопий, многими ценными отечественными и иностранными монографиями, ря-

дом весьма редких книг. Она не только достаточно полно обеспечивает потребности сотрудников института, но привлекает для работы многих ученых из других научных учреждений, в том числе и из центральных.

В 1963 г. библиотека получила достаточное и специально приспособленное помещение для хранения фонда и для ведения работы по обслуживанию читателей. Она в настоящее время занимает весь нижний этаж одного из новых лабораторных корпусов.

Однако создание материальной и технической базы научного учреждения не является самоцелью. Оно может считаться оправданным только в том случае, если это учреждение дает достаточную по объему и полноценную по качеству научную продукцию.

Научный профиль Института биологии внутренних вод обрисовался не сразу. На первых порах деятельности этого учреждения — сначала еще в качестве биологической станции — его задачей было дать возможно скорее ответы на наиболее острые вопросы, связанные преимущественно с планированием рыбохозяйственных мероприятий при комплексном освоении существующих и проектируемых водохранилищ. Что вообще представляют собой водохранилища как среда обитания водных организмов? Какова их общая биологическая продуктивность? Насколько благоприятны в них условия существования рыб, особенно промысловых видов? Возможно ли и как повысить продуктивность рыбного промысла на этих водоемах? Самые первые ответы на это должно было дать ознакомление с жизнью Рыбинского водохранилища.

Если научный штат, оборудование и экспедиционный флот обновленной биологической станции «Борок» в 1952 г. были ничтожно малы в сравнении с теми, какими располагает Институт в настоящее время, то даже и тогда это учреждение имело такие условия для работы, которые обеспечили ему возможность быстрой предварительной ориентировки в изучаемом водоеме. Это были прежде всего непосредственная близость к объекту изучения и наличие нескольких экспедиционных судов, способных курсировать по всему водохранилищу.

Буквально первые выходы в Рыбинское водохранилище и первые сборы материалов позволили выявить основные особенности его жизни. И первые же исследования показали, насколько они своеобразны и во многих отношениях неожиданны. При этом полученные данные принципиально отличались от всех собранных исследователями в предшествующие годы тем, что они относились ко всему водохранилищу, а не к отдельным его, преимущественно прибрежным, участкам.

Были получены материалы по составу и численности иктнофауны водохранилища, зоопланктона, зообентоса и фитопланктона в разных частях водоема, а также основные показатели химизма его вод. Очень скоро были выявлены главнейшие особенности сезонной динамики численности и биомассы планктона и бентоса, распределения рыб и кормовых беспозвоночных. На основе собранных материалов можно было составить суждение, для каких видов рыб условия жизни в водохранилище оказались худшими, чем они были в реках, образовавших этот водоем, какие, наоборот, нашли в нем лучшие условия существования, а какие, наконец, не реагировали заметно на изменение экологической обстановки.

Неожиданной оказалась чрезвычайная бедность донной фауны водохранилища, особенно открытой его части. Констатация этого факта шла вразрез с прогнозами, высказанными по этому вопросу в печати. Наблюдения над планктоном, как животным, так и растительным, а также над темпом роста некоторых рыб в сопоставлении с данными по бентосу до-

полюжали представление о невысокой общей биологической продуктивности водохранилища.

Результаты рекогносцировочных по существу исследований, проведенных в 1952 и 1953 гг., поставили целый ряд вопросов, определивших направление и развитие работ станции на ближайшие годы. Стало очевидным, что большой вопрос о биологической продуктивности водохранилища, в частности и Рыбинского, следует решать в более широком комплексе исследований. Выявилась необходимость изучения грунтов водоема, микробиологических процессов, протекающих в воде, первичной продукции, пищевых взаимоотношений между водными организмами на разных ступенях процесса круговорота органического вещества, закономерностей темпа роста рыб и их питания. Своеобразие фауны и флоры водохранилища, естественно, поставило вопрос о формировании той и другой. Стало очевидным также, что для лучшего понимания массовых биологических процессов, протекающих в водоемах, необходимо более глубокое изучение биологии руководящих видов организмов, участвующих в этих процессах. Требовалось усилить изучение неживой среды их обитания, т. е. гидрологического и гидрохимического режима водохранилища.

В связи с этим были предприняты шаги к расширению круга исследований, проводимых станцией. За период с 1953 по 1956 г. были организованы работы по микробиологии, гидрологии, физиологии рыб, по паразитам рыб, по высшей водной растительности. Значительно усилены были работы по направлениям, разрабатывавшимся ранее.

Рыбинское водохранилище было создано более чем за 10 лет до реорганизации станции. Начальные стадии формирования его флоры, фауны, гидрологического и гидрохимического режима к моменту начала работ обновленного учреждения были далеко позади. Поэтому изучение этого важнейшего процесса было необходимо провести на более молодых водохранилищах. Выход за пределы Рыбинского водохранилища диктовался также соображениями необходимости сравнительного изучения водохранилищ разного типа и различных географических зон. Сооружение новых волжских водохранилищ — Горьковского и Куйбышевского, заполнение которых должно было начаться в 1956 г., давало возможность проследить формирование их флоры и фауны с самого начала существования этих водоемов. А до этого момента можно было произвести детальное изучение Волги на участках их сооружения с целью оценки тех изменений, какие претерпевает живое население реки после зарегулирования ее стока. Такие исследования и были организованы. Они проводились в течение ряда лет и в итоге дали достаточно ясную картину формирования флоры, фауны, гидрологического и гидрохимического режима волжских водохранилищ. Обнаруженные при этом закономерности оказались имеющими гораздо более широкое значение, чем это предполагалось при организации данных исследований.

Одновременно был сделан важный шаг в направлении расширения деятельности станции, к выходу ее за рамки учреждения местного значения, привязанного только к одному водоему. Это расширение сферы деятельности и послужило основанием для реорганизации биостанции «Ворок» в Институт биологии водохранилищ. Событие это не явилось простой переменной вывески. Оно дало возможность не только расширить район деятельности учреждения, но и значительно укрепить его организационно, а вместе с тем и углубить проводящиеся в нем исследования, перейти от констатации наблюдаемых процессов к выявлению их факторов, что безусловно необходимо для достижения конечной цели изучения природных явлений — направленного воздействия на них в интересах человека.

Углубление исследований потребовало значительного усиления в них роли эксперимента. Если первоначально деятельность станции выражалась почти исключительно в экспедиционном обследовании водохранилищ и в камеральной обработке собранных материалов, то далее в работу каждой лаборатории все более внедрялись методы лабораторного эксперимента. А это открывало новые возможности изучения жизни водоемов. Так, разработка методики применения радионуклидов к изучению биологических процессов позволила значительно упростить определение первичной продукции органического вещества в водоемах и дать ее оценку для волжских водохранилищ. Эта же методика была применена и к изучению вторичной продукции, причем были получены важнейшие данные по малоисследованному вопросу об усвоении различных видов пищи водными беспозвоночными и рыбами. Большие работы были проведены по изучению фотосинтеза водорослей в зависимости от различных факторов среды, в особенности от степени освещенности воды в зоне жизнедеятельности водорослей.

Изучение поведения рыб в искусственно создаваемых полях электрического тока дало основание к усовершенствованию орудий лова рыбы. Был сконструирован электротрал, применение которого обеспечивает не только увеличение уловов, но и улучшение их качества за счет уменьшения прилова молоди. Дальнейшие эксперименты по поведению рыб в электрических полях, интересные в чисто биологическом отношении, также обещают дать ценные практические результаты.

Исследование влияния ультрафиолетовых лучей на жизнедеятельность низших водных организмов открывает новые перспективы в изучении механизма биосинтеза и теснейшим образом связано с вопросом происхождения жизни.

Здесь нет возможности перечислить хотя бы только главнейшие итоги исследований, проведенных с 1952 по 1964 г. учреждением, именовавшимся первоначально биологической станцией «Борок» имени Н. А. Морозова, затем Институтом биологии водохранилищ и наконец Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР. Да в этом нет и необходимости, поскольку результаты этих работ, опубликованных по большей части в изданиях, выпускавшихся этим учреждением, изложены по разделам в нескольких статьях настоящего сборника. Но необходимо сказать, что в процессе проведения исследований, а также организационного и материального укрепления Института постепенно сложился его научный профиль и определились некоторые характерные особенности его работы.

Вся деятельность Института биологии внутренних вод направлена на разработку одной проблемы, составляющей, собственно, сущность пресноводной гидробиологии в самом широком ее понимании. Эта проблема — продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах и биология пресноводных организмов. Последнее, т. е. изучение всех сторон жизни гидробионтов, именно и сообщает поставленной проблеме биологический характер. Если ограничить содержание гидробиологии лишь изучением массовых процессов продуцирования и трансформации органического вещества в водоемах, то она примет чисто геохимический аспект и возможности понимания сущности этих процессов сильно сузятся. Геохимики могли бы справиться с решением этой проблемы без помощи биологов, если бы процесс круговорота органического вещества не зависел в сильнейшей мере от особенностей организмов, принимающих в нем участие. Суммарные понятия, каковы бентос, планктон, обрастания, водная растительность, фауна зарослей и т. п., пригодны лишь для самого общего описания биологических процессов, протекаю-

щих в водоемах. Но для понимания их механизма, т. е. самой их сущности, эти понятия слишком общи. Например, фитопланктон состоит из водорослей, относящихся к нескольким систематическим группам, каждая из которых имеет свои биологические особенности и играет своеобразную роль в продукционном процессе. Но в свою очередь неоднородна и каждая из этих групп водорослей. Одни их виды отличаются большей биологической активностью, другие — меньшей, различны их требования к химизму воды, к условиям освещенности и т. п. Таким образом, для понимания особенностей фотосинтеза в каждом данном водоеме необходимо разносторонне знать биологические особенности хотя бы только руководящих видов его фитопланктона. Это же справедливо и для изучения других массовых биологических процессов. Для углубленного понимания их сущности требуется знать биологию участвующих в них видов животных, растений и бактерий.

Руководствуясь этими соображениями, Институт биологии внутренних вод наряду с изучением массовых процессов круговорота органического вещества в исследуемых водоемах уделяет большое внимание всестороннему изучению биологии пресноводных организмов, т. е. выяснению их жизненных циклов, особенностей развития, строения, физиологии, поведения, экологии, распределения, а также систематики, поскольку дифференцированный подход к изучению биологических процессов требует точного определения участвующих в нем видов. При этом изучение отдельных групп водных организмов производится по широкому комплексу вопросов. Это особенно касается работ по водным беспозвоночным, все основные группы которых охвачены таким изучением. Но это же относится и к работам ихтиологов, микробиологов и ботаников.

Конечно, такое направление работ отнюдь не преобладает над изучением массовых биологических процессов в водоемах. Достаточно указать, что в этом направлении проведены такие фундаментальные работы, как изучение формирования фауны, флоры, гидрологического и гидрохимического режима водохранилищ. Изучение процессов первичного и вторичного продуцирования органического вещества потребовало расширения работ далеко за пределы континентальных водоемов и проводилось сотрудниками Института также в морях и океанах. Но во всех таких случаях изучался не только суммарный ход этих процессов, но и роль в нем отдельных групп организмов и их видов.

Как видно из изложенного, а особенно из обзорных статей, помещенных в этом сборнике, в своей работе Институт последовательно переходил от отдельных более или менее частных вопросов изучения жизни внутренних водоемов к постановке более широких гидробиологических и общебиологических проблем. Это касается не только биологических работ, но также и изучения неживой среды обитания водных организмов. Если первоначально гидрологические работы, проводившиеся в Институте, касались лишь отдельных элементов гидрологического режима водохранилищ, то за последнее время на основе изучения водных масс складывается более общее представление об этих водоемах в целом и на ближайшее будущее ставится задача изучения факторов, определяющих многолетние колебания их уровня.

Проблема изучения продуцирования и трансформации органического вещества во внутренних водоемах и изучения биологии пресноводных организмов, помимо своих чисто научных аспектов, имеет и целый ряд практических. Это — повышение продуктивности рыбного хозяйства, проблемы качества воды и охраны водоемов от загрязнения промышленными и бытовыми стоками, использование зоны временного затопления и мелко-

водий водохранилищ, а также малых водоемов в интересах сельского и рыбного хозяйства, защита гидросооружений от обрастающих организмов. Большинство исследований, проведенных Институтом биологии внутренних вод, более или менее прямо или косвенно направлено на решение этих практических вопросов.

По объему и количеству наибольшее значение имеют те из этих исследований, которые связаны с вопросами рыбного хозяйства. Содержание этих работ трудно передать в сколько-нибудь сжатом виде. Представление о них можно получить по обзорным статьям этого сборника.

Из работ, связанных с проблемой качества воды, можно указать на исследования по физиологии различных групп бактерий, принимающих участие в очищении воды от нефтяных соединений, а также от гуминовых и пектиновых веществ. Изучалась также скорость биологического самоочищения воды в водохранилищах различного типа. Были проведены исследования по выявлению физиологического механизма отравления рыб фенольными загрязнениями. Изучалось влияние синезеленых водорослей на качество воды и вопрос о их токсичности в отношении рыб и водных беспозвоночных.

С задачей хозяйственного освоения зоны временного затопления водохранилищ, их мелководий и малых водоемов связаны работы по регулировке уровня Рыбинского водохранилища в интересах сельского и рыбного хозяйства, работы Куйбышевской станции Института, проведенные в связи с организацией рыбоводческого хозяйства в Суздальском заливе Куйбышевского водохранилища, а также некоторые геоботанические работы на верхневолжских водохранилищах. Специально по заданию Ярославских областных организаций было произведено бонитировочное обследование озер Ярославской области и даны практические рекомендации по их комплексному хозяйственному освоению.

Большое количество работ — преимущественно сотрудников Куйбышевской станции — было посвящено изучению биологии моллюска дрейссены и изысканию способов защиты систем технического водоснабжения гидроэлектростанций и водозаборов от его обрастаний.

Участие Института в решении практических задач народного хозяйства не может быть оценено лишь по числу и содержанию опубликованных исследований. В повседневную работу Института входит консультирование хозяйственных учреждений по разнообразным вопросам, связанным с рыбным промыслом на водохранилищах, с охраной их вод от загрязнения, с защитой гидросооружений от обрастателей, с сельскохозяйственным освоением мелководий и т. п. Часто такие консультации требуют выезда на место или даже специальных экспедиционных обследований. В деле же охраны рыбных запасов на верхне- и средневолжских водохранилищах участие Института носит постоянный и систематический характер. Все мероприятия по этому вопросу разрабатываются с его прямым участием.

Важнейшую роль в жизни Института играет публикация результатов проводимых им исследований. До 1957 г. «Труды бпостанции „Борок” им. А. Н. Морозова» выходили редко и нерегулярно. Но затем работа по их выпуску была упорядочена и эта серия к настоящему времени насчитывает уже 11 выпусков. С 1958 г. стало выходить небольшое серийное издание — «Бюллетень Института биологии водохранилищ». В год печаталось по 3 номера «Бюллетеня» объемом по 4—5 печатных листов. В нем помещались небольшие (до 0.25 печ. листа) научные сообщения о результатах биологических, гидрологических и гидрохимических исследований на водохранилищах, причем публиковались работы, выполненные не только

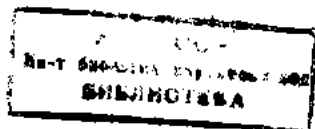
станции железной дороги до Борка по асфальтированному шоссе за 20 мин., все это кажется вполне обыденным и понятным. В разных частях Советского Союза воздвигнуто множество новых городов, поселков, научных городков, несравненно превосходящих Борок по размерам. Но все они построены в порядке выполнения больших планов промышленного или научного строительства. Их создавали мощные организации. Что же касается Борка, то каждый его объект утверждался отдельно и это утверждение требовало самой убедительной аргументации. Так же индивидуально для каждого объекта добывались строительные материалы, организовывалась трудная их транспортировка. С большим трудом создавался на месте строительный коллектив. Все это требовало обязательного участия И. Д. Папанина. И участия не в порядке подписывания заготовленных кем-то писем и отношений или команды сверху. Любое письмо, касавшееся строительства, отправлялось по назначению только после того, как И. Д. Папанин лично договаривался с его адресатом об удовлетворении содержащейся в письме просьбы, будь этот адресат министр, президент Академии, директор завода, начальник вокзала, диспетчер речного порта или председатель колхоза. А на месте он не отдал ни одного распоряжения без представления конкретных условий его выполнения и без последующей проверки сделанного по нему.

Другого качества, но также огромный труд был вложен И. Д. Папаниным в создание научного, технического и хозяйственного коллектива Института. Ведь никакая материальная база сама по себе не достаточна для обеспечения работы учреждения. Работу выполняют люди. Нужно уметь их выбрать, привлечь и руководить ими. И опять-таки условия Борка были в этом отношении особые. В обычном городском учреждении состав сотрудников более или менее однороден, и они соприкасаются между собой только по работе. Руководитель также имеет с ними дело лишь в рамках работы учреждения. Другое дело — коллектив исследовательского института в сельской местности. Он неоднороден, так как в него входит не только научный, но и большой технический и хозяйственный персонал. При этом все члены коллектива связаны между собой не только по работе, но и в быту, тогда как связи с окрестным населением весьма незначительны. В таких изолированных коллективах, где рабочие взаимоотношения тесно переплетаются с личными и бытовыми, они обычно сильно усложняются и регулирование их ложится дополнительной нагрузкой на общественные организации и в значительной мере на руководство. В том, что коллектив Института выдержал испытание временем, заслуга И. Д. Папанина исключительно велика.

Наиболее характерно для И. Д. Папанина соединение исключительной энергии и настойчивости в достижении поставленной цели и таланта обращения с людьми.

И. Д. Папанин обладает в сильнейшей степени развитым ощущением цели. Поставивши себе какую-либо задачу, он добивается выполнения ее до конца. Эта задача может быть большой, например, реорганизация биостанции в институт, может быть и относительно малой, например, получение нового прибора для лаборатории. В обоих случаях Иван Дмитриевич, начавши дело, не оставляет его до тех пор, пока оно не будет сделано полностью. Трудности, возникшие на пути к достижению цели, никогда его не останавливают. Наоборот, они только усиливают его энергию. Многие лица, занимающие ответственные посты, болезненно воспринимают неудачи своих ходатайств и отказы в их удовлетворении. Поэтому они избегают обращаться с просьбой в различные инстанции, если не имеют достаточной уверенности в успехе. Такое ложное самолю-

2 Биологические процессы во внутренних водоемах



30. 94-1

бие совершенно чуждо И. Д. Папанину. Если он считает что-либо необходимым для дела, то обращается к любому лицу и в любое учреждение, от которого зависит решение данного вопроса. Получение отказа для него означает только одно — значит, ходатайство было изложено недостаточно убедительно. Нужно лучше его аргументировать и обратиться с ним в более высокую инстанцию. И крайне редки случаи, когда, действуя так, Иван Дмитриевич не добивается поставленной цели. И нужно думать, что при всех этих обращениях к различным лицам, которые никогда не осуществляются чисто бумажным путем, но при личных встречах или уж по крайней мере в разговоре по телефону, играет роль не только сила аргументации, но также темперамент Ивана Дмитриевича и его глубокая убежденность в важности выполняемого им дела и в оправданности его просьбы государственными интересами.

Несомненно, широкая популярность И. Д. Папанина, его всем известные заслуги перед государством облегчают ему привлечение сотрудников; но он умеет выбирать нужных для работы людей и ценить их. И тем, в ком он видит честное отношение к работе, он доверяет. При этом И. Д. Папанин никак не передоверяет руководство своим ближайшим помощникам. Он входит во все стороны жизни учреждения, и будучи требователем к себе, проявляет большую требовательность и к другим. В высшей степени отличает И. Д. Папанина то, что он не ограничивает отношения с сотрудниками своего учреждения одними служебными рамками. В каждом из них он видит человека, имеющего свои личные интересы. С удивительной простотой и с некрепким интересом он при первом же знакомстве после деловых распросов осведомляется о личной стороне жизни нового сотрудника и никогда не забывает эту неофициальную его биографию. Но это отнюдь не проявление простого любопытства. Интерес Ивана Дмитриевича к людям весьма действенный. Он всегда готов помочь каждому, кто обращается к нему в трудном положении. При всей занятости его он ежедневно тратит массу времени на устройство личных дел огромного количества людей, не только тесно связанных с ним по работе в настоящее время, но и работавших с ним когда-то прежде, а то даже и совсем посторонних, но остро нуждающихся в помощи. И в этих делах Иван Дмитриевич проявляет настойчивость ничуть не меньшую, чем в своей служебной деятельности. Он никогда не удовлетворится простым обещанием помочь человеку, за которого он просит, а успокоится только тогда, когда помощь будет действительно оказана. Эта отзывчивость и сердечность Ивана Дмитриевича не знает деления людей по их положению. С одинаковым вниманием он отнесется и к профессору, возглавляющему лабораторию Института, и к строительному рабочему. Иван Дмитриевич, вышедший сам из гущи народа, не оторвался от него. В докторе географических наук, контр-адмирале, дважды Герое Советского Союза продолжает жить паренек из бедной рабочей семьи, браток-морячок черноморского флота. От него легко принимать помощь потому, что он ее оказывает от доброго сердца. Но при всем этом он никогда не забывает главного — того большого дела, которое ему доверило государство. И этому делу он служит беззаветно, отдавая ему все свои силы, всю свою жизнь без остатка.

Можно без всякого преувеличения сказать, что создание Института биологии внутренних вод было бы немислимо, если бы за его организацию не взялся И. Д. Папанин. Благодарными за это ему должны быть не только те ученые, которые получили возможность выполнить в нем свои исследования, но и вся советская биологическая наука.

**ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
НА ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ**

Сооружение крупных водохранилищ поставило целый ряд новых задач в области экологии рыб. Экологическая обстановка этих водоемов весьма своеобразна. Имея много общих черт с реками и озерами, они в то же время отличны как от тех, так и от других. При этом водохранилища несколько не менее разнообразны, чем другие континентальные водоемы. Условия существования организмов в них определяются не только всеми теми же факторами, какие определяют характер естественных водоемов (географическая зональность, морфометрические особенности и т. п.), но к ним добавляются и другие, весьма эффективные. Из них в первую очередь — уровень режима, регулируемый режимом работы гидроэлектростанций. Изучение жизни рыб в этих своеобразных условиях представляет исключительный интерес. Интереснейшую экологическую проблему составляет и формирование ихтиофауны водохранилищ.

В то же время исследования, направленные на решение этих научных вопросов, имеют важнейшее значение для рыбохозяйственной практики, поскольку рациональная эксплуатация рыбных запасов огромных водоемов, какими являются водохранилища, составляет задачу большой важности.

Возможность частичного или полного регулирования биологического режима водохранилищ через регулирование режима наполнения и сработки их уровня, удобрение и акклиматизацию новых видов рыб и кормовых организмов делает принципиально разрешимым вопрос о создании в водоемах этого типа стабильных запасов ценных видов рыб.

Основная цель рыбохозяйственных исследований на водохранилищах, так же как и на других водоемах, заключается в изыскании эффективных способов управления процессом воспроизводства рыбных запасов.

Разработка этих способов возможна на базе детального изучения биологии рыб и системы их взаимоотношений с окружающей средой путем разносторонних и глубоких исследований, проводимых в естественных условиях и в эксперименте.

Необходимо иметь четкое представление о комплексе требований, предъявляемых к среде каждым видом рыб на разных этапах жизненного цикла, и сумме условий, обеспечивающих его особям массовое размножение, хороший рост и приобретение лучших товарных качеств. Также необходимо выяснить пределы фактического в конкретных условиях и потенциально возможного стимулирующего или угнетающего воздействия основных факторов среды, как абиотической, так и биотической, на жизнедеятельность этих особей.

От того, сколь полно рассматривается в ходе исследований этот достаточно широкий круг вопросов, зависит обоснованность последующих обобщений, их теоретическая и практическая значимость.

Начиная с момента заполнения и во все последующие периоды существования водохранилища его рыбное население испытывает воздействие своеобразной среды, существенно отличающейся от той, которая окружала рыб на данном участке реки или в озере до зарегулирования стока.

Эти особенности необходимо постоянно учитывать при проведении исследований и нельзя без серьезной критической проверки переносить на водохранилища, пользуясь методом аналогии, результаты наблюдений, проведенных при изучении естественных водоемов.

Исходным этапом ихтиологических работ Института биологии внутренних вод явились бонитировочные обследования верхневолжских водохранилищ Рыбинского, Угличского и Иваньковского, реки Волги ниже г. Рыбинска на участках еще сооружавшихся в то время (1952—1955 гг.) Горьковского и Куйбышевского водохранилищ, а затем этих водоемов после их заполнения. Для получения сравнительного материала по ряду конкретных вопросов производились наблюдения на оз. Белом Вологодской области и р. Шекеле, Камском водохранилище и р. Каме, на Волге ниже плотины Волжской ГЭС им. В. И. Ленина и на некоторых других водоемах. Цель бонитировочных исследований понималась несколько шире, чем только установление видового состава фауны и ориентировочного соотношения отдельных видов по численности в уловах. Бонитировка должна была обеспечить получение четкого представления о всех элементарных связях со средой у этих видов рыб на разных этапах их жизненного цикла, так как только после установления этих связей возможен выбор генеральной линии исследования тех из них, управление которыми принесет хозяйственный эффект. В бонитировочные исследования была включена, таким образом, статистическая регистрация суммы всех факторов среды, как биотической, так и абиотической, определяющих эффективность размножения, нагула и роста рыб в конкретных условиях данного водоема, а также убыли популяций под воздействием природных факторов и промысла. На Рыбинском и других водохранилищах Верхней и Средней Волги ихтиологическим исследованиям сопутствовало изучение сотрудниками лаборатории зоопланктона и зообентоса биологии руководящих видов беспозвоночных и динамики их популяций в этих водоемах.

Проведенные работы позволили оценить изменения в видовом составе ихтиофауны на первых и последующих этапах ее формирования в новых условиях, учесть соотношение отдельных видов рыб по численности, изучить возрастную структуру популяций, темп роста рыб, их распределение, места нереста, нагула и зимовки.

Подтвердив в целом правильность основных закономерностей начального периода формирования рыбного населения водохранилищ, обнаруженных ранее Б. М. Себидовым, Е. В. Мейсер и Г. В. Никольским, эти наблюдения позволили Л. И. Васильеву и А. А. Остроумову получить новые данные и биологически обосновать ряд конкретных мероприятий по рыбохозяйственному освоению Рыбинского, Угличского и Иваньковского водохранилищ, а Л. К. Ильиной, А. Г. Поддубному и И. В. Шаронову сделать соответствующие заключения для Горьковского и Куйбышевского водохранилищ.

Было установлено, что видовой состав и величина запасов рыб, получающих массовое развитие в водохранилищах, зависят от двух основных моментов: видовой состава и численности исходного рыбного населения

рек и пойменных озер, попадающих в зону затопления, и от наличия в новых водоемах комплекса условий, необходимых для успешного воспроизводства тех или иных видов рыб.

Оказалось возможным проследить естественное формирование видового состава ихтиофауны и показать, что в водохранилищах оно продолжается сравнительно недолго. Обычно уже на второй год существования нового водоема (после заполнения его до проектной отметки и появления новых черт гидрологического режима) четко выявляются виды, имеющие тенденцию к возрастанию численности и способности прогрессировать в этом направлении в новых условиях. Видовой состав естественного рыбного населения сформированного водохранилища оказывается менее богатым, чем в исходных водоемах.

Качественно улучшить состав ихтиофауны водохранилищ можно путем рыбозаведения и акклиматизации в них новых видов рыб. На верхне- и средневолжских водохранилищах эти работы хозяйственного эффекта пока не дали, так как состав введенных форм не был достаточно обоснован биологически.

Стало очевидным, что достижение популяциями рыб численности, соразмерной новым условиям, захватывает период более длительный, чем формирование видового состава. Закачивается формирование популяций обычно после массового созревания первых урожайных поколений, родившихся в новых условиях или при разреженном исходном стаде — после созревания потомства от этих поколений. У леща и судака это происходит только на 10—12-м году существования водохранилища.

Проведенные исследования показали также, что промышленное освоение формирующихся запасов пужки начинать не раньше, как через 4—5 лет после заполнения водохранилища с наступлением второго этапа формирования его биологического режима, во время которого условия размножения и питания ценных фитофильных рыб резко ухудшаются и их поколения при любом количестве производителей оказываются малоурожайными, а численность стад малценных видов продолжает интенсивно нарастать.

Промысловый лов должен распределяться равномерно по акватории водохранилища с обязательным освоением открытых плёсов, в первую очередь необходимо использовать запасы рыб с коротким жизненным циклом и ранним созреванием. Следует также стимулировать отлов крупной щуки, переходящей в этот период на питание молодью ценных видов.

Неблагоприятные последствия чрезмерного и несвоевременно проводимого отлова производителей ценных рыб были показаны А. А. Остроумовым на примере Иваньковского и Угличского водохранилищ, Л. К. Ильиной для Горьковского и И. В. Шароновым для Куйбышевского водохранилища.

Обследование водохранилищ и сопоставление полученных данных с материалами, собранными З. Н. Чирковой на оз. Белом, и с результатами работ на других природных водоемах показали, что уровень воспроизводства и плотность популяций рыб в сформированном водохранилище оказываются, как правило, ниже, чем в нормально эксплуатируемых евтрофных озерах соответствующей широты. Эта разница увеличивается в направлении от верхних водохранилищ каскада к расположенным ниже по течению реки.

Анализ причин этого явления привел к необходимости разностороннего изучения биологии массовых видов рыб и их связей со средой. Основной базой для работ явились Рыбинское, а затем Куйбышевское водохранилища.

Изучение биологии спетка позволило Ю. Е. Лапину выявить ряд новых приспособительных особенностей этого вида, рассмотреть структуру его перестовой популяции и, оценив сумму условий, необходимых спетку для массового размножения, подойти к прогнозу возможных изменений его численности.

Ю. Г. Юровицкий и А. Г. Поддубный, изучая синца и чехонь, вскрыли причины резкого увеличения численности этих видов в водохранилищах и показали перспективы их дальнейшего развития. Р. С. Сергеев рассмотрел основные элементы жизненного цикла налима и наметил комплекс факторов среды, способных оказать неблагоприятное воздействие на процессе воспроизводства этого вида. Им же совместно с И. Е. Пермитиным и А. А. Ястребковым было положено начало изучению плодовитости рыб как ответной реакции их на условия обитания в водохранилищах. В последнее время эти работы продолжает В. М. Володин.

Большой круг вопросов, связанных с экологией переста рыб в водохранилищах Верхней Волги, решен Л. К. Ильиной.

Обитающие в этих водоемах виды рыб по способу размножения относятся к различным экологическим группам и, следовательно, предъявляют различные требования к условиям среды. Наиболее многочисленна группа фитофилов: щука, язь, елец, плотва, лещ, густера, сазан. Типичные псаммофилы — налим и ряпушка; виды, связанные с песком, но не использующие и растительный субстрат, — систок и ерш. На корнях растений и торфяниках размножается судак. Над плотными грунтами без субстрата перестует чехонь, и любой твердый субстрат использует окунь, на сохранившихся небольших по площади проточных участках с песчано-галечным грунтом откладывает икру стерлядь. Было установлено, что молодь этих видов также использует различные участки для игоуда, иногда не совпадающие с местами развития икры. У большинства фитофилов молодь держится почти все лето на прибрежных мелководьях, постепенно перемещаясь по мере их зарастания и изменения уровня и погоды. Но и у такого вида, как налим, перест которого происходит вдали от берегов, молодь на ранних стадиях мигрирует в закрытые заросшие заливы и проходит свое дальнейшее развитие среди растительности, древесных остатков и камней на сравнительно мелководных участках. Молодь чехони, спетка, ряпушки с первых дней жизни и до конца лета держится в открытых частях водохранилищ. Молодь же окуня, судака, синца распадается на две группы: одна держится в прибрежье, причем молодь синца среди растительности, а окуня и судака на более открытых участках над песчаным дном; другая группа молоди этих же видов откармливается в толще воды в открытой части водохранилища, где личинки окуня и судака встречаются уже на самых ранних этапах еще с желточным мешком, видимо, попадая сюда с отдаленных от берега перестилищ (в Рыбинском водохранилище ими являются торфяники и затопленные леса).

Все факторы, оказывающие влияние на размножение рыб в водохранилищах, можно разделить на две категории. К одной относятся факторы общего действия, влияние которых более или менее одинаково сказывается на всех видах. Основным из них является уровень воды водоема, воздействие которого очень разносторонне и проявляется не только в период размножения рыб. Сюда же может быть отнесено и состояние производителей. Хотя оно в разные годы у разных видов может оказаться различным, но общие закономерности будут проявляться у всех видов.

Во вторую категорию входят частные факторы, действующие на перестилищах определенного типа, в определенные сроки переста. Это гидро-

химические и метеорологические факторы и выедание икры и личинок рыб хищными беспозвоночными и другими рыбами.

Проведенная Л. К. Ильиной количественная оценка обеспеченности фитофильных рыб перестиглидами в различные по условиям годы послужила основой для прогнозирования эффективности размножения и численности молоди в новых поколениях этих рыб. Это работы продолжаются сейчас В. М. Чиковой на Куйбышевском водохранилище.

Весьма важными для понимания процесса формирования рыбного населения водохранилищ оказались исследования трофических связей в водоемах, определение степени обеспеченности отдельных видов рыб пищей при различной плотности их популяций и изучение межвидовых и внутривидовых пищевых отношений у рыб. Эти данные позволяют оценить эффективность использования рыбами кормовой базы водоема и перейти к расчетам оптимальной плотности рыбного населения.

По характеру питания обитающие в волжских водохранилищах виды рыб делятся на три группы: бентофагов, планктофагов и хищников. Обеспеченность их кормами различна.

Биогенные элементы и питательный детрит поступают в водохранилища по впадающим рекам и в результате разложения прибрежной внешней растительности. Однако в обоих случаях они не проникают в водоем на большое расстояние. Соответственно этому, как показали исследования Ф. Д. Мордухай-Болтовского и других сотрудников лаборатории зоопланктона и зообентоса, фауна кормовых для рыб беспозвоночных наиболее богата в эстуариях рек и в прибрежных районах вблизи богатых растительностью мелководий. Открытая часть водохранилищ бедна бентосом, а на значительных площадях он полностью отсутствует.

Потребителей бентоса в составе ихтиофауны водохранилищ много. Основными из них являются ценные виды — лещ, сазан, стерлядь и частично налим — и малоценные — плотва, густера, окунь, ерш. Однако анализ характера их питания показывает, что острая пищевая конкуренция может иметь место лишь у немногих видов. Наибольшее сходство в питании наблюдалось у этих видов при потреблении личинок рода *Tetipires*, по проявляется оно, как показали наблюдения, в основном в те месяцы, когда численность мотыля в водоемах наиболее высока.

По другим объектам питания величина пищевого сходства велика. Так, густера, по наблюдениям И. К. Болдиной, потребляет в основном крупных моллюсков — *Viviparus*, *Dreissena*, а лещ мелких — сферид. Сходство пищи плотвы и леща еще меньше, плотва занимает в водоеме почти свободную нишу, потребляя обрастания (макрофиты и дрейссену). В последние годы роль дрейссены в питании крупной плотвы сильно возросла, что способствовало улучшению ее темпа роста. Наиболее сильна конкуренция в питании у леща с ершом. Как показала З. С. Подаруева, она проявляется во все месяцы откорма и у рыб всех возрастов. Это делает ерша наиболее нежелательным компонентом ихтиофауны водохранилищ.

Исследования, проведенные Т. С. Житеневой, показали, что лещ — одна из основных промысловых рыб волжских водохранилищ — в старших возрастах испытывает недостаток в пище. Об этом свидетельствует наличие в пищевом коме крупных рыб малопитательных примесей (детрита и торфяной крошки), вынужденное питание планктоном и значительный процент пустых кишечника исследуемых особей.

Ю. Е. Лапшиным, Ю. Г. Юровицким, А. С. Носковым и М. Н. Ивановой было установлено, что взрослые планктофаги — снеток, синец, ряпушка и чехонь (частичный планктофаг) — обеспечены пищей значительно лучше, чем бентосоядные рыбы. Не обнаружено пока и резкого обострения пище-

ных взаимоотношений у потребляющей планктои молодежи разных видов рыб. Испытывать некоторое ограничение в пище планктофаги могут только в середине лета, когда численность планктона резко снижается в результате массового истребления его хищными беспозвоночными и под воздействием других причин.

Хищные рыбы — щука, судак и налим — существуют в водохранилищах преимущественно за счет популяций малоценных и сорных рыб, выполняя в водоемах, как убедительно показал М. Н. Иванова, важную биомелноративную роль. Основу их кормовой базы составляют малоценные виды (плотва, окунь, ерш и снеток), многочисленные в водохранилище. Ценные виды рыб разными хищниками потребляются не одинаково, но в целом в их питании играют незначительную роль. Основу пищи щуки и судака составляют плотва, окунь и ерш, а у налима главным образом окунь и ерш, занимающие 96% в его пище по весу. Уничтожая ерша, конкурирующего в питании с лещом, налим является особенно ценным компонентом ихтиофауны водохранилищ, так как снизить численность ерша в водоеме, особенно если он сильно захламлен древесной, невозможно никакими способами отлова. В урожайные для снетка годы роль этого вида в питании хищников возрастает у щуки до 37% и у судака до 21%. Однако этот вид корма не может считаться основным, так как численность его подвержена сильным колебаниям по годам. Снижение численности снетка в водохранилище особенно сказывается на питании судака; в эти годы у него сильно возрастает каннибализм. Судак наиболее полно использует свою кормовую базу. Это подтверждается тем, что появление у него урожайных поколений вызывает резкое снижение темпа роста, заметное на протяжении нескольких последующих лет (данные Барсукова). У щуки и налима, занимающих другие биотопы в водоеме, этой связи обнаружено не было (данные Чермитина и Сергеева).

В исследованных водохранилищах имеются значительные кормовые ресурсы, недоиспользуемые при существующем составе ихтиофауны, однако при постановке вопроса об интродукции того или иного вида для запытия свободной пищи необходимо обращать внимание на стабильность данных кормовых ресурсов, чтобы новый вид был обеспечен пищей ежегодно в течение всего периода нагула. Например, богатая кормовыми организмами и высшей растительностью прибрежная зона Иваньковского и Рыбинского водохранилищ свободно могла бы прокормить сапана и растительноядных амурских рыб, но только в многоводные годы. При низком уровне в прибрежье преобладают размытые пески или илы без какой-либо растительности, и травоядным рыбам совершенно нечем питаться.

Не используются в волжских водохранилищах запасы фитопланктона, биомасса которого значительна, хотя и колеблется в течение года, образуя, как и зоопланктон, два максимума — весной и осенью. В настоящий момент без особого вреда для существующих промысловых рыб в этих водоемах может быть увеличена численность потребителей зоопланктона, особенно тех из них, которые способны питаться массовыми хищными формами (*Macrocylops albidus*, *M. fuscus*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*). Плохо используются рыбами фауна затопленных лесов и крупные моллюски.

Однако большинство видов рыб, способных использовать свободные кормовые ресурсы того или иного водохранилища, не получают здесь благоприятных условий для размножения и зимовки. Так, сазан не размножается в верхневолжских водохранилищах из-за низких летних температур, а молодеь его, да и частично взрослые особи, погибают в остаточных водоемах при понижении уровня в осенне-зимний период. В Рыбинском

водохранилища не находят условий для размножения сига, нет их и для амурских рыб. Поэтому вопрос о пополнении ихтиофауны этого водоема новыми видами можно ставить только в том случае, если будут созданы рыболовные хозяйства, постоянно выпускающие на пагул в водохранилища молодь этих видов. Сказанное справедливо и для всех других крупных водохранилищ. Создание таких хозяйств целесообразно в нескольких пунктах побережья водохранилища. Они должны иметь в своем составе систему рыболовных прудового типа и нерестово-выростные водоемы, построенные путем обвалования участков зоны временного затопления. В таких хозяйствах будет возможно содержать маточное стадо не интродуцированных в водохранилища, несмотря на многократные опыты вселения, ценных карповых и сиговых рыб и получать от них потомство, для последующего выпуска в определенные участки водохранилища и для зарыбления расположенных вблизи озер и прудов. Использование волжских водохранилищ для пагула, в частности, сиговых рыб может быть существенным дополнительным источником рыбной продукции, так как, по нашим наблюдениям, эти рыбы здесь хорошо растут и выживают.

В годы, не обеспеченные условиями для естественного размножения основных рыб при наличии специализированных нерестово-выростных хозяйств, можно осуществлять разведение указанных видов в обвалованных водоемах прибрежной зоны, в которых задержкой весеннего паводка легко создать хорошие условия для нереста и пагула, а осенью осуществить выпуск молоди в водохранилища.

Уделяя большое внимание вопросам динамики линейного и весового роста рыб в водохранилищах, ряд сотрудников лаборатории ихтиологии исследовал в этом отношении большинство видов, населивших новые водоемы.

Была существенным образом пересмотрена методика изучения темпа роста рыб по чешуе. Анализ эмпирических кривых зависимости между ростом тела и чешуей рыбы позволил Ф. И. Вовку установить видовую специфику этой зависимости и путем построения серии номограмм значительно упростить методику обратных расчетов. Ускорить процесс обработки чешуйных материалов помог сконструированный этим автором электрический номограф, позволяющий получать цифровые данные о величине годовых и сезонных приростов рыбы без промежуточных расчетов непосредственно в момент чтения чешуи.

Дальнейшее совершенствование методики изучения роста дало возможность Л. Ф. Шеняковой на основе математического анализа зависимости чешуя—длина тела рыбы, пользуясь методом Чебышева, значительно повысить класс точности определений темпа роста и учесть при этих определениях воздействие на растущий организм конкретных условий данного водоема и его отдельных участков.

Изучение линейного и весового роста, а также изменений упитанности и интенсивности жиракопления у рыб в сочетании с данными об их питании позволяет понять многие элементы связей между количеством пищи и численностью рыб и оценить реакцию популяций отдельных видов на конкретные изменения обеспеченности кормом.

Сопоставляя данные по росту судака при разной численности его стад, В. В. Барсуков установил, что в сформированной популяции этого хищника возможно ее переуплотнение при появлении высокоурожайного поколения, неблагоприятно отражающееся на общем состоянии популяции.

Снижение темпа роста у многочисленного поколения густеры по сравнению с малоурожайными поколениями смежных лет проследил В. Э. Беккер, связав это явление с недостаточной пищевой обеспеченностью.

Обратная реакция была обнаружена А. Г. Поддубным у плотвы. Переход части популяции этой рыбы после массового разлития в водохранилище дрейссены на питание моллюсками способствовал значительному улучшению ее линейных и весовых показателей.

Резкое ускорение роста происходит, как показали многие исследования, у всех рыб лимнофильного комплекса в исключительно благоприятные по условиям питания годы заполнения водохранилищ. Позднее, когда бурная вспышка численности донных беспозвоночных заканчивается и биомасса их уменьшается в несколько раз, у бентосоядных рыб наблюдается быстрое снижение темпа роста, а в дальнейшем — его стабилизация на низком уровне.

Изучая на обширном материале закономерности роста и динамику популяции леща в Рыбинском водохранилище в период с 7-го по 17-й год его существования, А. А. Остроумов установил, что резкие изменения численности вида за счет выпадения ряда урожайных поколений при существующей кормовой базе и сравнительно высокой средней плотности популяции леща в водоеме вопреки ожиданиям не сопровождаются изменениями темпа роста особей. Был сделан вывод, что отмеченные колебания численности не обусловлены пищевым фактором. Последующие наблюдения полностью подтвердили этот вывод и позволили подойти к выяснению причин этого явления.

Основываясь на исследованиях Ф. Д. Мордухай-Болтовского, показавшего, что бедность бентоса в волжских водохранилищах определяется не столько его выеданием, сколько неблагоприятными условиями питания беспозвоночных детритофагов, и не обнаружив различий в численности и биомассе бентоса на однородных по условиям, но используемых различными по плотности нагульными скоплениями леща участках водоемов, мы пришли к заключению, что донные кормовые ресурсы водохранилищ, несмотря на их относительную бедность, бентосоядными рыбами недоиспользуются.

Донные рыбы длительный период до наступления половой зрелости и несколько лет после созревания сохраняют в водохранилищах высокую упитанность и жирность, не меняются установившиеся в начале периода депрессии их плодовитость, время созревания и другие биологические свойства. Все это показывает, что существующий в изучаемых водоемах уровень развития донной кормовой фауны обеспечивает рыбам нормальное существование. Однако этот уровень оказывается недостаточным для того, чтобы вызвать ускорение темпа линейного роста рыб при уменьшении их стада.

Стало очевидным, что нельзя объяснять низкую обеспеченность пищей и плохой рост леща в водохранилищах чрезмерно высокой численностью его стада и искать выход в разрежении популяций.

Эта мера, стихийно проведенная на Горьковском водохранилище, привела, как установил Н. А. Гордеев, только к отрицательным результатам и никак не способствовала улучшению роста и ускорению созревания оставшихся рыб.

Составляя численность ежегодного потомства рыб с величиной промыслового запаса и показателями интенсивности промысла, а также наблюдая изменения возрастной структуры нерестовых популяций и продолжительности жизни составляющих их особей, А. А. Остроумов пришел к заключению, что причины резких колебаний численности рыб в водохранилищах нужно искать не в условиях существования старших возрастных групп, естественная смертность которых ничтожна и убывание особей определяется практически только воздействием промысла, а в ус-

ловных размножения и особенно в условиях существования ранних стадий постэмбрионального развития.

Комплексное изучение этих условий параллельно с изысканием оптимальных способов промыслового воздействия на ихтиофауну явилось вторым этапом работ по проблеме рыбохозяйственного освоения водохранилищ.

Условия воспроизводства рыб, населивших водохранилища, оказалось удобным рассматривать по экологическим группам, так как при сходном способе размножения рыбы одной группы подвергаются воздействию одних и тех же факторов.

Было установлено, что при весеннем подъеме воды до НПУ нерестовый ареал фитофильных рыб в Рыбинском водохранилище велик и никогда полностью не занят нерестилищами. Каждое стадо производителей имеет свои нерестовые участки, на которые приходит ежегодно. Это наглядно подтверждают результаты мечения. Интересно, что повторяются не только одни и те же нерестовые участки, а из года в год икра откладывается строго на одни и те же кочки осоки, в то время как соседние могут оставаться свободными. Такая строгая привязанность к местам нереста наблюдалась у многих видов рыб. При оценке нерестовых площадей была замечена следующая закономерность: икра откладывается на отдельные кочки осоки и в некоторых случаях, при подходе большого количества производителей, на мелкую злаковую растительность, покрывающую дно между кочками. При сплошном зарастании мелководья осочником нерест фитофильных рыб обычно происходит по его краю и никогда икра не встречается в середине густых зарослей. В нерестовом ареале имеются значительные площади, отвечающие по внешним признакам всем требованиям нерестилищ, но никогда рыбами не используемые. Плотность икры на нерестилищах также очень различна. Это связано с растянутостью нереста и неравномерным подходом производителей и с выеданием части отложенной икры хищниками. Подсчеты, проведенные на Рыбинском водохранилище, показали, что в конце периода инкубации на 1 м² осочника находится от 5.8 до 15.5 тыс. икринок леща, в среднем 11.7 тыс. Синец и язь откладывают икру на тех же нерестилищах, что и лещ, но на несколько дней раньше. Плотность их икры на субстрате значительно ниже, что связано с меньшей численностью производителей. На этих же мелководьях на осочниках и между ними рассеивает икру щука.

Конечный результат развития икры зависит от трех причин: качества отложенной икры, воздействия абиотических факторов и выедания хищниками.

Качество икры, как показали исследования В. М. Володина, зависит от состояния производителей в годы, предшествующие нересту. Так, у самок с замедленным темпом роста или слабо упитанных икра оказывается менее стойкой к различным неблагоприятным воздействиям среды (температуре, pH, содержанию O₂, CO₂). При резких колебаниях условий много икры гибнет, а выклюнувшиеся эмбрионы оказываются уродливыми. Различную стойкость имеет икра, развивающаяся в разных отделах яичника. Икришки хвостового отдела крупнее, лучше снабжены питательным веществом, и личинки из них развиваются более жизнеспособными, чем из икринок головного отдела яичника. Влияет на качество потомства и состояние самок.

Условия нагула производителей сказываются на плодовитости самок. Так, например, переход старших возрастных групп плотвы в Рыбинском водохранилище на питание дрейссеной привел к значительному ускорению ее темпа роста, повышению упитанности и плодовитости.

В связи с различной исходной стойкостью половых продуктов рыб на участках нерестилищ с различными условиями развитие икры проходит неодинаково. Во многих случаях наблюдается значительная ее гибель. Окончательно причины гибели выявить пока не удалось. Проведенные наблюдения за стандартным комплексом факторов (температура, рН, влажность, содержание CO_2 , O_2 и ряда других химических элементов) показали, что несмотря на значительные их колебания на разных участках нерестилищ за время развития икры, крайние их значения не достигают детальных пределов для икры размножающихся здесь видов рыб. При сравнении участков, где икра развивается нормально, с теми, где она гибнет, обращает на себя внимание разница в плотности растительного покрова и характере грунта. Чем реже расположены кочки осоки, тем благополучнее проходит на них развитие икры, в загущенных зарослях процент гибели икры всегда выше. Так, на одном и том же нерестилище в двух точках, расположенных на расстоянии 20 м, гибель икры на открытом месте составила 8,3, а в густых зарослях 98,5%. Наименьший отход во время развития икры наблюдается на участках с песчаным или слабозаиленным грунтом. На нерестилищах с заболоченным дном и большим количеством разлагающейся растительности всегда гибнет значительная часть икры. В этих местах в грунте содержится большое количество закисного железа и выделяется метан, которые могут вызывать гибель икры наряду с другими веществами, выделяющимися при гниении органических остатков в верхнем слое грунта.

Очень ощутимый ущерб воспроизводству фитофильных рыб наносят хищники. Из рыб, откармливающихся на мелководьях, икра была обнаружена только в желудках окуней, в основном она выедается беспозвоночными: икринки высасываются, остается одна прикрепленная к траве оболочка. На разных участках нерестилища интенсивность выедания различна, она зависит от численности хищных беспозвоночных. На одном и том же участке выедание икры зависит от густоты растительности: на отдельно расположенных кочках икра истребляется слабее, чем в густых зарослях, внутри кочки выедание сильнее, чем по ее краю. Воздействие этого фактора настолько велико, что на отдельных участках нерестилищ в первые два-три дня икра съедается почти полностью. Во второй период развития икры, когда сформирован эмбрион, беспозвоночные икру уже не трогают. Возможно, этому способствует загущение оболочки в результате осадения на ней частичек ила. В результате многолетних наблюдений нами было установлено, что наибольшая зависимость условий размножения и зимовки рыб от уровня имеет место в водохранилищах с неустойчивым режимом. Так, в Рыбинском водохранилище все варианты изменения уровня удалось разделить на четыре типа, по-разному влияющие на численность поколений фитофильных рыб.

Для первого типа лет характерен высокий уровень во время размножения весенне-нерестующих рыб, напного (1,5—2,5 м) превышающий уровень предыдущего года. Вода в такие годы заливала большие площади летовавших земель, что обеспечивало фитофильных рыб нерестовым субстратом, повышало кормность водосема и в результате приводило к высокому урожаю молоди.

Ко второму типу мы относим годы с небольшим превышением уровня данного года над предшествующим. Зона залитой растительности уже, чем в первом случае, но еще вполне достаточна для обеспечения производителей нерестилищами. Однако условия развития икры в такие годы менее благоприятны, ниже численность кормового планктона и поэтому урожайность молоди бывает обычно средней, а не высокой.

Третий тип характеризуется очень низким уровнем. В зоне затопления растительности нет. В качестве субстрата для икры фитофилы используют размытые погруженные и плавучие торфяники и затопленный хворост. Площади таких нерестилищ малы и не обеспечивают все стадо производителей. В эти годы многие самки остаются с невыметанной икрой. У густеры, сига и щуки их оказывается более 30%, у леща — 18%. На небольших участках скапливается много производителей. Выживание икры в такие годы хорошее. Благодаря отсутствию гниющей органики гибель икры незначительна, а численность появившихся икру беспозвоночных ниже из-за отсутствия зарослей. Такие годы у рыб-фитофилов чаще всего дают средние по численности поколения, несмотря на сравнительно малое количество отложенной в водоем икры.

Наиболее неблагоприятен четвертый тип уровня режима, когда вода заливают только мягкую припогодную растительность, не доходя до зоны осок. Перестового субстрата мало, а гниющие органические остатки ухудшают режим на нерестилищах, снижая выживание икры. Поколения в эти годы всегда малочисленные. Из фитофильных видов только плотва легко приспосабливается к любым условиям размножения, и на численности ее поколений не отражается колебание уровня водохранилища.

Другие верхневолжские водохранилища обладают постоянным уровнем режимом в летний период и условия размножения рыб в них зависят от развития и степени зарастания прибрежной мелководной зоны. В Угличском и Иваньковском водохранилищах весеннеперестовые рыбы всегда обеспечены перестовым субстратом, и как показали экспедиционные обследования, урожайность молоди здесь ежегодно высокая. Снижение численности стад ценных видов рыб в этих водоемах происходит в результате часто повторяющихся зимних заморов и, как показал А. А. Остроумов, под воздействием перационального промысла. В Горьковском водохранилище, несмотря на постоянный летний уровень, зарастание прибрежной зоны идет медленно, так как в этом водоеме слабо развита и подвержена сильному воздействию волнения прибрежная мелководная зона. Поэтому урожайность молоди фитофильных рыб ежегодно низка и стадо промысловых рыб в целом поопляется медленно.

И. В. Шароновым и В. М. Чиковой для Куйбышевского водохранилища установлена та же зависимость условий размножения фитофильных рыб от уровня режима, что и нами для Рыбинского. Высокая численность молоди рыб здесь наблюдается только в те годы, когда в период нереста уровень соответствует НПГ или несколько превышает его. Ввиду большой протяженности водохранилища влияние этого фактора в разных участках водоема различно. В верхних плёсах сохранились довольно высокие речные паводки, которые обеспечивают фитофильным рыбам ежегодный нерест. Здесь сохраняют высокую численность ценные промысловые виды рыб — лещ, стерлядь, судак, сиг и др. В приплотинном участке влияние уровня режима водохранилища на условия воспроизводства рыб очень велико. Недостаток растительного субстрата в маловодные годы приводит к неполноценному нересту и дегенерации половых продуктов у большого числа производителей. Большую гибель икры от высыхания вызывают ежегодные сбросы воды весной в период нереста, производимые для обводнения Волго-Ахтубинской поймы. В этом районе резко падает удельный вес ценных видов и возрастает численность окуня, плотвы, уклен и ерша.

По характеру нереста близок к фитофилам судак, но в исследованных водохранилищах в период размножения он не выходит на заросшие при-

количество отложенной в водоеме икры, хорошее выживание ее и обеспеченность пищей личинок способствуют появлению средних по численности поколений. Наиболее низкая биомасса зоопланктона бывает при чередовании близких по высоте уровня лет, хотя и многоводных. Обеспеченность пищей личинок леща в такие годы составляет 15—20 и даже 10%. А в случае холодной погоды отрицательное влияние этого фактора еще усиливается, так как при пониженной температуре снижается активность питания. В эти же годы наблюдается повышенная гибель икры под воздействием абиотических факторов. Поэтому, несмотря на обеспеченность производителей нерестовым субстратом, эффективность размножения в такие годы обычно бывает низкой или реже средней. Те же выводы могут быть сделаны и в отношении молоди других видов рыб, нагуливающейся в прибрежье. Различия будут только в видовом составе пищевых организмов. От обеспеченности пищей зависит рост и развитие личинок. При низкой концентрации кормовых организмов прохождение каждого этапа затягивается, что приводит к усилению воздействия других неблагоприятных факторов, например, к выеданию хищниками. Состав пищи молоди щуки, по наблюдениям М. Н. Ивановой, довольно разнообразен: личинки стрекоз, поденок, ракообразных и т. п., но в основном сеголетки других рыб. Основную массу ее рыбной пищи (91,4%) составляют окунь, плотва, ерш, язь, укляя и щиповка, а к осени встречаются в желудках лещ и судак (8,6%). Сеголетков фитофильных рыб выедают, кроме молоди щуки, старшие возрастные группы этого вида, а также окунь и сеголетки судака.

Как уже отмечалось, молодь судака и окуня распадается на две группы: одна сразу уходит в открытую часть водохранилища, а другая до осени держится в прибрежье, соответственно с этим они попадают в разные условия питания и по-разному испытывают воздействие хищников. На ранних этапах обе группы, как установила Г. П. Романова, питаются планктоном, причем наиболее крупными его формами. Но затем молодь судака, обитающая в прибрежье, имеет больше возможности перейти на потребление сеголетков других видов. Ее рацион составляют главным образом плотва и ерш, каннибализм развит слабо и в отдельные месяцы совсем отсутствует. Воздействие на нее других хищников также невелико. Судачки в открытой части водоема вынуждены питаться планктоном до самой осени, так как молодь других видов здесь в основной массе крупнее личинок судака. И только некоторая часть быстро росших сеголетков способна перейти на рыбное питание, причем в первую очередь она начинает потреблять своих собратьев, отставших в росте, а затем сеголетков окуня и снетка. Поэтому в открытых плёсах водоема у судака очень сильно развит каннибализм, особенно в годы, неурожайные для снетка. Это может быть основной причиной того, что численность молоди судака к осени ежегодно сильно снижается и воспроизводство его стад во всех водохранилищах идет сравнительно медленно, несмотря на постоянно благоприятные условия нереста.

На выживание молоди прибрежных участков большое влияние оказывают условия ее осенней миграции к местам зимовки. Решающую роль здесь играет характер сработки уровня в осенне-зимний период. Если водоем замерзает при высоком уровне, выход молоди с заросших мелководий сильно затруднен и часть ее остается и погибает при дальнейшем спаде воды в отштурованных водоемах. Весной после таяния льда в отдельные годы в Рыбинском водохранилище приходилось обнаруживать до 4 погибших рыб на 1 м² обсохшего мелководья. В основном это была щука, окунь, плотва, судак, ерш. В Куйбышевском водохранилище, по

наблюдениям И. В. Шаронова, при сильной зимней сработке гибель молоди принимает катастрофические размеры. Так, зимой 1959—1960 г. в Черемшанском и Сусканском заливах погибло свыше 200 тыс. особей разных видов. В первую очередь гибнет малоактивная молодь сазана, судака, сища, леща, что сильно сказывается на запасах этих рыб. При ранней и сравнительно быстрой сработке уровня молодь успевает уходить на более глубокие участки. Высокая выживаемость молоди наблюдается в годы, когда вместо осенней сработки наблюдается подъем уровня. Так, в маловодный 1952 г. после сильных дождей уровень Рыбинского водохранилища сильно поднялся и оставался таким в течение значительной части зимы. В этот год, несмотря на плохой нерест, даже щука дала хорошее по численности поколение.

Обобщение полученных данных позволило прийти к заключению, что неблагоприятное воздействие на икру, личинок, молодь и взрослых рыб многих факторов среды можно значительно ослабить путем направленного регулирования режима наполнения и сработки уровня.

В частности, на Рыбинском водохранилище, как показали наши расчеты, это регулирование должно осуществляться следующим образом. Весной, в период паводка, желательна наполнение водоема до НПГ или с превышением его. Это позволит затопить заросшую макрофитами прибрежную полосу, которая в изобилии обеспечит рыб нерестовым субстратом, а их личинок и молодь пищей. В конце июня—начале июля необходимо осуществлять быструю (в течение 7—10 дней) сработку уровня на 1 м, с тем чтобы осушить нерестилища и обеспечить их зарастание наземной растительностью. Ориентируясь на токи воды, возникающие при быстрой сработке, молодь перейдет на следующий ярус прибрежной зоны, занятый мягкой водной растительностью, где она также найдет достаточно благоприятные условия питания.

Поздней осенью (октябрь) перед ледоставом, когда нагул молоди и взрослых рыб уже закончится, необходима повторная быстрая сработка уровня на 1 м, с тем чтобы осушить полосу мелководий, занятых мягкой водной растительностью и являющихся источником обескислороженных вод в зимнее время. Молодь и взрослые рыбы, нагуливавшиеся в этой зоне, с током воды перейдут для зимовки на более глубокие участки и избегнут гибели в отшнурованных водоемах. Падение уровня в зимнее время, неизбежное для гидроэнергетических водохранилищ, не должно в Рыбинском водохранилище быть более чем на 4 м ниже НПГ, ибо в противном случае резко ухудшаются условия зимовки рыбы и в водоеме возникают обширные заморные зоны.

Учитывая специфику водного баланса водохранилища, трудно ожидать ежегодного осуществления подобной регулировки. В ряд лет, не обеспеченных стоком, весеннее наполнение до НПГ окажется невозможным. В этом случае, а также условия могут повторяться через год или несколько лет, целесообразно оставлять осушенной всю прибрежную при НПГ зону. В такие годы, несмотря на необеспеченность фитофильных рыб нерестилищами, резко возрастает выживание потомства и поколение в целом, как уже говорилось выше, оказывается средним по численности.

Регулирование уровня предложенным способом позволит без каких-либо еще дополнительных мероприятий и ассигнований увеличить ежегодные уловы рыбы более чем на 30% и обеспечить стабильную рыбопродуктивность водохранилища в пределах 15—17 кг/га.

Для улучшения условий обитания рыб в Иваньковском водохранилище необходимо регулировать осенне-зимнюю сработку уровня. Основным бичом рыбных запасов этого водохранилища являются ежегодные зим-

ние заморы, возникающие при большой подледной сработке уровня в результате стока в русловую часть водохранилища обескислороженных вод поймы. Для улучшения зимнего режима целесообразно до ледостава осушать заболоченные мелководья, а основную сработку воды производить не раньше конца марта—начала апреля, т. е. непосредственно перед весенним паводком.

В Горьковском водохранилище также имеет смысл перед ледоставом осушать часть прибрежной зоны, чтобы предохранить растительность от уничтожения осевшим льдом.

Как в Ивановском, так и в Угличском водохранилищах следует избегать кратковременных колебаний уровня весной во время нереста рыб, которые в настоящее время имеют место.

Для Куйбышевского водохранилища И. В. Шароновым предложен следующий график уровня: желательна наполнять водоем весной с превышенем ННГ, понижать уровень воды летом, чтобы прибрежная зона могла зарости луговой растительностью, не допускать резких колебаний уровня весной во время нереста рыб и не снижать уровень зимой ниже отметки 48.5.

В настоящее время согласование интересов гидроэнергетики и рыбного хозяйства в отношении уровня режима водохранилищ еще не проведено. Численность популяции основных видов рыб продолжает испытывать резкие колебания, что заметно отражается на промысловых запасах и уловах рыбы. Фактическая рыбопродуктивность водохранилищ остается ниже возможной.

Важным звеном в комплексе исследований, проведенных на волжских водохранилищах, явились работы по изучению паразитофауны рыб.

Систематические наблюдения в течение нескольких лет позволили сотруднику лаборатории зоологии и паразитологии Института Н. А. Изюмовой изучить сезонную динамику паразитофауны основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Помимо установления видового состава паразитов, их локализации и сезонных изменений численности, были сделаны некоторые наблюдения, имеющие более общий интерес. Так было отмечено, что рыбы видов, поражаемых большим количеством паразитов, например лещ, имеют также более низкую упитанность и замедленный против нормы темп роста, чем виды мало поражаемые, какова чехонь. Довольно сходным оказался состав паразитов у плотвы и ерша, рыб, далеких по систематическому положению, но живущих в сходной экологической обстановке.

Была выявлена локальность распределения паразитов в водохранилище, привязанность отдельных их видов к определенным участкам водоема. Это явление в ряде случаев могло быть использовано при изучении миграций рыб. Некоторые виды паразитов, имеющие ограниченное распространение по водоему, служили как бы живыми метками и указывали на предшествующее пребывание выловленной в данном участке рыбы в другом районе водохранилища.

Выяснилось, что за период с 1948 по 1957 г. в паразитофауне Рыбинского водохранилища произошли существенные изменения. Общее количество видов паразитов возросло. Но некоторые виды, встречавшиеся в первые годы заполнения водохранилища, в более поздний период не отмечались. Пополнение видового состава паразитов происходило преимущественно за счет групп, имеющих сложные циклы развития, со сменой хозяев, т. е. связанных с представителями фауны водных беспозвоночных. Формирование фауны таких паразитов обычно происходит длительный период времени.

Н. А. Изюмова и А. А. Шигин в 1955 г. произвели обследование паразитофауны рыб Волги в районах сооружения Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Ими было зарегистрировано 90 видов паразитов, сделаны прогнозы развития паразитофауны в будущих водохранилищах и даны некоторые рекомендации профилактических мероприятий по снижению зараженности рыб в этих водоемах.

В последующие годы паразитофауна Горьковского и Куйбышевского водохранилищ изучалась Н. И. Изюмовой, А. Ф. Барышевой и В. А. Владимировым. Эти работы в сопоставлении с наблюдениями, производившимися на Рыбинском водохранилище, дали возможность наметить некоторые закономерности формирования паразитофауны водохранилищ. Было установлено, что в первые годы после их заполнения происходит заметное обеднение фауны паразитов рыб, как количественное, так и по числу составляющих ее видов. При этом выпадают преимущественно формы, цикл развития которых проходит со сменой хозяев. Через 5—7 лет количество этих паразитов начинает увеличиваться, но состав их изменяется против того, какой существовал до зарегулирования стока реки: меняется относительная численность видов, некоторые формы так и не появляются вновь, но, с другой стороны, прибавляются новые. Формы с прямым циклом падают в водохранилищах более благоприятные условия и количество их возрастает уже в первый год после заполнения водоема. В целом паразитофауна водохранилищ постепенно утрачивает речной характер и приобретает черты озерного.

Для понимания реакций вида на те или иные изменения окружающей среды весьма важно изучение ареалов его популяций и их сезонных и многолетних изменений.

Выяснение этого вопроса на рыбах волжских водохранилищ стало возможным после накопления фактического материала, характеризующего распределение скоплений основных видов рыб во времени и пространстве. Анализ собранного материала показал, что во всех исследованных водохранилищах скопления рыбы ежегодно строго привязаны к определенным участкам водоема. Сравнение биологических признаков особей, составляющих отдельные группировки, позволило обнаружить, что в ряде случаев они заметно различаются между собой по темпу роста, упитанности, жирности и соотношению возрастных групп.

Массовое мечение, проводившееся нами на протяжении ряда лет на Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском водохранилищах, а также при экспедициях на оз. Белое и Камское водохранилище, дало возможность установить, что во всех этих водоемах популяции большинства видов рыб существуют в форме мелких локальных стад, представляющих собой одновидовые, разновозрастные, самовоспроизводящиеся группы рыб, связанные общностью происхождения в одном нерестовом районе и имеющие определенные места нагула и зимовки. Мечение показало также, что морфобиологические отличия не обязательно характеризуют локальные стада. Большею частью эти отличия отсутствуют, поскольку условия обитания у соседних стад сходны.

Дифференцированное по локальным стадам изучение популяции леща позволило нам на Рыбинском и Горьковском, а затем И. В. Шаронову на Куйбышевском водохранилище проследить систему взаимоотношений внутри популяции и ее связи со средой и оценить воздействие на нее различного по интенсивности промысла. При этом был выявлен ряд интересных биологических закономерностей, в частности, что отдельные производители леща ежегодно используют строго определенные участки нерестилищ. В составе каждого локального стада имеются проходные

и туводные группы, резко отличающиеся по миграционной деятельности. Соотношение этих групп по численности 1 : 4 или 1 : 5. Все потомство стада с момента рождения и почти до периода начала созревания обитает в составе туводной группы в районе нерестилищ. Будучи пересажены в другой район водоема особи стада довольно быстро возвращаются в свой участок. Ослепление или удаление у них органов обоняния в наших опытах число возвращающихся рыб существенно не уменьшало.

Молодые незрелые особи «знают» свой ареал хуже. Сокращается возврат при пересадке рыб на расстояния, превышающее 5—6-кратную протяженность их ареала. Стремление вернуться в свой ареал полностью исчезает или резко ослабляется, если новый район по гидрографическим признакам, условиям и взаиморасположению мест переката, пагула и зимовки сходен с домашним.

Естественная миграционная деятельность особей стада в пределах ареала выражается у проходной группы в кратковременном подходе на перекат и быстром скате на периферию ареала к местам пагула и зимовки. Туводная группа совершает периодические подходы в прибрежную зону и отточевки в глубь водоема на богатые кормом старые русла рек.

Наблюдения В. М. Володина в нижнем бьефе Рыбинской ГЭС и работы И. В. Шаронова в районе плотины Волжской ГЭС им. В. И. Ленина показали, что часть молоди и взрослой рыбы из локальных стад, обитающих в приплотинном участке верхнего бьефа водохранилища, постоянно сбрасывается через турбины гидростанции и водосливы в нижний бьеф. Крупные особи при этом сильно травмируются и, видимо, в массе погибают, а молодь сохраняется и заселяет нижележащие участки реки. Изучение местных группировок рыб, их распределения в водоеме и миграционной деятельности позволило нам более детально оценить воздействие на темп воспроизводства популяций промыслового лова и наметить пути рационального использования рыбных запасов водохранилища.

Во всех исследованных водоемах основными в промысле оказываются лещ, судак и щука. В ряде водохранилищ значительна роль налима, плотвы, сища, чехони, окуни и некоторых других рыб. Степень использования запасов отдельных видов рыб различна. Очень интенсивно благодаря хорошо развитому крупноячейному сетному лову используются популяции леща и судака. Запасы этих рыб почти ежегодно находятся в напряженном состоянии и при выпадении урожаями поколения, если за ним следует несколько неурожайных, как показали наши наблюдения на Рыбинском и Горьковском водохранилищах и исследования И. В. Шаронова в отношении леща на Куйбышевском водохранилище, резко снижаются.

Анализ промыслового воздействия на леща Рыбинского водохранилища показывает, что интенсификация облова ряда его локальных стад уже перестала приводить к увеличению вылова. Резко изменился возрастной состав уловов. Возросла в этих районах численность ерша. В 1953 г. наиболее многочисленными в уловах были особи 7+—8+ и 10+—11+ лет, а в 1963 г. преобладали рыбы в возрасте 4+—8+ лет. Если же сравнить состав промысловых сетных уловов в районах наиболее интенсивного лова, например по Брейтовскому рыбзаводу, то получается еще большая разница. В 1954 г. уловы состояли из особей в возрасте 8+—13+, прилов молоди составлял 18.6%, а в 1964 г. в этом районе промысел базировался на рыбах 4—8 лет с приловом молоди 61.8%. При этом нужно учесть, что половой зрелости лещ в Рыбинском водохранилище достигает в возрасте 6—12 лет, а в основной массе созревает 8—9-летним.

Такая же картина наблюдается и с численностью судака. Если в уловах 1953—1954 гг., как установил В. В. Барсуков, преобладало поколение 1946 г., т. е. особи в возрасте 7+, то в 1960 г. основу промысловых сетных уловов составляют рыбы 2+—4+. Наибольший возраст в обоих случаях 11+—12+. Созревает судак в Рыбинском водохранилище в возрасте от 4 до 8 лет, а в массе — на 5—7-м году. Стада этого вида в Волякском и Моложском плёсах, наиболее освоённых промыслом, резко омоложены.

Численность популяции щуки, бывшая очень высокой в первые годы после заливки водохранилища, сейчас резко снизилась и стабилизировалась на низком уровне. Основной причиной угнетения популяции щуки является гибель значительной части ее ежегодного потомства в отпущенных обмывающих водоемах прибрежной зоны, весьма существенно дополняемая, однако, как показал И. Е. Пермитин, чрезмерным выловом и особенно хищническим истреблением в период перероста.

До последних лет шло нарастание запасов палима, ежегодно увеличивался его вылов. Начиная с 1963 г., по данным В. И. Остроумовой, достигнуто соответствие между величиной пополнения и размером промыслового изъятия. В уловах преобладают впервые созревающие и средневозрастные особи, роль старших возрастных групп снизилась.

Увеличение численности синца в водохранилище, наблюдающееся в последние годы, сказалось на возрастном составе его стада в сторону увеличения удельного веса старших поколений. В опытных траловых уловах 1953 г. преобладали особи в возрасте 2+ и 4+, максимальный возраст рыб был 7+, а в 1963 г. основную массу составляли рыбы в возрасте 4+, 6+, 8+ и встречались особи до 13 лет.

Синец, обладая повышенной требовательностью к условиям размножения, как показала Л. К. Ильина, в годы с удовлетворительным сочетанием этих условий дает высокоурожайные поколения. Величина промыслового запаса после созревания такого поколения увеличивается в несколько раз. Крупноячейным сетным ловом изымается однако лишь небольшая часть старых особей, близких к предельному возрасту жизни и уже вступивших в заключительный этап жизненного цикла, для которого, по заключению Л. И. Васильева и Ю. Г. Юровицкого, характерна высокая естественная смертность и непродуктивное в хозяйственном отношении использование кормовой базы.

Увеличилась численность плотвы. За последние 8—9 лет в ее популяции довольно четко наметились две экологические формы — прибрежная растительноядная и «морская», потребляющая дрейсселу. Последняя обладает хорошим темпом роста, имеет в возрасте 8—10 лет вес 600—1000 г и представляет значительную товарную ценность. Промыслом она изымается пока только как прилов в крупноячейных лещевых и судачьих сетях.

Значительны, хотя и подвержены резким колебаниям в отдельные годы, запасы снетка. Промысловый лов его развит недостаточно и ограничен территориально.

Слабо развит промысел чехони. Между тем его расширение возможно без существенного ущерба популяциям других ценных видов, так как чехонь обитает преимущественно в поверхностных слоях воды и доступна облову мелкоячейными плавными сетями. Чехонь в водохранилище обладает хорошим ростом, достигая, по нашим наблюдениям, в возрасте 10—12 лет веса 600—1000 г.

Промысловая нагрузка на отдельные локальные стада рыб распределена еще неравномерно. Перелов в одних районах и недолов в других —

Такая же картина наблюдается и с численностью судака. Если в уловах 1953—1954 гг., как установил В. В. Барсуков, преобладало поколение 1946 г., т. е. особи в возрасте 7+, то в 1960 г. основу промысловых сетных уловов составляют рыбы 2+—4+. Наибольший возраст в обоих случаях 11+—12+. Созревает судак в Рыбинском водохранилище в возрасте от 4 до 8 лет, а в массе — на 5—7-м году. Стада этого вида в Волжском и Моложском плёсах, наиболее освоенных промыслом, резко омоложены.

Численность популяции щуки, бывшая очень высокой в первые годы после заливки водохранилища, сейчас резко снизилась и стабилизировалась на низком уровне. Основной причиной угнетения популяции щуки является гибель значительной части ее ежегодного потомства в отшпурованных обсыхающих водоемах прибрежной зоны, весьма существенно дополняемая, однако, как показал И. Е. Пермитин, чрезмерным выловом и особенно хищническим истреблением в период перероста.

До последних лет шло нарастание запасов налима, ежегодно увеличивался его вылов. Начиная с 1963 г., по данным В. И. Остроумовой, достигнуто соответствие между величиной пополнения и размером промыслового изъятия. В уловах преобладают впервые созревающие и средневозрастные особи, роль старших возрастных групп снизилась.

Увеличение численности сига в водохранилище, наблюдающееся в последние годы, сказалось на возрастном составе его стада в сторону увеличения удельного веса старших поколений. В опытных траловых уловах 1953 г. преобладали особи в возрасте 2+ и 4+, максимальный возраст рыб был 7+, а в 1963 г. основную массу составляли рыбы в возрасте 4+, 6+, 8+ и встречались особи до 13 лет.

Синец, обладая повышенной требовательностью к условиям размножения, как показала Л. К. Ильина, в годы с удовлетворительным сочетанием этих условий дает высокоурожайные поколения. Величина промыслового запаса после созревания такого поколения увеличивается в несколько раз. Крупноячейным сетным ловом изымается однако лишь небольшая часть старых особей, близких к предельному возрасту жизни и уже вступивших в заключительный этап жизненного цикла, для которого, по заключению Л. И. Васильева и Ю. Г. Юровицкого, характерна высокая естественная смертность и непродуктивное в хозяйственном отношении использование кормовой базы.

Увеличилась численность плотвы. За последние 8—9 лет в ее популяции довольно четко наметились две экологические формы — прибрежная растительнопоядная и «морская», потребляющая дрейсселу. Последняя обладает хорошим темпом роста, имеет в возрасте 8—10 лет вес 600—1000 г и представляет значительную товарную ценность. Промыслом она изымается пока только как прилов в крупноячейных лещевых и судачьих сетях.

Значительны, хотя и подвержены резким колебаниям в отдельные годы, запасы снетка. Промысловый лов его развит недостаточно и ограничен территориально.

Слабо развит промысел чехони. Между тем его расширение возможно без существенного ущерба популяциям других ценных видов, так как чехонь обитает преимущественно в поверхностных слоях воды и доступна облову мелкоячейными плавными сетями. Чехонь в водохранилище обладает хорошим ростом, достигая, по нашим наблюдениям, в возрасте 10—12 лет веса 600—1000 г.

Промысловая нагрузка на отдельные локальные стада рыб распределена еще неравномерно. Перелов в одних районах и недолов в других —

явление характерное. Это усложняет работу рыбодобывающим организациям и в конечном счете влияет на условия воспроизводства рыбных запасов. Вопрос о более интенсивном использовании запасов ельца, плотвы, окуни и других рыб с более коротким жизненным циклом, чем у леща, весьма сложен. Особи этих видов достигают половой зрелости при размере тела, совпадающем с размером неполовозрелых леща и судака. Направленный отлов их неизбежно приводит к прилову молоди ценных видов.

Изучение распределения промысловых рыб в Рыбинском водохранилище показало, что практически во все сезоны года во многих районах водоема можно найти участки, где тот или иной вид, и в частности елец, плотва и чехонь, образовал значительные скопления и резко преобладает в улове над другими видами.

Знание специфики сезонного распределения рыб открывает перед промыслом известные перспективы в получении дополнительной рыбной продукции за счет вылова указанных видов при существующих правилах рыболовства и преобладании пассивного сетного лова над другими способами добычи, а также уменьшает возможность перелова ценных видов рыб.

Большой круг вопросов, разрабатываемых в последние годы, связан с изучением ответных реакций на изменения гидрофизических факторов среды. Эти работы имеют цель выявить возможности привлечения или отлуживания рыбы путем моделирования соответствующих условий, а также на основе изучения системы ориентации мигрирующих рыб и установления сигнального значения для них отдельных градиентов среды подойти к выделению высших факторов, влияющих на миграционные явления.

Значительные результаты в решении первой задачи достигнуты В. А. Шеняковым. Наблюдая поведение рыб в электрических полях переменного и постоянного тока, он на обширном экспериментальном материале установил физические параметры полей, вызывающих конкретные реакции рыбы и изучил математическую зависимость между этими параметрами и изменениями условий среды. Была подробно исследована видовая, возрастная и сезонная специфика реакций рыб на воздействие электрического тока с учетом особенностей физиологического состояния подопытных животных. В экспериментах благодаря применению современной радиоэлектронной и киносъемочной аппаратуры строго регулировалась температура воды, электропроводность и ряд других факторов, способных повлиять на поведение рыбы, и точно документировались изменения в двигательной активности и других показателях состояния объекта.

На основе полученных данных был разработан способ электротрального лова рыбы, основанный на создании перед устьем траля электрического поля переменного тока заданных параметров. Проведенная на Рыбинском и Цимлянском водохранилищах производственно-экспериментальная проверка полностью подтвердила расчетные данные и показала, что электротрала способны обеспечить уловы, по весу в 2—2.5 раза, а по числу особей в 1.5 раза превышающие уловы обычного траля. Уловы электротрала состоят из более крупных рыб и в них меньше прилов молоди охраняемых видов. В настоящее время предложенный В. А. Шеняковым способ лова внедряется в производство.

Разработана также схема управления поведением рыб в водоеме с помощью перемещающихся (бегущих) электрических полей униполярного тока, действующая в непрерывном и импульсном режимах, и проводится

подготовительные работы по созданию на новом принципе высокоселективного орудия лова.

Изучение поведения рыб во время миграций методом дистанционных наблюдений, позволяющим не только точно фиксировать местоположение рыбы, но и снимать характеристики окружающей ее водной массы, дало А. Г. Поддубному возможность представить некоторые элементы ближайшей ориентации рыб на течение, температуру воды, электропроводность и глубину водоема и косвенно подтвердить существование у этих животных способа ориентации на магнитное поле Земли. Наблюдения показали, что рыбы, выловленные в районе проведения опыта, после выпуска начинают движение по кругу, затем выбирают нужное направление и в дальнейшем придерживаются его, не отклоняясь значительно в сторону. Путь их сравнительно прост, движется рыба обычно к тому месту, где она была поймана. Рыбы, переведенные из другого района и помещенные в незнакомую обстановку, после выпуска часто меняют направление, проходят одни и те же отрезки пути, а затем начинают сплывать по течению или подниматься вверх. Если течение на участке выпуска пересаженной рыбы отсутствует, то она производит широкий поиск, следуя «галсами» и увеличивая расстояние между точками поворота. Весной, в период нереста, такой поиск в конце концов приводит ее в прибрежную зону и дальше она следует вдоль берега, стремясь возвратиться в свой район на места икрометания. Летом, в нагульный период, пересаженные рыбы также довольно успешно осуществляют возвращение в домашний ареал при наличии течения и с большим трудом ориентируются в стоячей воде.

Движение рыбы по магнитному меридиану происходит в определенных участках миграционного пути в водной массе с однородными гидрофизическими показателями и проявляется тем чаще, чем больше число факторов среды оказывается стабильными.

Было высказано предположение, что магнитное поле служит целям грубой ориентации рыбы, позволяющей сохранить ей генеральное направление движения.

Совместно с И. Е. Пермитным по материалам дистанционных наблюдений нами были проанализированы изменения в двигательной активности мигрирующих леща и судака.

Скорость движения мигрирующих рыб менялась в зависимости от сезона года, времени суток и степени изменчивости окружающей среды, а в нагульный период еще и в связи с суточной ритмичной питанием.

Совместно с Л. К. Ильиной и сотрудниками Физико-механического института АН УССР в текущем году проведены первые исследования связей между двигательной активностью и ритмичкой питания рыбы и изменениями ряда геофизических и атмосферных факторов.

Было обнаружено и доказано статистически, что начало периода резких возмущений природного электромагнитного поля совпадает с массовым перемещением рыбы из прибрежной зоны в глубь водоема, а приближение стабильного периода — с обратными миграциями.

ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ РЫБ

Исследования по физиологии рыб были начаты в 1956 г. Основное внимание было сосредоточено на изучении закономерностей физиологии пищеварения и пищевого поведения, а также физиологии и морфологии органов химического чувства рыб. Кроме того, изучался физиологический механизм влияния электрического тока, а последние три года — влияния ядов промышленных сточных вод на рыб.

При изучении закономерностей физиологии пищеварения и пищевого поведения рыб прежде всего нами совершенствовалась разработанная ранее методика образования хронических фистул на пищеварительном тракте. С этой целью было изучено строение, топография и иннервация пищеварительного тракта щуки, леща, налима и судака. Наиболее подробно была изучена иннервация пищеварительного тракта, так как эти сведения были необходимы не только для проведения операций, но и для изучения роли нервной системы в регуляции пищеварительных процессов у рыб.

Наиболее подробно изучена иннервация пищеварительного тракта налима. У него обнаружена особенно сложная картина иннервации. Прослежен ход основных нервных стволов. Получены данные о локализации и строении нервных сплетений, рецепторов, двигательных нервных окончаний и клеточных элементов. Большое количество нервных клеток, подобно тому как это установлено на сердце рыб, обнаружено в желудке. Здесь они встречаются не только в виде одиночных нейронов, но и в виде крупных ганглиев, что свидетельствует о более совершенном нервном регуляторном аппарате желудка рыб, чем это принято считать.

О. А. Гомазковым и Б. В. Краюхиным изучена роль блуждающего нерва в регуляции интенсивности пищеварения у налима. Этот нерв играет основную роль в регуляции работы пищеварительного тракта у теплокровных животных. Что же касается рыб, то у них более или менее ясна роль блуждающего нерва как двигательного. Но участие его в регуляции секреторной функции до сих пор оставалось неизвестным.

Установлено, что при односторонней перерезке основной кишечной ветви блуждающего нерва у налима происходят глубокие сдвиги в интенсивности пищеварения — продолжительность переваривания пищи увеличивается примерно вдвое; протеолитическая активность ферментов и всасывающая способность кишечника изменяются; изменяется реакция (рН) содержимого пищеварительного тракта. Особый интерес представляет установление факта обильной секреции пищеварительных соков после перерезки нерва (почти вдвое против нормы). Из этого факта явствует, что блуждающий нерв имеет отношение к регуляции сокоотделения.

гельный механизм, обеспечивающий переваривание корма при низких температурах, когда активность пищеварительных ферментов у большинства видов рыб значительно снижается. У налима активность пищеварительных ферментов зимой, когда он активно питается, не снижается, и, кроме того, значительно увеличивается секреция ферментов, что и обеспечивает интенсивное переваривание корма.

И. Доброволов установил, что пилорические придатки рыб играют существенную роль в переваривании пищи (в литературе по вопросу о роли придатков определенного мнения нет). Выяснилось, что у налима объем пилорических придатков довольно большой. Он примерно в два раза меньше объема кишечника. Во время эффективной фазы переваривания пищи пилорические придатки полны химуса. На основании данных о соотношении белковых фракций в различных отделах пищеварительного тракта в процессе пищеварения сделан вывод, что пилорические придатки являются образованиями, где происходит активный гидролиз белковых соединений.

В серии биохимических исследований А. В. Ананичевым изучены: 1) локализация пищеварительных ферментов в пищеварительных органах некоторых видов рыб, различающихся характером строения пищеварительного тракта и питания (налим, лещ, судак); 2) сезонная изменчивость активности пищеварительных ферментов, причем установлено, что максимум активности пепсина, трипсина и липазы в основном совпадает с периодом усиленного питания; 3) зависимость активности ферментов от реакции среды (рН); 4) кинетика и ингибирование ферментов микроэлементами.

С целью определения пищевой ценности для рыб основных видов беспозвоночных Рыбинского водохранилища А. В. Ананичевым произведен биохимический анализ 12 видов беспозвоночных. Некоторые из них (мотыль, дрейссена и некоторые олигохеты) по набору жирных кислот, аминокислот, микроэлементов и витаминов группы В представляют высокую пищевую ценность.

В связи с частым нахождением детрита в кишечнике леща Рыбинского водохранилища А. В. Ананичев и О. А. Гомазков изучали роль детрита в питании леща. Биохимические анализы показали, что содержание питательных веществ в детрите очень низко и не может покрыть энергетических затрат даже на его переваривание. Поедание лещом детрита можно объяснить высокой пищевой активностью его во время недостатка корма в водоеме. Лещ перестает при этом тщательно выбирать из детрита донных животных и заглатывает его целиком.

Произведенное Л. И. Смирновой на протяжении года изучение крови рыб Рыбинского водохранилища показало, что максимальное содержание гемоглобина и эритроцитов наблюдается зимой, а минимальное — летом, причем пределы колебаний у разных видов рыб различны. Белая кровь изменяется чаще. Динамика изменений количества лейкоцитов у многих видов рыб совпадает с динамикой питания.

Экспериментально установлено, что одним из важнейших факторов, влияющих на картину крови рыб, является голодание и питание. Максимальное количество лейкоцитов в периферической крови совпадает с периодом наиболее интенсивного питания. Пищевой лейкоцитоз особенно ярко выражен у карповых рыб. Он наступает у них при температуре 20—25° через 3—4 часа после питания. Количество лейкоцитов увеличивается при этом в 4—5 раз. Через 7—8 час. число их падает почти до нормы. Объясняются эти сдвиги тем, что лейкоциты принимают непосредственное участие в пищеварении.

На картину крови оказывают также влияние изменения газового режима в водосе, температура и зараженность рыб паразитами.

Результаты исследований Л. И. Смирновой объясняют механизм сезонных изменений крови и дают для рыбохозяйственной практики простой способ прижизненного определения физиологического состояния рыб. Они представляют также определенный интерес для физиологии пищеварения рыб.

Многолетние исследования по физиологии питания и пищеварения рыб обобщены в ряде работ и в монографии Б. В. Краюхина, в которой рассмотрены методы изучения физиологии пищеварения и подведены итоги применения методики хронических фистул. Эта методика позволила установить некоторые новые закономерности физиологии пищеварения рыб и она дает возможность вести исследование длительное время на нормально функционирующем пищеварительном аппарате в условиях свободного нахождения рыбы в аквариуме и, что очень важно, при самостоятельном питании. Впервые удалось получить из изолированного желудка чистый желудочный сок, выделяющийся в процессе пищеварения, и изучить некоторые его свойства. Большая часть монографии посвящена обобщению результатов экспериментального изучения интенсивности пищеварения в зависимости от различных факторов. Подробно рассмотрен вопрос о механизме регуляции питания и пищеварительных процессов и о роли нервной системы в этом механизме.

В связи с исследованиями по физиологии пищеварения и пищевому поведению изучалось химическое чувство некоторых пресноводных рыб. Известно, что развитие обонятельной способности у рыб находится в тесной зависимости от их биологических особенностей, вследствие чего в строении и функции органов обоняния наблюдается большое разнообразие. У преобладающего большинства видов рыб строение и функция этих органов еще не изучены. Поэтому мы исследовали строение обонятельного и вкусового анализаторов у основных промысловых рыб Рыбинского водохранилища — налима, леща и судака.

Установлено, что в строении органа обоняния этих видов при значительном сходстве в основных чертах имеются различия, заключающиеся в количестве складок, в высоте рецепторного эпителия, т. е. в его эффективной площади, а также в количестве и характере локализации рецепторов. Последнее характеризует степень развития периферической части обонятельного анализатора и, очевидно, определяет особенности его функции.

Каждый орган обоняния содержит от 30 (судак) до 50 (налим) складок. Наибольшая концентрация рецепторов у разных видов рыб наблюдается в различных участках складки. Высота эпителия колеблется на вершине складки от 24 (судак) до 48 мк (налим), а на боковой поверхности — от 60 (налим) до 134 мк (судак).

Рецепторные нейроны бывают трех видов: колбочко-, палочко- и нитевидные. Преобладающей формой являются палочковидные. Нейроны лежат у поверхности эпителия или на уровне ядер поддерживающих клеток или у основания последних. Самые крупные нейроны встречаются у налима, а самые мелкие — у леща.

Периферический протоплазматический отросток, или дендрит, нейрона заканчивается расширением, несущим от одного до шестнадцати волосков, длина которых нередко достигает 14—16 мк (налим).

Впервые экспериментальным путем — при перерезке тройничного нерва — доказано наличие в обонятельном эпителии налима рецептора. Этот рецептор представляет собой тонкое нервное волокно, перифериче-

ский конец которого вместе с волосками обонятельных нейронов и ресничками поддерживающих клеток локализуется на поверхности эпителия. Он часто проходит вблизи обонятельного нейрона, как бы сопровождая его. Очевидно, оба они находятся в тесной функциональной связи.

На горизонтальных срезах обонятельной луковицы прослежено ее строение и локализация волокон, идущих от рецепторных нейронов. Последние располагаются слоем по поверхности луковицы. Следующий слой содержит клубочки, межклубочковые нейроны и штральные клетки. За ним лежит так называемый волокнистый слой. Переднее обонятельное ядро находится примерно в середине луковицы. Нейриты рецепторных нейронов оканчиваются синапсами в луковице.

Помимо перечисленных общих черт, в строении обонятельного анализатора у разных видов рыб имеются и различия в количестве, форме и локализации периферических рецепторных нейронов, а также в общем числе нейронов и их строении в луковицах. Наблюдаются различия и в расположении самих луковиц. У налима и леща луковицы расположены на периферии. В этом случае обонятельный нерв (первичный нервный путь) короткий, а обонятельный тракт (вторичный нервный путь), идущий от луковицы к переднему мозгу, — длинный. У судака обонятельная луковица расположена у переднего мозга, и у него, наоборот, обонятельный нерв длинный, а обонятельный тракт короткий. Эти особенности строения имеют существенное функциональное значение.

В. С. Гомазкова при исследовании механизма обоняния обнаружила, что обонятельный эпителий всех обследованных рыб содержит щелочную фосфатазу. Ряд химических агентов — ванилин, тебетолит и хипин — угнетает активность щелочной фосфатазы обонятельного эпителия леща. Водные вытяжки из тендинедид и мышц рыбы, применявшиеся в качестве адекватных раздражителей, ингибируют фосфатазную реакцию обонятельного эпителия леща и щуки. Можно предполагать, что щелочная фосфатаза является одним из звеньев в сложном биохимическом механизме обоняния рыб.

Г. И. Флеровой начато электрофизиологическое изучение обонятельного анализатора. В качестве начального этапа исследования совместно с сотрудником Института биофизики АН СССР А. Л. Бызовым проведено электрофизиологическое изучение обонятельного эпителия лягушки. Выяснено, что при обонятельном раздражении колебания потенциала генерируются рецепторными клетками. Форма реакции эпителия на разные запахи различна. Оказалось возможным классифицировать применявшиеся запахи (около 20) по колебаниям потенциала.

Данные о строении органов вкуса — вкусовых почек, — их размере, количестве, иннервации и локализации позволяют составить представление о степени развития вкусовой рецепции и оценить роль этого анализатора в поведении рыб.

Проведенное Н. В. Бодровой изучение распределения вкусовых почек показало, что они имеются у налима, леща и судака в коже головы и туловища, в ротовой полости, на губах, в жабрах, в глотке, на спинном и грудных плавниках. Кроме того, они имеются на усах (налим), на хвостовом (лещ) и на брюшных плавниках (лещ, налим). Больше всего вкусовых почек имеется у леща, а меньше всего у судака.

При изучении строения обонятельного и вкусового анализаторов обнаружено в слизистых и эпидермальных покровах большое количество рецепторов в виде свободных клубковидных и кустиковидных нервных окончаний. Экспериментально установлена принадлежность этих рецепторов блуждающему и тройничному нервам. Наибольшее количество клубко-

видных рецепторов блуждающего нерва, обнаруженное у леща, находится в полном соответствии с развитой центральной частью этого анализатора и в первую очередь с наличием долей блуждающего нерва.

Кустиковидные рецепторы тройничного нерва также в наибольшем количестве встречаются у леща. Указанные чувствительные окончания блуждающего и тройничного нервов, очевидно, являются рецепторами общего химического чувства, наличие которого у рыб предполагают некоторые физиологи.

Данные о строении анализаторов химического чувства позволили установить коррелятивную зависимость между количественным развитием рецепторов на периферии и строением мозга.

В ряде работ нами изучались закономерности поведения рыб в электрических полях переменного тока и физиологические механизмы влияния тока у разных видов рыб. Прежде всего была определена чувствительность к току (по первичной реакции) ряда видов рыб Рыбинского водохранилища. Разница в чувствительности оказалась довольно значительной. Так, например, щука в 3—4 раза чувствительнее, чем лалим.

Выяснилось также, что напряженность электрического поля, вызывающая первичную реакцию, и напряженность поля, вызывающая стадию электронаркоза, находятся в обратной зависимости, и, следовательно, рыбы, наиболее чувствительные к току, требуют более значительного увеличения напряженности поля для перехода в стадию электронаркоза. Так, у щуки электронаркоз наступает при увеличении напряженности поля, вызывающей первичную реакцию в 7—8 раз, а у лалима — в 3 раза.

По литературным данным, различная чувствительность к току рыб разных видов объясняется либо различным удельным сопротивлением их тела, либо степенью интенсивности обмена, присущей данному виду.

Изучение этого вопроса позволило нам пополнить существующие представления о механизме восприятия тока и о причинах различий чувствительности к току рыб разных видов. Было установлено, что выключение рецепторов поверхности тела путем анестезии снижает чувствительность рыб к току, но у разных видов в разной степени, что, очевидно, зависит от количества рецепторов. Большую роль при этом играют рецепторы системы боковой линии, причем у разных видов рыб их роль в восприятии тока различна.

Установлено также, что чувствительность к току различна не только у разных видов рыб, имеющих разную интенсивность обмена, но и в пределах одного вида при изменении интенсивности обмена (например, при повышении температуры).

Эта закономерность подтвердилась при изучении нами влияния ионного состава воды на чувствительность рыб к току. При нахождении рыб (лещ, щука) в воде с повышенным содержанием ионов калия интенсивность обмена повышается (по кислороду на 35—40, а по азоту на 30—45%). Порог первичной реакции при этом снижается на 28—31%. При повышенном же содержании в воде ионов кальция интенсивность обмена снижается (по кислороду на 28—34, а по азоту на 30—36%). Порог первичной реакции в данном случае повышается на 25—30%. Эти опыты показали также, что ионный состав воды нельзя рассматривать, как это делают некоторые авторы, только как физический фактор, определяющий электропроводность воды. Изменение ионного состава воды влияет на физиологическое состояние рыбы, на интенсивность ее обмена.

Таким образом, при изменении интенсивности обмена независимо от причин чувствительность рыб к току изменяется.

Б. В. Краюхиным и Л. И. Смирновой изучалось влияние переменного тока на кровь рыб. Исследование было проведено в связи с появившимися в литературе данными о значительных изменениях в красной крови рыб (деформация и разрушение эритроцитов) под влиянием постоянного и переменного тока. Эти данные были получены на изолированной крови и поэтому следовало выяснить, происходят ли аналогичные изменения в организме рыбы.

Выяснилось, что при длительном воздействии на рыб переменным электрическим током небольших напряжений (при напряженностях поля от 0.05 до 0.1 в/см) содержание гемоглобина и эритроцитов в течение двух первых часов воздействия постепенно увеличивается, но до определенного предела, а затем — по мере увеличения напряжения тока и продолжительности воздействия — уменьшается ниже нормы, что связано со снижением резистентности и разрушением эритроцитов. Уже через 30 мин. наблюдается деформация эритроцитов, а затем — при продолжении воздействия — начинается их разрушение.

Отчетливость указанных изменений красной крови зависит от физиологического состояния рыбы, определяемого в первую очередь сезоном года. Эритроциты осенне-зимних рыб оказались более стойкими, чем зимне-весенних.

Что же касается белой крови, то сначала наблюдается увеличение количества лейкоцитов, а затем разница против контроля исчезает. Изменений формы лейкоцитов не обнаружено.

При кратковременном воздействии (от 0.5 до 2 сек.) и при более высоких напряженностях электрического поля (от 0.1 до 1.0 в/см), т. е. в условиях, имеющих место при траловом электролове, наблюдаются лишь очень незначительные сдвиги в показателях красной крови, причем деформации и разрушения эритроцитов не происходит.

Следовательно, вредное влияние электрического тока на красную кровь рыб наблюдается только при длительном воздействии тока.

Описанное исследование является первым, выясняющим влияние тока на кровь в организме рыбы.

В связи с тем, что пороговые значения напряженности электрического поля, вызывающие двойную реакцию, зависят от длины тела рыб, была проверена приложимость этой закономерности к беспозвоночным животным. Найдено, что при определенном напряжении тока, когда крупные дафнии теряют подвижность и опускаются на дно аквариума, мелкие продолжают свободно плавать в толще воды. Для лишения подвижности мелких дафний необходимо применить более высокое напряжение тока. Следовательно, установленная на рыбах закономерность распространяется и на беспозвоночных животных.

Результаты изучения реакций рыб на воздействие переменным электрическим током дали основание высказать следующие соображения о механизме влияния тока на рыб. При небольших напряженностях электрического поля происходит возбуждение нервной системы и в первую очередь возбуждение рецепторов поверхности тела, что и вызывает рефлекторные реакции рыб. При больших напряженностях или при длительном действии слабого тока к усиливающемуся рефлекторному влиянию с рецепторов присоединяется непосредственное воздействие тока на нервные центры, что приводит к угнетению их деятельности и наркозоподобному состоянию. Физико-химические факторы среды, удельное сопротивление тела рыб, физиологическое состояние и, очевидно, иные факторы влияют на чувствительность рыб к электрическому току, но решающее значение при этом имеет воздействие тока на нервную систему.

При изучении влияния ядов промышленных сточных вод на физиологические функции рыб в качестве модельного эксперимента исследовалась фенольная интоксикация, поскольку группа ядов фенольного ряда является наиболее распространенной во внутренних водоемах.

В. И. Лукьяненко и Б. А. Флеровым был исследован внешний симптомо-комплекс фенольной интоксикации, описана его общая картина и фазность течения. Выявлены две стадии развития патологической картины отравления фенолом (возбуждения и угнетения). Выявлена зависимость токсического эффекта от концентрации яда и времени его действия, причем установлено, что, хотя в общих чертах существует определенная прямая связь между концентрацией яда и его токсичностью, тем не менее не всегда уменьшение концентрации влечет за собой ослабление токсического действия.

Изучение динамики обратимости фенольной интоксикации, вызванной ядом различной концентрации, выяснило, что восстановление различных рефлексов идет в обратном порядке сравнительно с прямым развитием фенольной интоксикации: функции, нарушенные в первую очередь, восстанавливаются последними.

Изучение удельного веса и роли некоторых факторов водной среды (температуры, жесткости и величины рН) в определении устойчивости рыб к фенолу показало, что наибольшее значение имеет температура. Она резко изменяет пеход интоксикации при данной концентрации яда. Так, например, концентрация фенола, не смертельная при низкой температуре (7°C), может вызвать гибель рыб при повышении температуры.

Изучено значение сезона, возраста, размеров, экологических и видовых различий для устойчивости рыб к яду. Сезонный фактор оказывает на нее существенное влияние. Значение этого фактора до настоящего времени не учитывалось. Отмечена более высокая резистентность к фенолу на ранних этапах онтогенеза рыб в сравнении со взрослыми особями.

Установлено резкое различие устойчивости разных видов рыб (исследовано 12 видов) к фенолу. Из этого следует, что пороговые, а также безвредные концентрации токсического вещества в водоеме будут различны для разных видов рыб.

Б. А. Флеровым установлено, что фенол в малых концентрациях оказывает влияние на двигательную, пищевую активность и прирост веса карасей. Изменение двигательной активности наблюдается уже при 5 мг/л фенола. При этой же концентрации начинается угнетение пищевой возбудимости и отставание в росте подопытных рыб от контрольных, а при концентрации 10 мг/л вес их снижается.

Б. А. Флеров исследовал действие малых доз фенола на чувствительность карасей к переменному электрическому току с целью выяснения возможности применения этого теста, предложенного немецкими исследователями, для характеристики степени загрязнения водоема. Результаты исследования показали непригодность этого показателя для указанной цели.

Б. А. Флеров сделал первую попытку применить павловский метод к токсикологическим исследованиям над рыбами. Им изучалось влияние фенола на условнорефлекторную деятельность рыб. При этом было установлено, что изменения двигательных и оборонительных и двигательных-пищевых условных рефлексов наступают при концентрации фенола 1 мг/л и по мере ее увеличения все более углубляются. Эти данные позволяют считать, что условнорефлекторная методика чувствительнее других методов изучения химического отравления рыб по крайней мере в 10 раз. Следовательно, она с успехом может быть использована в качестве тон-

кого теста при определении токсичности водной среды и может оказать значительную помощь при определении предельно допустимых концентраций ядовитых веществ в водоседе.

С целью выяснения возможности использования иммунологической функции в качестве индикатора для определения токсического эффекта различных ядов В. И. Лукьяненко разработана микрометодика определения комплемента сыворотки крови рыб. Им изучались также факторы естественного и искусственного иммунитета как основы для исследования влияния ядов на указанную функцию рыб.

ИТОГИ РАБОТ ПО ИЗУЧЕНИЮ ЗООПЛАНКТОНА, ЗООБЕНТОСА И БИОЛОГИИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Исследование водных беспозвоночных, населяющих внутренние водоемы, было задачей главным образом Лаборатории зоопланктона и зообентоса. В 1952 г., когда началась реорганизация биологической станции «Борок», этой (как и других) лабораторий формально не существовало, но была уже небольшая группа зоологов-гидробиологов, перед которой прежде всего встала задача исследования Рыбинского водохранилища. Что представлял собой в гидробиологическом отношении этот водоем, в то время бывший самым крупным водохранилищем мира? Он существовал уже 12-й год, но населявшая его фауна беспозвоночных, составлявшая зоопланктон и зообентос, была изучена еще очень слабо. К тому времени в литературе было всего три-четыре небольшие статьи с некоторыми предварительными сведениями о планктоне и бентосе. Предшествовавшие исследования вследствие отсутствия исследовательских судов велись только на Волжском плесе и преимущественно на его предустьевом участке. Открытые части этого обширного водоема не были обследованы.

Поэтому в 1952—1954 гг. были предприняты гидробиологические «съемки» Рыбинского водохранилища. Уже первое обследование всего водоема в августе 1952 г. выявило поразительную бедность донной фауны его открытых частей. Более или менее богатая и полноценная фауна была обнаружена только в предустьевых участках рек (особенно Волги), а вдали от берегов дно было заселено лишь немногочисленными тубифицидами и личинками тендипедид с примесью отдельных экземпляров пиявок и мелких моллюсков. Биомасса бентоса за пределами устьевых участков составляла в среднем всего 1—2 г/м², а в центральных частях водохранилища — всего доли грамма: здесь тендипедиды почти отсутствовали, а на обширных площадях дночерпателем невозможно было найти никаких животных. Водоохранилище представляло собой форменную пустыню по сравнению с естественными водоемами тех же климатических зон (Мордухай-Болтовской, 1955).¹

Неожиданные результаты этой съемки заставили повторить ее дважды (весной и осенью) в 1953 г., а потом еще в 1954—1955 гг., но повторные обследования подтвердили выводы первого, и сравнительно хорошо развитый бентос — со средней биомассой до 10 г/м², многочисленными мотылями и крупными моллюсками — встречался только на серых илах предустьевых районов рек (Поддубная, 1958а).

¹ См. «Работы, выполненные на материалах исследований, проведенных Институтом биологии внутренних вод АН СССР за период с 1952 по 1964 г.», стр. 114—147 настоящего издания.

Съемка зоопланктона была выполнена также в первые же годы, однако картина распределения зоопланктона оставалась неясной вследствие его зависимости от ветров и течений, вызывавших сильные изменения во время рейса, продолжавшегося обычно 2—3 недели. Выяснилось только, что за исключением 3—4 месяцев летнего стояния высокого уровня, когда устьевые районы становились практически непроточными, они по составу и численности планктона постоянно беднее открытого водохранилища вследствие ясно выраженного течения из рек.

Планктон, состоящий из форм с кратким жизненным циклом и частично связанных с высокими температурами, как известно, переживает очень сильные сезонные изменения в течение года.

В условиях умеренных зон неизбежны и изменения в бентосе. Поэтому уже с 1953 г. были введены так называемые стандартные рейсы — регулярно повторявшиеся рейсы со сбором материалов на определенных станциях со строго зафиксированным положением. Система стандартных рейсов, предусматривавших первоначально одновременные сборы фитопланктона и гидролого-гидрохимические исследования, сохранилась до настоящего времени, хотя и подверглась изменению. Сначала стандартный рейс состоял из 30—35 станций, охватывавших все водохранилище, продолжался 6—7 дней и производился раз в месяц. Позже число станций было уменьшено до 9—10, а потом даже до 6; рейсы стали гораздо более кратковременными (1—2 дня), но и более частыми — два (а в весенний период три) раза в месяц. Таким путем удастся получить более правильное представление о динамике зоопланктона. Но уже после первых двух-трех лет выяснилось, что сезонную динамику бентоса изучить таким образом очень трудно. Распределение бентоса так неравномерно и его количественный учет, особенно при бедности донной фауны, дает настолько статистически недостоверные сведения, что сборы бентоса для изучения его сезонной динамики пришлось организовать иначе, отказавшись от них в стандартных рейсах.

Особенности же сезонной динамики зоопланктона в Рыбинском водохранилище выяснились уже в 1953—1954 гг.: кривые состава, численности и биомассы зоопланктона обнаруживали в большинстве случаев двувершинность. После долгого периода крайней бедности зоопланктона в течение не менее чем полугода (ноябрь—апрель) в мае начинается его усиленное размножение, приводящее к первому максимуму в середине—конце июня. Обычно в это время по биомассе господствуют дафнии — *Daphnia longispina* или босмины — *Bosmina coregoni*. В большом количестве развиваются также некоторые виды коловраток (особенно *Conochilus*, виды *Keratella*, *Kellicottia*), а из copepod — циклопы *Mesocyclops leuckarti*, *M. oithonoides*, диаптомиды *Diaptomus gracilis*, *D. graciloides*, но биомасса их значительно ниже, чем кладоцер. В период июньского максимума средняя биомасса зоопланктона в водохранилище обычно составляет 0.7—1.5 г/м³. После этого количество зоопланктона сильно понижается и держится на невысоком или просто низком уровне со средними биомассами 0.2—0.4 г/м³. В большинстве случаев осенью, а в некоторые годы в конце лета (август—октябрь) количество зоопланктона вновь возрастает за счет тех же рачков, и его биомасса повышается до средней 0.5—1 г/м³. В ноябре планктон опять и еще больше беднеет и далее остается уже на чрезвычайно низком уровне (менее 0.1 г/м³ в среднем) в течение всей зимы.

В последующие годы эта закономерность в общем сохранялась, хотя величина и время наступления максимумов колебалась, а второй максимум в некоторые годы не был явно выражен (Мордухай-Болтовская, 1954, 1955; Мануйлова, 1957, 1958а, 1958б; Мордухай-Болтовской, 1958г).

В предустьевых районах второй максимум вообще, как правило, отсутствует, и, например, в Волжском эстуарии биомасса зоопланктона в осенние месяцы значительно ниже (Монаков, 1958а). Это, несомненно, вызвано значительной проточностью этих районов, возникающей с осенним падением уровня водохранилища. Проточность всегда препятствует развитию зоопланктона в водоеме. Позже, по сборам 1955—1958 гг., выяснилось, что в зимние месяцы зоопланктон в открытых непроточных частях водохранилища богаче, чем в предустьевых: здесь его средняя биомасса 0.02 г/м^3 (а в старых руслах рек, где встречаются отдельные скопления зоопланктона, даже 0.4 г/м^3). При этом зимой зоопланктон состоит главным образом из копепоид, особенно холодолюбивых циклопов (*Cyclops kolensis*, *C. strenuus*) (Мордухай-Болтовская, 1955; Монаков, 1958а; Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

Двувершинность кривой сезонного развития зоопланктона — явление, часто встречающееся в умеренных широтах. В Рыбинском водохранилище убывь численности планктонных рачков и коловраток после июньского максимума происходила вместе с сильной убывью численности бактерий и, возможно, была следствием последней. Но количество зоопланктона в летние месяцы мало, что свидетельствует о его невысокой продуктивности в этом водоеме.

Подробная картина распределения зоопланктона в Рыбинском водохранилище могла быть получена только очень кратковременными съемками при отсутствии сильных ветровых движений воды. Более или менее ясное представление о распределении рачкового планктона было получено впервые при помощи ловов планктоноуловителем «торпеда» весной 1956 г. в первых числах июня. При тихой погоде и резко выраженной вертикальной термической стратификации очень рельефно выступала область холодных еще с зимы вод с температурами ниже 10° (у дна до $4-6^\circ$), населенная копепоидным зимним планктоном и окружающая более прогретыми водами, населенными преимущественно быстро размножающимися дафниями и босминами. Смена зимнего планктона на летний происходила путем постепенного распространения последнего к центру водоема и в более глубокие слои. В середине июня зимний планктон уже совершенно исчез (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

«Мгновенная» съемка зоопланктона, его «фотографирование», была получена при помощи синхронных рейсов в 1963 и 1964 гг. На четырех судах при тихой погоде одновременно производились сборы зоопланктона, охватившие в течение одних суток все водохранилище. В июньском (14 VI) и сентябрьском (4 IX) рейсах, по данным «торпеды», для поверхностного слоя воды состав рачкового планктона оказался очень однородным по всему водоему. В июне почти везде преобладала *Bosmina coregoni*, в сентябре — *Daphnia longispina*. Распределение его, однако, оказалось крайне неравномерным, и биомасса в разных точках водохранилища различалась в 70—75 раз! (от 0.002 до 0.149 г/м^3 в июне, от 0.04 до 0.297 г/м^3 в сентябре). При этом наблюдалась тенденция к концентрации зоопланктона в открытых частях, в Центральном плёсе, т. е. обратная той, которая характерна для бентоса. Уже одно это свидетельствует о различии условий, способствующих массовому развитию планктонных ветвистоусых и донных тендеид и тубифицид.

В 1964 г. было предпринято более детальное исследование распределения зоопланктона в синхронном рейсе с применением «торпеды» и планктонобатора (результаты еще не обработаны).

Продолжающиеся в течение одиннадцати лет наблюдения над состоянием зоопланктона Рыбинского водохранилища позволяют судить об изме-

нениях на протяжении ряда лет, из года в год. Как и во всяком водоеме и вообще в каждом биотопе и живом сообществе, в планктоне из года в год происходят непрерывные изменения, флюктуации (в противоположность направленным и последовательным сукцессионным). Изменяется соотношение видов, время наступления максимумов, уровень численности и биомассы. Эти изменения не выходят за известные пределы: руководящими по биомассе видами всегда остаются *Daphnia longispina* или *Bosmina coregoni*, первый максимум всегда приходится на июнь, реже начало июля, средняя биомасса в период максимумов колеблется между 0.5 и 2.0 г/м³, средняя за весь «вегетационный» период (полугодие май—октябрь) — между 0.3 и 0.6 г/м³. Эти пределы определяются, очевидно, средними климатическими и ландшафтными условиями местности и уровнем «трофики» водохранилища, условиями питания беспозвоночных. Стараясь все же уловить причины колебаний, мы пытались сопоставить состав и обилие зоопланктона с режимом водохранилища и гидрометеорологическими условиями. Четкой зависимости установить не удалось, но замечается уменьшение биомассы зоопланктона в годы высокого уровня (1953, 1956 гг. и др.). В такие годы наблюдается и повышение роли коловраток и вообще форм, преобладающих в речном зоопланктоне. Понижение биомассы в многоводные годы не согласуется с предполагаемым в эти годы, как будет показано ниже, улучшенном трофическом условии водоема; вероятно, имеет место некоторое «разбавление» зоопланктона или питательных взвесей, составляющих его кормовую базу, в результате повышенного водообмена (Монаков, 1958а; Луферова, 1963).

Значительное внимание было уделено методике сборов. Уже в самом начале исследований в августе 1952 г. с целью более точного количественного учета зоопланктона мы отказались от применения для этой цели планктонных сетей (Джудая, Алштейна и др.), чрезвычайно искажающих действительную численность планктона вследствие несовершенной фильтрации (коэффициент фильтрации изменяется в широких пределах в зависимости от многих факторов). В течение ряда лет нами применялся планктоночерпатель Богорова с густым газом (№ 60 и более высокие) для микропланктона и торпедообразный планктоноуловитель с более редким газом (№ 15—23) для более крупных рачков. Этот планктоноуловитель, сконструированный Ф. И. Вовком, учитывает профильтрованное количество воды при помощи гидрометрической вертушки и дает обильные уловы рачков, в частности видов, встречающихся единично в уловах вырезающих приборов, каковы планктоночерпатели и батометры. Однако впоследствии выяснилось, что планктоночерпатель Богорова обладает недостатками, и в частности недостаточной уловистостью по отношению к веслоногим рачкам. В 1957—1959 гг. были проведены специальные исследования с целью сравнения уловистости разных орудий лова планктона. Было показано (Дьяченко, 1960), что сеть Джудая улавливает зоопланктон явно хуже, чем планктоночерпатели, но последние (особенно малая модель Вовка) тоже недолавливают его; по всей видимости, рачки, особенно веслоногие, распугиваются и разбегаются под влиянием давления горизонтально поставленных крышек опускающегося в воде прибора. И. П. Дьяченко был сконструирован и опробован новый прибор — автоматически захлопывающийся планктонобатометр. Благодаря вертикально поставленным в открытом состоянии крышкам он свободно прорезает воду и мгновенно закрывается на заданной глубине без сильного груза. Сравнительные серии ловов показали, что этот прибор по уловистости заметно превышает планктоночерпатель Богорова, и эти отличия статистически достоверны (Дьяченко, 1959, 1963). Позднее,

с 1962—1963 гг., в практику планктонных исследований были введены планктоноботометры, построенные по тому же принципу, но с использованием более легкого и практичного механизма замыкания крышек, примененного ранее Фридингером для другого (работающего с несильным грузом) прибора; они были усовершенствованы Г. Я. Ламбертсом.

Для полноты количественной оценки бентоса уже в 1954 г. мы начали учитывать микробентос, не принимаемый в расчет при применении обычной «макроскопической» дночерпательной методики. Для сборов микробентоса были применены трубчатые орудия (типа приборов Мура и Цееба). На вязких илстых грунтах они работали хорошо, но на полужидких торфянистых илах Рыбинского водохранилища редко удавалось взять полноценную пробу даже трубками, удлиненными до 1 м. Взять пробу, т. е. удержать в трубке монолит грунта, удавалось лишь при герметическом закрывании трубки сверху, чего мы избегали, чтобы не вызывать размыва «пелогена» (полужидкого слоя между водой и илом). Последний мы получали нетронутым вместе с придонной микрофауной при употреблении даже коротких (30—40 см) трубок на вязких серых илах Белого озера (Мордухай-Болтовской и Митропольской, 1959б). Трудности количественного учета не позволили получить точных данных о микробентосе Рыбинского водохранилища, но общее представление о нем сложилось. Микробентос состоит здесь из водяных клещей, остракод, некоторых придонных видов циклопов и хидриид и наиболее молодых стадий тендиподид и олигохет, не поддающихся макроскопической выборке. Хотя численность микробентоса, естественно, относительно велика, его биомасса невысока и значительно уступает биомассе макробентоса. Поэтому учет микробентоса не изменяет складывающегося по данным дночерпателя представления о бедности донной фауны Рыбинского водохранилища.

В связи с трудностями отбора проб на илах и малочисленностью животных, улавливаемых узкими трубками, для учета донной и особенно придонной микрофауны был применен количественный салазочный трал. Он представляет собой комбинацию количественных тралов Ю. М. Марковского и В. Н. Грезе с некоторыми конструктивными изменениями. Трал оказался очень удобным для работы на не очень мягких илах и приносил обильные уловы главным образом мелких придонных ракообразных. Для отделения этой фауны от частиц грунта применялся раствор соли, оказывавший большую помощь в разборке (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

Для исследований по количественному учету фауны, особенно микрофауны, большое значение имеет знание средних весов организмов, при помощи которых возможно установление биомассы мелких форм без непосредственного взвешивания. Для всех основных групп и массовых видов они были установлены и опубликованы в виде таблиц стандартных весов при различных размерах (Мордухай-Болтовской, 1954а).

Уже на второй год работ (1953 г.) были организованы исследования в прибрежной зоне. В Рыбинском водохранилище, как и в большинстве других, в прибрежной зоне создаются особые условия, так как она представляет собой собственно осушную зону, находящуюся длительное время, а во многих случаях большую часть года вне воды. Это означает, что в период нахождения осушной зоны под водой водная фауна должна каждый раз развиваться здесь заново. На этом основании при прогнозировании планктона и бентоса водохранилищ прибрежная зона считалась обычно значительно более бедной, чем область постоянного затопления.

Прибрежная осушная зона, занимающая в Рыбинском водохранилище вследствие сильных колебаний уровня (до 5—5.5 м) обширные площади,

очень различна у открытых и у защищенных берегов. У первых под влиянием сильного прибоя грунты размываются до песков и высшая водная растительность совершенно отсутствует. Зоопланктон здесь не богаче, чем вдали от берегов, а бентос, как всегда на песчаных грунтах, особенно беден (его биомасса измеряется цифрами 0.1—0.3 г/м²). Такая бедность этой зоны объясняется неблагоприятным влиянием постоянных волнений и подвижностью минерализованного грунта.

Совершенно иную картину представляют участки, защищенные от волнений. Это заливы и бухты, прибрежная зона предустьевых районов рек, районы за островами или массивами лесов. В таких участках везде грунты не размывы и представляют собой до сих пор бывшие почвы, размокшие и в большей или меньшей мере покрытые пловыми отложениями. В период нахождения под водой они густо покрываются характерной для зон переменного водного режима водной или амфибиальной высшей растительностью, в период же осушения ее начинает замещать наземная травянистая растительность влажных лугов.

Эта зарастающая защищенная прибрежная зона была подвергнута подробному исследованию в районе Борка. Было необходимо усовершенствовать методику количественного учета фауны. Сборы зоопланктона производились простыми приемами, но для учета обильной фауны зарослей мы применяли несколько видоизмененный «зарослечернатель» системы Бута, дававший как макрофауну — собственно фитофилов, так и планктонную микрофауну, населявшую воду между растениями. Для учета же бентоса в связи с плотностью задерживаемых грунтов этой зоны был применен специально сконструированный трубчатый питательный дробилитель. На глубине до 2—2.5 м он давал достаточно полноценные пробы, позволяющие учесть и макро-, и микробентос (Мордухай-Болтовской, 1955 г., 1958в).

В многоводный 1953 г. зоопланктон защищенного побережья имел совершенно иной характер, чем в открытом водохранилище. Вскоре после затопления побережья началось массовое развитие планктона, сначала преимущественно коловраток, особенно *Asplanchna*, которых сменили позже клadoцеры (*Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia*, *Polyphemus* и др.). Количество планктона и соотношение его главных форм в течение всего времени наблюдений очень быстро и резко менялось (описывало «сахародочную кривую»), как это всегда бывает в мелких водоемах. В общем же зоопланктон был значительно богаче, чем в открытом водохранилище в том же 1953 г. Во время максимума, наступившего в начале июня, т. е. раньше, чем в открытом водоеме, биомасса зоопланктона составляла в среднем около 3, а средняя за все время наблюдений была около 1.4 г/м³, т. е. была в 4—5 раз выше, чем в открытом водохранилище.

Богаче оказался и бентос. Уже в первые дни после затопления в грунте было множество мотылей (личинки *Tendipes*), как оказалось, большей частью очень хорошо переносящих многомесячное пребывание в промерзшем грунте. После наступления температур, при которых начинается лет комаров (10—15°), из этих личинок вылетели имаго, но затем дно начало заселяться личинками следующего поколения мотылей и других тендицид, микробентическими рачками и олигохетами-наидидами. Несмотря на отсутствие тубифицид и сферид, в основной массе не выносящих промерзания, биомасса бентоса в среднем оказалась 7.9 г/м², т. е. значительно более высокой, чем в области постоянного затопления.

Еще богаче оказалась фауна зарослей. Она начала появляться уже вскоре после затопления на остатках наземной растительности, но достигла большей численности только с развитием манника, омежника, частухи и

других полуводных, а позже и водных растений. В июле и особенно в августе заросли были обильно заселены брюхоногими моллюсками, особенно катушками (планорбидами), фитофильными тендипедами, кладоцерами и другой фауной, количество которой в 1 м^3 значительно превышало количество планктона и бентоса. За время с середины июня до конца октября биомасса фауны зарослей (усредненная из данных по всем станциям) колебалась между 6.5 и 47.8 г/м^3 , составив в среднем 14 г/м^3 .

Общая биомасса всей донной и зарослевой фауны прибрежной зоны за все время наблюдений в 1953 г. была, следовательно, в среднем 21.9 г/м^3 над 1 м^2 дна (учитывая, что средняя глубина зарастающей прибрежной зоны — около 1 м) (Мордухай-Болтовской, Мордухай-Болтовская и Яповская, 1958).

Таким образом, в многоводном году прибрежная осушающая зона была гораздо богаче фауной, чем область постоянного затопления, и по составу фауны резко отличалась от нее, образуя совершенно особую зону, образно выражаясь, как бы «иное государство». Богатство фауны, очевидно, обусловлено совместным действием высокоразвитой способности к распространению, способности переживания многих форм в мерзлом грунте (в покоящихся стадиях или в состоянии как бы «спячки») и благоприятных условий питания и размножения в период нахождения прибрежной зоны под водой.

Получился эффект, очевидно, аналогичный тому, который дает в рыболовных хозяйствах «летование» (оставление на год в спущенном состоянии) прудов: в предшествовавшем, 1952 г., уровень был на 2 м ниже проектного и вся прибрежная зона высохла.

В обоих случаях высохший грунт зарастает обильной травянистой растительностью, которая (в живом или отмершем состоянии) при последующем затоплении распадается, продуцируя массы высокопитательного детрита.

Это подтвердилось наблюдениями в следующей, маловодной 1954 г. Затопленные части прибрежья, соответствовавшие районам с глубиной более 1.5 м в 1953 г., были почти лишены зарослей, которые (в виде некоторых видов водных растений) стали появляться только к концу лета. Фауна беспозвоночных была значительно беднее, чем в 1953 г., хотя и богаче, чем в открытом водохранилище. В зоопланктоне преобладали преимущественно те же виды (*Bosmina coregoni* и др.), что и в открытом водохранилище, биомасса его составляла в среднем 0.78 г/м^3 , а в период максимума — около 1.7 г/м^3 . В общем своеобразие прибрежной зоны, отличавшее ее в 1953 г., исчезло, и фауна здесь была сходна с фауной открытого водохранилища, хотя была количественно богаче.

В связи с недоразвитием растений преобладали донные и придонные формы (тендипеды и хидориды), биомасса которых составляла в среднем за время пребывания прибрежья под водой 6.8 г/м^2 . Оставшиеся в грунтах после 1953 г. мотыли весной 1954 г. были живыми, но к лету, с высыханием грунтов, постепенно все погибли. Это было хорошей иллюстрацией того, что промерзание грунта гораздо лучше переносится тендипедами, чем его высыхание. В 1956 г. оставшиеся в грунтах с предыдущего (нормального по уровню) года мотыли (а также водяные ослики, миявки, личинки ручейников, многие брюхоногие) дожили до следующего затопления прибрежья, и поэтому первое время, до их вылета, биомасса бентоса была здесь высокой, гораздо выше, чем весной 1953 г., следовавшей за маловодным 1952 г. После их вылета и вселения новых генераций в 1956 г. бентос и зарослевая фауна прибрежья были примерно такими же, как в 1953 г. (сред-

няя биомасса бентоса 7.8 г/м^2 , фауны зарослей в конце июля—начале августа 35.6 г/м^3) (Фенюк, 1957 г.).

Позже были проведены специальные наблюдения над «пагоном» (организмами, сохраняющими жизнеспособность после вмерзания в лед). Кроме мотылей и ряда других тенципедид, в его состав входят некоторые личинки ручейников, шивки, некоторые брюхоногие моллюски. В промерзшем грунте (а также под корой деревьев) погибает в среднем 30—40% фауны, остальные организмы возвращаются в активное состояние после оттаивания грунта. Легко наблюдать, как в принесенном в теплое помещение грунте через 15—20 мин. после того, как он оттаял, мотыль, находившийся в нем несколько месяцев, начинает двигаться и питаться (Луфферов, 1964 г.).

Все эти исследования показали, что осушную зону водохранилищ нельзя огульно объявлять малопродуктивной, как это часто делалось при прогнозировании. В защищенных районах это как раз наиболее продуктивная и богатая разнообразной фауной область, особенно в годы, следующие за маловодными, и именно благодаря их зарастанию высшей растительностью.

Значение высшей водной растительности для развития беспозвоночных было в дальнейшем продемонстрировано интересными наблюдениями в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Количество планктонных и зарослевых беспозвоночных (в основном кладоцер), очень незначительное в незаросших участках (менее 0.5 г/м^3), было значительно больше среди вегетирующей водной растительности (третики, тростника, рдеста). После скашивания растений количество беспозвоночных сначала уменьшалось, но потом сильно увеличивалось, достигая через 8—10 дней максимума ($7—10 \text{ г/м}^3$), значительно превосходящего биомассу ($1—4 \text{ г/м}^3$) среди вегетировавшей растительности. Этот максимум почти совпадал с максимумом сапрофитных бактерий, — очевидно, оба были вызваны массовым поступлением детрита от распадающейся скошенной растительности (Фенюк, 1958).

Источником пищи для беспозвоночных может быть также пыльца вышних растений (как известно, содержащая много питательных веществ) и споры грибов: по наблюдениям в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища на его поверхность оседает ежедневно 0.23 мг пыльцы и спор на 1 дм^2 , или около 6 кг на 1 га (Смирнов, 1964б).

Но защищенные от волнения и зарастающие участки обычно резко ограничены от открытой области водоема и в условиях обширного Рыбинского водохранилища с его широчайшими плёсами не оказывают существенного влияния на водоем в целом.

В особом положении оказались участки прибрежной зоны, покрытые мертвыми лесами.

В начале 50-х годов мертвые леса были еще широко распространены по водохранилищу (при подготовке его ложа к затоплению они почти не вырубались), хотя преимущественно вблизи берегов, где они меньше разрушались льдами (ледостав и ледоход происходили, как правило, при понижении на 1.5 м и более уровне). В настоящее время они большей частью уже выпали или сохранились в виде пней. Среди деревьев мертвого леса зоопланктон сравнительно мало отличался от того, который обитал в это же время в открытом водохранилище, хотя был богаче биомассой. В бентосе также было больше мотылей, пиявок, водяных осликов. Но своеобразная и богатая фауна заселяла поверхность мертвых деревьев. Здесь наблюдалось массовое развитие лито- и фитофильных тенципедид (*Glyptotendipes*, *Cricotopus* и др.), пиявок, водяных осликов, местами мшанок и губок. Общая биомасса этого «биоценоза обрастаний» составляла в среднем

53 г/м², выпыпаясь среди защищенных от волнений мертвых лесов (Мордухай-Болтовской, 1955 г.).

Дальнейшие более подробные исследования энбиозов мертвых лесов позволили выделить несколько типов их по степени защищенности от волнений и расчленить их по вертикали на несколько зон (заплеска, прибойная, низкая). До глубины 2 м везде руководящими формами являются тендипедиды — виды родов *Cricotopus*, *Eudochironomus*, *Glyptotendipes*; но в верхних зонах господствуют первые из них. К осени возрастает количество последнего.

Заселение затопленных лесов происходит наиболее интенсивно в летние месяцы, особенно в июле—августе, и идет как из окружающих районов дна, так и из толщи воды. Из толщи воды деревья заселяются главным образом личинками фито- и литофильных тендипедид 2-го возраста, нандидами, личинками дрейссены. В зимние месяцы заселение полностью не прекращается, но идет очень слабо за счет некоторых живущих на дне тендипедид. Большая часть фауны энбиозов состоит из временных обитателей, остающихся на одном месте недолго, так что состав энбиозов непостоянный, «текущий» (Луферов, 1962а, 1962б, 1963а).

Дрейссена (*Dreissena polymorpha*) — типичный представитель фауны обрастаний — в Рыбинском водохранилище долгое время встречалась редко, главным образом в Волюкском эстуарии, и почти не участвовала в энбиозах. Но с 1958 г. дрейссена появилась в массах во многих районах водохранилища и вошла в состав энбиозов, хотя в виде постоянного элемента лишь на глубине 3—4 м, где почти не бывает обнажения дна, которого она не переносит (Луферов, 1963а).

Для сравнения Рыбинского водохранилища с другими водоемами той же климатической зоны в 1953—1956 гг. были исследованы Белое озеро, Иваньковское и Угличское водохранилища.

Белое озеро Вологодской области — одно из наиболее крупных озер европейской части СССР (пятое по размерам после Ладожского) — отличается крайней простотой береговой линии (почти правильный эллипс) и рельефа и мелководностью (плоское дно с глубиной до 4—4.5 м). Бентос этого озера состоит главным образом из мотылей и неяского лимнодриса и имеет среднюю биомассу около 4 г/м². Зона прибрежных зарослей в отсутствие защищенных берегов развита очень слабо, большей частью вовсе отсутствует (Мордухай-Болтовской и Митропольский, 1959а).

Иваньковское и Угличское водохранилища по сравнению с Рыбинским — небольшие, узкие, с сильно изрезанной береговой линией, изобилующей заливами и бухтами. Значительную часть их площади занимает старое русло Волги. Бентос здесь значительно богаче, чем в Рыбинском водохранилище и даже в Белом озере: его биомасса в среднем около 10 г/м² без крупных моллюсков, но последние тоже многочисленны (Фенюк, 1959).

Промежуточное положение занимает Камское водохранилище, более крупное, но тоже сильно расчлененное. По обследованию 1957 г. средняя биомасса бентоса в нем составляла 6—7 г/м² (Трибуш, 1958 г.). В это водохранилище поступает много промышленных стоков, но по исследованиям 1960 г. влияние загрязнения сказывается только в непосредственной близости от мест стоков, и лишь в подледный период распространяется далеко по руслу Камы (Монаков, 1963 г.).

Сравнение всех этих водоемов, лежащих в одном бассейне в небольшом интервале широт (57—60° с. ш.), заставляет сделать заключение о важности для продуктивности водоема его конфигурации и развития береговой линии. В узких водоемах с заливами и сильно изрезанной береговой ли-

ней большая часть их площади зарастает макрофитами, которые дают, очевидно, большие массы детрита. В Ивановском и Угличском водохранилищах, где прибрежная зона не размывается волнениями и длительное время не обнажается (колебания уровня в вегетационный период незначительны), она сильно зарастает макрофитами и значительно богаче фауной, чем в Рыбинском водохранилище. Здесь биомасса фауны зарослей в 1955—1956 гг. составляла в среднем более 50 г/м², а в период максимального развития, в августе — 75—105 г/м², причем особенно высокой численности достигали кладочеры (Фенюк, 1959; Дьяченко, 1959).

Бедность бентоса крупных водохранилищ и несоответствие полученных цифр биомассы фауны прогнозированным вызвала вопрос — а в какой стадии развития находятся изученные нами водохранилища? С момента заполнения их до наших исследований прошло 12—18 лет. Достаточно ли этот срок для того, чтобы в обширном новом водоеме площадью в десятки и сотни тысяч гектар, образовавшемся от затопления главным образом громадных площадей суши с разнообразными наземными угольями и биотопами, сложилась, сформировалась фауна водных беспозвоночных с ее расчленением по зонам и биоценозам? В существовавшей в начале 50-х годов литературе сведений об этом не было, но высказывались предположения, что процесс формирования фауны длится относительно долго. В частности, по отношению к Рыбинскому водохранилищу высказывалось мнение, что на 6—8-й год его донная фауна далеко еще не сформировалась и это отчасти объясняет ее бедность.

Поэтому нами было предпринято специальное изучение процесса формирования фауны беспозвоночных в новых водохранилищах, сооружавшихся на Волге: Горьковском и Куйбышевском. Исследования были развернуты сразу на двух водохранилищах по обширной программе, предусматривавшей предварительное исследование подлежащей затоплению местности и тщательное наблюдение за всем ходом процесса в различных биотопах и постоянных точках, строго зафиксированных путем разбивки геодезически закрепленных створов.

На основании работ 1955—1959 гг. была получена более или менее ясная картина формирования бентоса в новых водохранилищах. Оказалось, что даже в таких крупных водохранилищах, как Куйбышевское (550 тыс. га площадью), бентос формируется быстро и в основных чертах процесс формирования заканчивается уже в первые 3—4 года. Первый год существования нового водоема характеризуется бурной вспышкой жизни, массовым развитием фауны. Однако эта фауна однообразна и состоит почти исключительно из личинок тендипедид, которые заселяют всю затопленную местность с наступлением лета благодаря наличию летающих имаго. Для этого первоначального массового заселения нового водоема почти не играет роли «биосток», и в частности так называемый сыртон (организмы, пассивно увлекаемые течением). Правда, в первые месяцы существования водохранилищ (которые начали заполняться в ноябре 1955 г.) сыртон был разнесен по затопленной пойме, и входившие в его состав элементы разных биоценозов, и в частности всплывшие из затопленных зарослей фитофилы, образовали вместе с вышедшей на поверхность дна почвенной фауной (главным образом дождевыми червями) смешанную пеструю группировку, но она была недолговечна. Раньше всего вымерла почвенная фауна; дольше держались фитофилы, но уже летом первого года дно заселилось «мотылевым биоценозом», образованным донными личинками вторгшихся из воздуха тендипедид.

К осени первого года биомасса бентоса, в основном мотыля, местами достигает 50—60 г/м², составляя в среднем 12—15 г/м². Но уже на второй

год она сильно, примерно вдвое, снижается, а на третий год понижается еще больше.

Одновременно с этим происходит расселение гомотопной водной фауны из ложа бывших водоемов на затопленную сушу. Раньше всего, уже начиная с первого года и особенно на второй год, по затопленной суше распространяются подвижные гомотопы — высшие ракообразные (*Asellus*, гаммариды) и пиявки. Затем выходят из затонов русла и из пойменных водоемов тубифициды и моллюски. Обширные площади песчаной медиали русла Волги, покрываясь илом, уже с конца первого года заселяются тубифицидами, особенно неврским лимнодрилом (*Limnodrilus nevaeensis*). Заиление в условиях временной проточности, которая сохраняется в русле в период паводка, весьма способствует процветанию лимнодрилов. Поэтому уже на 2—3-й год русла выделяются среди остальной площади водохранилища обилием лимнодрилов, и их биомасса здесь некоторое время нарастает, достигая максимума на 4—5-й год.

Пойменные водоемы в течение первых лет еще выделяются скоплениями олигохет и моллюсков, но постепенно эти скопления рассасываются. Хотя дночерпатель дает крайне неточное представление о численности крупных моллюсков (вишняк и унioniid), по его пробам на протяжении ряда лет можно видеть, как уменьшается их встречаемость и численность в пойменных озерах и увеличивается в русле, а отчасти и на затопленной почве.

На 3—4-й год (1958—1959) затопленная суша в основных чертах уже заселена гомотопной фауной, распределяющейся в зависимости от современного, а не предшествовавшего водохранилищу распределения биотопов. Состав и количество бентоса практически не зависят от характера затопленных угодий. Всему водоему присущи однообразие и бедность состава бентоса: биомасса составляет в среднем 2—3 г/м², и только русла и ложа старых водоемов, составляющие всего 10—15% площади водохранилища, отличаются более богатой фауной (Гулько, 1958, 1961; Мордухай-Болтовской и Гулько, 1959; Мордухай-Болтовской, 1959б, 1961 г.).

В последующие годы значительных изменений в бентосе уже не происходит, но наблюдения на Горьковском водохранилище показывают, что продолжают, постепенно затухая, те же процессы обеднения фауны: еще больше уменьшается число видов и продолжается понижение биомассы, захватывающее и русла. К 1962—1963 гг., т. е. на 7—8-й год, в обоих водохранилищах огромные пространства бывшей суши заселены чрезвычайно однообразным и скудным бентосом со средней биомассой порядка всего около 1 г/м². Среди них отдельными маленькими пятнами разбросаны ложа пойменных озер и проходит старое русло Волги, где до сих пор локализируются илистые грунты и сохраняется все же несколько более высокая биомасса (3—4 г/м²). Как и в Рыбинском водохранилище, затопленная суша сравнительно слабо и очень неравномерно покрывается иловыми отложениями и на больших площадях остаются задернованные размокшие почвы с остатками наземной растительности.

Но на этих более плотных грунтах, кроме мезобентоса, с 1958 г. началось развитие моллюска-обрастателя — дрейссены (*Dreissena polymorpha*). Дрейссена появилась в виде отдельных мелких особей еще раньше, но с 1958—1959 гг. распространилась в массах. В Куйбышевском водохранилище дрейссена к 1960 г. образовала на плотных субстратах мощные скопления и обрастания. В Горьковском водохранилище ее было меньше, но по дночерпательным (правда, очень неточным для этого моллюска) данным, биомасса дрейссены в 1960—1962 гг. составляла на затопленной суше в среднем около 65 г/м² (Мордухай-Болтовской, 1963в).

Однако в следующие годы, а в Рыбинском водохранилище уже в 1961 г. (Митропольский, 1962 г.) количество дрейссен сильно уменьшилось, новые поколения ее почти не осели.

Таким образом, бентос водохранилищ, по крайней мере в бассейне Волги, в основных чертах сформировывается в течение первых 3—4 лет, а полностью — за 6—7 лет, когда сукцессионные процессы затухают и их замещают обычные для всех водоемов и вообще местообитаний неправильные колебания численности различных видов из года в год под влиянием различных, в том числе гидрометеорологических, причин. Правда, окончательное формирование бентоса можно отнести ко времени окончательного формирования водохранилища, когда его дно потеряет следы своего первоначального происхождения. Но в водохранилищах со слабой заилованностью это может произойти только через сотни лет.

Формирование зоопланктона происходило еще быстрее, что и можно было предположить, учитывая краткость жизненного цикла планктонных животных. Изучение этого процесса на примере Горьковского водохранилища было темой кандидатской диссертации Н. А. Луферовой. Как и при формировании бентоса, в Горьковском водохранилище в первый год его существования зоопланктон имел пестрый, смешанный состав и вместе с тем обладал наибольшей биомассой; в первое лето в нем преобладали коловратки, особенно аспланхиды, которые ранее господствовали в реке, хотя уже к концу лета стали выступать на первые места озерные виды. На второй и особенно третий год биомасса снизилась, число видов уменьшилось, и в планктоне доминирующее положение заняли ракообразные, которые преобладают и в давно образовавшихся водохранилищах. В третьем году зоопланктон, в котором доминировали, как и в Рыбинском водохранилище, несколько пелагических видов клadoцер и копепод, фактически уже сформировался, и дальнейшие изменения его в последующие годы носят характер флюктуаций (Луферова, 1960, 1963, 1964).

В 1963 г. образовалось Череповецкое водохранилище, исследованное в первый же год существования. Зоопланктон в нем уже в первый год приобрел черты озерно-пелагического и фактически сформировался благодаря тому, что водохранилище заполнилось в основном почти непосредственно водами Белого озера (Луферова, 1964). Формирование бентоса началось по такой же схеме, как и в других водохранилищах, но вследствие позднего затопления (к июлю) мотылевый биоценоз летом не смог образоваться и мотыли начали появляться только к осени за счет второй генерации (Поддубная, 1964 г.).

Фауна прибрежных зарослей в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах сложилась несколько позднее в связи с более медленным формированием самих зарослей (на 5—6-й год). Появившиеся на 3—4-й год пятна макрофитов сейчас же заселились скоплениями фитофильных клadoцер и тендинидами, чрезвычайно плотными (сотни г/м²), видимо в связи с незначительной площадью этих пятен.

Все эти исследования показали, что, приступая к исследованию Рыбинского водохранилища в 1952 г., мы имели перед собой водоем с уже вполне сформированным биологическим режимом, и естественно, что вторичные обследования давали и по зоопланктону и по бентосу сходные данные, отличавшиеся лишь в деталях.

Очень низкая продуктивность бентоса и невысокая продуктивность зоопланктона в крупных водохранилищах (подтверждающаяся и литературными данными по водохранилищам других бассейнов), никак не соответствующие прогнозируемым, имеют большое значение и для их рыбо-

продукции. Как известно, рыбопродукция крупных волжских водохранилищ, о которой судят по уловам рыбы, очень невысока и также значительно ниже, чем она предполагалась по прогнозам.

Связь рыбопродукции, например, с бентосом не вызывает сомнений. Сопоставление в ряде водохранилищ и озер бассейна Волги уловов леща со средней биомассой бентоса показывает очень хорошее соответствие между ними (Мордухай-Болтовской, 1962в). Поэтому вопрос о причинах слабого развития бентоса водохранилищ имеет и большое практическое значение; решение его, возможно, позволит найти способ повышения продуктивности этих водоемов.

Поиски *причин* низкой продуктивности неизбежно приводят к необходимости выявить особенности биологии и экологии руководящих форм планктона и бентоса, их требования к условиям среды и возможности продуцирования. В конечном итоге продуктивность водоема обуславливается продуктивными способностями населяющих его организмов.

Пресноводные беспозвоночные в отношении их экологии и биологии далеко не достаточно изучены. Для многих видов и целых групп неизвестно, как идет развитие и метаморфоз при разных условиях, в частности температурных, неясно, как протекает жизненный цикл в течение года, особенно плохо изучены особенности питания, у некоторых форм способ захвата пищи, а у многих — значение различных объектов питания и величина потребностей в корме.

Изучение *биологии и экологии водных беспозвоночных* началось еще в 1954—1955 гг., непосредственно после получения первых данных о распределении и динамике фауны. В лаборатории зоопланктона и зообентоса это «аутоэкологическое» направление получило в дальнейшем большое развитие. Почти все диссертационные работы, законченные или в настоящее время выполняемые в этой лаборатории (В. П. Луферова, А. Ф. Монахова, Т. Л. Поддубной, Э. Д. Мордухай-Болтовской, Л. М. Маловицкой, В. П. Михеева, В. П. Митропольского, И. К. Ривьер), относятся к этому направлению: их содержанием было изучение жизненного цикла, размножения, питания и других сторон биологии одного или нескольких видов беспозвоночных.

Одним из первых объектов исследования были тендиниды, особенно мотыль *Tendipes*, важнейший элемент бентоса и кормовой объект рыб-бентофагов. Немногочисленность мотыля в открытой части Рыбинского водохранилища и даже отсутствие его во многих районах заставили предположить, что мотыль, а тем более и другие, более мелкие тендиниды, не может заселить удаленные от берегов области в силу слабой полетоспособности комаров. Однако опыты с воспитанием вышедших из кладок личинок на разных грунтах показали, что мотыли значительно хуже развиваются на торфянистых илах открытого водохранилища, чем на серых илах предустьевых районов и на растительном детрите прибрежной зоны (Шилова, 1958а). Одновременно выяснилось, что мотыль не обязательно должен жить на мягких илах и его связанность с илистыми грунтами вызывается необходимостью иметь материал для сооружения домика. Последний же служит и как убежище, и как приспособление для использования потока воды, вызываемого ундулирующими движениями личинки и приносящего взвесь, оседающую на выработанной из секрета слюнных желез сеточке. Взвесь вместе с сеточкой периодически поедается, и таким образом питание мотыля — в основном фильтрационное, хотя оно в высшей степени пластично и в случае недостатка взвеси он способен собирать детрит с поверхности грунта и даже пожирать других личинок тендинид (Шилова, 1955а, 1958а; Луферов, 1956). Из отфильтрованной взвеси мотыль усваи-

васт, по всей видимости, только детрит и бактерии. По наблюдениям в природе, водоросли составляют хотя и второстепенную, но все же довольно значительную часть содержимого кишечников мотыля (Марголина, 1961), однако они, как показали специально проведенные исследования некоторых других авторов (Сорокин и Мешков, 1957 г.), почти не перевариваются.

При изучении биологии тендипедд выяснилась еще одна интересная черта, до тех пор в литературе отчетливо еще не показанная: это наличие у многих из них настоящей планктонной личиночной стадии, очевидно, способствующей рассеянию личинок из кладок и дальнейшему их расселению. Планктонный образ жизни ведут преимущественно личинки первого возраста, но его продолжительность зависит, видимо, от наличия подходящего субстрата. Это было обнаружено сначала у *Glyptotendipes* (Мордухай-Болтовской и Шилова, 1955), позже у *Tendipes*, *Procladius*, *Ablabesmus* и других форм (Луферов, 1958а; Шилова, 1958а, и др.). Независимо от наших исследований и почти одновременно это явление было обнаружено у разных тендипедд и другими авторами (Н. К. Алексеевым, Н. С. Калугиной).

Уже в начале работ по биологии мотыля было замечено, что личинки *Tendipes* из разных местообитаний неодинаковы и относятся, видимо, к разным видам. В связи с этим была поставлена работа по выведению комаров из личинок и найдены признаки, позволяющие определять личинок до вида (Шилова, 1958в). Мотыли, живущие за пределами прибрежной зоны волжских водохранилищ, оказались принадлежащими почти исключительно к виду *T. plumosus*.

При изучении смены генераций и роста мотыля в водохранилище мы натолкнулись на трудности, связанные с несовершенством количественного учета бентоса. Как выяснилось, динамику популяций беспозвоночных в водоеме невозможно изучать путем сборов, производимых хотя бы и в одной строго закрепленной точке, но через месячные или более длительные промежутки времени. В некоторые периоды изменения численности и состава фауны происходят так быстро, что для того чтобы проследить за ними, необходимо повторять сборы через неделю или даже каждые 3—5 дней. Кроме того, вследствие неравномерности распределения беспозвоночных (к тому же еще перемещающихся в грунте) и неточности работы дочернителя получаемые при его помощи величины численности беспозвоночных постоянно колеблются даже для одной точки. Как было показано зимними сборами, производившимся регулярно каждый месяц в одной проруби, численность и биомасса бентоса в течение зимы постоянно изменяются, хотя в это время (декабрь—апрель) ни размножения, ни метаморфоза не происходит. При достаточно высокой численности, при которой только и возможно получение статистически достоверных даппых, количество особей в последовательных пробах изменяется в 2—3 раза (Мордухай-Болтовской и Поддубная, 1958). То же наблюдается при сравнении дочернительных проб, взятых в одной проруби одновременно (или одна за другой непосредственно).

Поэтому очень важно уметь отличить эти неизбежные колебания, обусловленные характером распределения животных и методикой сбора, от тех, которые вызываются действительными изменениями численности. Это удалось сделать только после того как не только были организованы еженедельные, еженеделные, а иногда через каждые 4—5 дней, сборы в богатом бентосом предустьевом районе Волги, но и был применен возрастной анализ популяции. Момент появления новой генерации легко проследить и обнаружить по появлению мелких личинок 2-го возраста (сразу по осе-

даши на дно). Кривые численности и биомассы дают при этом, при соответствующем масштабе, характерный «перекрест» (биомасса после вылета комаров резко падает и некоторое время остается низкой, а численность уже сильно возрастает), и это, вместе с пиком кривой количества личинок 2-го возраста, представляет гораздо более важный показатель, чем колебания общей численности и биомассы. Эти наблюдения показали также, что первый вылет комаров *Tendipes plumosus* происходит при температуре воздуха 14—15°, а образующаяся после этого генерация в этом году вылетает лишь частично, и значительная часть ее зимует. Однако это зависит от условий обитания, и на мелководьях вылет второй генерации осуществляется полнее (Шилова, 1958а, 1958б, 1960б).

Изучение мотыля позволило выявить многие явления, наблюдавшиеся в водохранилищах. Стало ясно, что полетоспособность комаров имеет второстепенное значение и заселение обширных водоемов легко обеспечивается течениями, переносящими пелагических личинок тендипедид. Массовое развитие казалось бы пелофильных мотылей на задерживаемых плотных грунтах прибрежной зоны и повозалитых водохранилищ объясняется обилием здесь пищи в виде детрита и бактерий. Детрит же может служить материалом для домика. Но всей видимости, это же обилие пищи является одной из причин высокой численности мотылей в первый год существования водохранилища, поскольку оно сокращает время метаморфоза.

Вероятно, основным способом питания мотылей служит фильтрация, и дальнейшие исследования тендипедид показали широкую распространенность этого способа. Был исследован фильтрационный процесс у лито- и фитофильных личинок тендипедид *Endochironomus* и *Cryptotendipes* и путем сооружения специального прибора, основанного на регистрации количества воды, пропущенной через трубку, в которой живет личинка, установлена скорость фильтрации, определяющая интенсивность питания. Выяснилось, что она зависит от веса личинки и температуры воды, достигая максимума при 28° (более 50 мл за 1 час у личинки весом 7 мг). Эта зависимость выражается параболической функцией (Лукашин, 1962, 1963).

Наряду с тендипедидами-сестофагами изучались и хищные личинки тендипедид. Темой диссертации В. П. Луферова была биология хищных тендипедид, главным образом видов родов *Procladius*, *Ablabesmyia*, *Cryptochironomus*. Был выяснен их жизненный цикл и прохождения метаморфоза при различных температурах и изучено питание (Луферов, 1958а, 1958б, 1958в).

Личинки *Procladius* и *Ablabesmyia*, как и других пелопилл, начинают хищничать со второго возраста и питаются преимущественно личинками других тендипедид, в меньшем количестве придонными рачками. При крайне слабом развитии глаз они не видят добычу, но точно узнают ее местоположение при помощи антенн, воспринимающих ток воды, создаваемый движением жертвы. Добыча заглатывается целиком, а если она слишком велика, высасывается. Количество заглоченной пищи легко установить вскрытием кишечника, но оказалось, что судить об интенсивности питания по содержанию кишечника и «индексу наполнения» часто очень трудно потому, что остатки переваренной пищи — раковинки кладонер — могут месяцами застревать в задней части кишечника (Луферов, 1957, 1961). Совершенно иные объекты питания у живущих в грунте (а не на поверхности его или на растениях, как пелопиллы) видов *Cryptochironomus*.

Личинки *Cryptochironomus* sp. *defectus* питаются главным образом мелкими олигохетами (тубифицидами), за которыми охотятся в толще ила.

Таким образом, тендипедиды оказались весьма разнообразными по характеру питания. Вместе с тем была установлена также их паразитическая пластичность. Мотыли, как правило, — фильтраторы-сестофаги, могут при недостатке взвесей не только собирать пищу с поверхности грунта, но даже поедать других тендипедид, т. е. хищничать. То же наблюдалось у фито- и литофильных *Cricotopus* sp. *silvestris*. С другой стороны, нормально хищные пелопиды при голодании начинают питаться растительными остатками и даже водорослями (Шилова, 1955б; Луферов, 1956). Последние, впрочем, во многих случаях плохо усваиваются личинками и выходит из кишечника почти переваренными, как это было показано у *Glyptotendipes* (Лукашин, 1963). Эта пластичность в значительной степени объясняет широчайшее распространение представителей этой группы и их способность быстро осваивать новые водоемы.

Дальнейшие исследования тендипедид-эпигибнтов, составляющих главную часть биоценозов обрастающих в Рыбинском водохранилище и озерах Волго-Балтийского водного пути (Онежское, Ладожское и др.), показали, что личинки разных видов и разных возрастов приурочены к определенным зонам по вертикали. В итоге наблюдений над поведением личинок в условиях разной освещенности (определяемой сезонным фотоэлементом) было установлено, что это обусловлено различными в реакциях на свет. Обычно наиболее выражена положительная фотореакция у личинок 1-го и 2-го возраста; личинки 3-го и особенно 4-го возраста более тенелюбивы. Поэтому у одного вида тендипедид личинки разных возрастов в одном водоеме и личинки одного возраста в разных (по прозрачности) водоемах распределяются на разных глубинах. Но интенсивность фотореакции и ее знак зависят от температуры и освещенности и у некоторых форм их выплывание ведет к изменению положительной фотореакции на отрицательную. Личинки фито- и литофильных тендипедид, несмотря на то что они ведут казальное бы сидячий образ жизни в неподвижных домиках (чехликах), обладают сильно развитой склонностью к «бродяжничанью», связанной с изменением освещенности. У многих видов личинки, ночью находясь на субстрате, днем поднимаются в толщу воды, причем количество всплывающих личинок возрастает с увеличением подводной освещенности.

Таким образом, несмотря на крайне слабое развитие глаз (простые личиночные глазки), личинки тендипедид оказались очень восприимчивыми к изменениям освещенности. Эти факты побудили расширить исследования фотореакций и у других групп беспозвоночных. Для оценки интенсивности реакции на свет был предложен коэффициент фотореакции, экспериментально установленный для некоторых низших ракообразных (Луферов, 1962б, 1963 г.). В 1964 г. исследования были распространены на водоемы с высокой прозрачностью (оз. Севан, Каспий).

Из других насекомых были исследованы личинки стрекоз *Zygoptera* (*Erythronema* и *Coenagrion*), бывшие объектом изучения работавшей в лаборатории в 1962 г. польского гидробиолога Зофии Фишер. Экспериментально и по наблюдениям в природе был установлен состав пищи, суточный рацион и его изменения в связи с изменением температуры, температурные пределы питания и избирательность. Избирание преимущественно наиболее подвижных низших рачков оказалось тесно связанным со своеобразным способом питания этих личинок — подстерегающих хищников. Выбрав при помощи зрения место охоты, личинка затем выжидает добычу в полной неподвижности (в аквариуме не меняет положения более двух суток!), атакуя ее и при том всегда безошибочно, только при прикосновении ее к усикам. Способность этих личинок к очень длительному

голоданию (при 20° до 1—1.5 месяцев), видимо, есть приспособление к такому пассивному типу питания.

Интересно, что обнаружилось некоторое сходство в составе пищи изученных личинок стрекоз и обитающего здесь же, в прибрежной зоне водохранилища, хищного растения — пузырчатки (*Utricularia*). Сходство это, конечно, обусловлено сходством в способе питания. Как и личинки стрекоз (и некоторые другие беспозвоночные, например гидры и др.), пузырчатка представляет собой тоже засадчика, но не схватывающего добычу, а «заманивающего» ее в свои пузырьки, которые оказываются замкнутыми обычно циклопами и остракодами (в среднем 2 рачка в пузырьке, которых у каждого растения сотни) (Монаков, 1954 г.; Родионова, 1959). Последние проникают в эти пузырьки, блуждая в поисках пищи, но не могут выбраться из них благодаря особым клапанам из волосков.

Вскоре после того, как было начато изучение биологии мотыля и других тензидид, было начато и изучение биологии основных планктонных беспозвоночных.

Сначала был изучен жизненный цикл, метаморфоз и питание циклопов *Mesocyclops leuckarti* и *Acanthocyclops vireidis*, что составило содержание диссертации А. В. Монакова. Оба исследованных им вида циклопа, как и большинство циклопид, — хищники-хвататели, в сущности слепые, отыскивающие добычу, обшаривая первыми антеннами окружающую среду, и не преследующие жертву. Добычу они высасывают, поэтому анализ содержимого кишечника ничего не даст, и изучать их питание можно только экспериментально. Циклопы вполне всеядны, и избирательность в их питании определяется лишь доступностью добычи (не используются слишком крупные или зарывающиеся формы). На науплиальные стадии циклопов, организмы очень мелкие, используют в пищу детритные частицы и даже бактерий, т. е. действуют как фильтраторы, хотя и не обладают настоящим фильтрационным аппаратом (Монаков, 1959а, 1959б).

Для решения вопроса, могут ли циклопы усваивать растительную пищу, была использована радиоуглеродная методика, при которой с помощью изотопа углерода C^{14} метились водоросли, которые скармливались циклопам, и затем определялось количество органического вещества, вошедшего в состав их тела. Эта методика была разработана А. В. Монаковым совместно с Ю. И. Сорокиным и в дальнейшем с помощью последнего применялась и при изучении питания других беспозвоночных. По данным опытов с C^{14} , циклопы не способны усваивать живые водоросли (протококковые). С помощью этой же методики было найдено, что копепоиды и взрослые стадии циклопов вообще не улавливают бактерий, дисперсно распределенных в воде, но частично начинают усваивать их при очень высоких концентрациях (Монаков и Сорокин, 1959а, 1959б, 1960а; Монаков, 1959а).

Позже такому же исследованию подвергались обитающие в прибрежной зоне циклопы рода *Mesocyclops*. Оказалось, что из трех видов этого рода один — *M. distinctus*, морфологически мало отличающийся от других, резко отличается от них по характеру питания: он никогда не нападает на подвижную добычу и питается исключительно падалью — мертвыми или погибающими малоподвижными животными (Монаков, 1963а, 1963 г.).

Совершенно иначе ведут себя каланиды. Широко распространенные в озерах и водохранилищах умеренного пояса диаптоиды *Diaptomus gracilis* и *D. graciloides* — фильтраторы, видимо не способные к захвату крупных пищевых частиц, и отфильтровывающие взвеси. Биология этих рачков составила тему диссертации Л. М. Маловицкой. По данным ее опытов, выполненных с применением C^{14} , названные виды диаптоид успешно

питаются за счет диатомовых и протоккокковых водорослей и усваивают также бактериальные пленки и хлопья, но не могут отфильтровывать бактериопланктон (Маловицкая и Сорокин, 1961а, 1961б). Однако в природе в их кишечниках содержатся водоросли только в период массового развития последних (июль—август), в остальное же время кишечники наполнены неопределимой массой, очевидно бактериодетритом (Маловицкая, 1962).

Довольно сильно отличается от диатомид другой представитель пресноводных каланид — *Heterosore appendiculata*. Этот крупный рачок способен как к фильтрации, так и к захвату подвижных планктонных животных. Наблюдения над поведением *Heterosore* показали, что его движение совершается главным образом посредством придатков челюстей (и антенн), а не плавательными ногами, и по функциям конечностей замечается чрезвычайное сходство с морскими копеподами рода *Acartia* (Мошаков, 1964).

Движение копепод и кладоцер было также исследовано с помощью специально сконструированного «искусственного водотока». Было установлено, что *Daphnia longispina* и *Diatomus graciloides* в стоячей воде двигаются со скоростью 0.002—0.003 м/сек.; при скорости течения 0.006 м/сек. они уже не могут противостоять ему и двигаются по течению, но со скоростью 0.013—0.014 м/сек.; однако более сильный *Acanthocyclops viridis* может еще плыть против течения, даже достигшего 0.08 м/сек. (Луферова, 1962а, 1962б).

Изучение жизненного цикла беспозвоночных позволило осветить обычно плохо известный зимний период их жизни. Оказалось, что циклопы *Mesocyclops leuckarti* подо льдом находятся не только в стадии инцистированных копепод, но частично и в виде активных взрослых стадий, локализуясь на затененных участках с несколько повышенной (1—4°) температурой (Мошаков, 1959б).

Диатомиды тоже проводят зиму преимущественно во взрослых стадиях. Самки зимой вынашивают яйцевые мешки, но яйца в них не развиваются, и науплиусы поэтому отсутствуют. Наряду с этим у них есть и покоящиеся яйца, найденные теперь и у *Diatomus gracilis*, у которого они раньше не были известны. Вылупление науплиусов и дальнейший метаморфоз возможны лишь при 8—10° (Маловицкая, 1964 г.).

Эти данные хорошо объясняют, почему ранней весной, сразу после таяния льдов, в Рыбинском водохранилище быстро развивается планктон с преобладанием копепод.

Вообще, как показали исследования жизненных циклов, метаморфоза, размножения и питания, для большинства беспозвоночных водоемов бассейна Волги (и других водоемов умеренного пояса Евразии) оптимальная температура близка к 20°. При этой или близкой к ней (между 15 и 25°) температуре у многих форм наблюдается наиболее быстрое развитие и рост (личинки тефидиедид-пелонии, стрекоз, тубифициды), наиболее высокая интенсивность питания (пелонии, циклопы, *Bythotrephes*), наибольшая скорость созревания (*Polyphemus*). При более высокой температуре — 25—28° — у некоторых форм скорость развития уменьшается (диатомиды), а у других, хотя и увеличивается, но это сопровождается возрастанием отхода (хидриды, *Polyphemus*, циклопы *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops viridis*, лимнодриды, брюхоногие, сфериды). У циклопа *Macrocyclus albidus* наблюдается, кроме того, возрастание процентного отношения самцов. Температура выше 30° и особенно 32—33° обычно оказывается уже летальной. Понижение температуры ниже 15—20° вызывает у всех изученных форм замедление развития и роста, понижение интенсивности питания (и дыхания). Уже при температуре около 10° у многих тен-

липедид метаморфоз не доходит до конца и окукливание не происходит (пелопины, мотыли), у тубифицид прекращается размножение (уже при 14—12°); у пизид ракообразных очень удлиняется срок развития, и, по-видимому, невозможно вылупление из покоящихся яиц (лептодора, циклопы, диаптомиды), хотя при этом у некоторых заметно возрастают размеры (циклопы). При температуре около 5° рост, развитие яиц и личинок у большинства беспозвоночных совсем прекращаются, питание тоже прекращается или сохраняется, как и дыхание, на очень низком уровне (пелопины, личинки стрекоз, кладоцеры, диаптомиды, тубифициды, пиявки). Зимой, подо льдом, беспозвоночные вообще не размножаются и не растут. Ракообразные переходят в покоящиеся стадии, но некоторые виды, как упоминалось, вместе с тем сохраняются и в активном состоянии, в виде взрослых особей. Есть лишь очень небольшое число «зимних» холодолюбивых видов, оптимальные температуры которых значительно ниже 20°, хотя, видимо, не ниже 10°. Это некоторые циклопы (*Cyclops strenuus*, *C. kolensis*) и коловратки (виды *Notholca*) (Мордухай-Болтовская, 1956, 1957, 1959б; Луферов, 1957, 1958а, 1958б, 1960б; Мануйлова, 1958а, 1958б; Поддубная, 1958б, 1962г; Монаков, 1958в, 1958г, 1959а, 1962; Смирнова, 1960; Смирнов, 1961а—г, 1962а—д; Буторина, 1963; Цихон-Лукашина, 1963, 1964 г.; Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

При изучении питания планктонных фильтраторов с применением изотопной методики удалось подойти к разрешению очень важного вопроса об оптимальной концентрации корма, точнее — о минимальной, обеспечивающей нормальное питание фильтратора. Оказалось, что применительно к протококковым водорослям эта концентрация для диаптомид составляет не менее 1 г/м³, для дафний *Daphnia longispina* — 1.6 г/м³ биомассы, а бактерий — около 2 млн клеток в 1 м³ (Монаков и Сорокин, 1960б; Маловицкая и Сорокин, 1961а). Повышение концентрации выше указанной не приводило к возрастанию процента усвоения корма. Эти данные позволяют оценить получаемые при сборах в водоеме количественные данные по фитопланктону с точки зрения их кормового значения. К сожалению, пока еще нет таких данных по трипτονу (взвешенному детриту), имеющему, видимо, большее кормовое значение. Чрезвычайно важно получить такие данные и для следующего трофического уровня — найти минимальные необходимые для рыб концентрации зоопланктона. По нашему предложению исследования этого вопроса были развернуты в актинологической лаборатории (Д. А. Павловым) с 1960 г.

Для той же *D. longispina* также изотопным методом была установлена и скорость фильтрации. Она обратно пропорциональна концентрации водорослей и бактерий и в оптимальных условиях составляет 4.1—9.5 млн клеток в сутки (Монаков и Сорокин, 1961).

В Рыбинском водохранилище *D. longispina* живет главным образом за счет бактерий, причем было показано, что в районах усиленного развития бактерий размеры дафний крупнее. Присутствие большого количества крупных инфузорий как конкурентов дафний по бактериальному питанию задерживает их рост и созревание. Уменьшение биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в летние месяцы вызывается массовым образованием эфиппиев в связи с уменьшением количества бактерий. Второй максимум биомассы зоопланктона есть, видимо, следствие массового выхода дафний из эфиппиев и возрастания числа бактерий (Мануйлова, 1958а, 1958б).

Все пресноводные кладоцеры — фильтраторы, за исключением трех видов — лептодоры (*Leptodora kindti*) и полифемид *Bythotrephes longimanus* и *Polyphemus pediculus*, ведущих хищный образ жизни. Изучение

биологию первых двух видов составило содержание диссертации Э. Д. Мордухай-Болтовской, которая изучила их жизненный цикл, распределение и сезонную динамику и показала, что это типично летние формы, появляющиеся в Рыбинском водохранилище из покоящихся яиц в мае и после ряда партеногенетических поколений образующие путем полового размножения вновь покоящиеся яйца и исчезающие в октябре. Заодно было, по-видимому окончательно, подтверждено, что *Bythotrephes* представлен только одним, но очень полиморфным видом *B. longimanus* (а не двумя, как считали многие авторы) (Мордухай-Болтовская, 1956, 1957, 1959а).

Все эти три вида клadoцер, как и циклопы, высасывают добычу, поэтому оформленные остатки пищи в их кишечниках почти не встречаются. Все три охотятся за живой добычей и падают на подвижных и преимущественно более ярко окрашенных рачков (Мордухай-Болтовская, 1958, 1962). У полифема питание более смешанное. Это форма, еще не вполне перешедшая к хищному питанию, что видно и по строению ножек, хотя и не способных к фильтрации, но несущих экзоподиты, сильно вооруженные щетинками. Захваченная ногами добыча помещается в пространстве между лап, образуя нечто вроде «пищевой камеры», незначительной по размерам. Все эти особенности строения обуславливают то, что полифемы питаются лишь частично клadoцерами, но большей частью самыми мелкими животными, коловратками, инфузориями, даже комками детрита; как и большинство беспозвоночных, они не способны усваивать водоросли (Смирнова, 1960; Буторина, 1964 г.; Буторина и Сорокин, 1964 г.).

С 1960 г. было начато изучение прибрежно-зарослевых клadoцер, особенно хидорид. Многочисленные представители сем. *Chydoridae*, населяющие преимущественно прибрежье, особенно заросшее, в обычных гидробиологических исследованиях часто остаются в стороне отчасти из-за трудностей количественного учета фауны в этих местообитаниях.

Удалось проследить жизненные циклы ряда видов хидорид, причем выяснилось, что многие из них живут долго, по два-три месяца, в течение которых линяют десятки раз (до 45 линек!), не увеличиваясь в размерах, и дают много (до 20—30) партеногенетических приплодов. Все хидориды — фильтраторы, питающиеся в основном детритом, который они измучивают с субстрата при помощи кауды. В лаборатории легко удается длительное время содержать хидорид и некоторых макротрицид в небольших сосудах с периодически сменяемым детритом. Рачки удавливаются и подоросли, но они, очевидно, усваиваются плохо, так как при содержании на одних водорослях рачки не размножаются и постепенно вымирают (Смирнов, 1962а—д, 1964а, 1964б). Была исследована частота сердцебиений хидорид (и других ветвистоусых) и найдено, что она не может служить показателем интенсивности обмена, так как отражает больше всего степень возбуждения рачка (в частности, резко снижается при копуляции) (Смирнов, 1964б). В связи с решающим значением конечностей клadoцер в их основных жизненных процессах (движение, дыхание, питание) предпринят тщательный морфологический анализ их ножек, приведший уже к некоторым таксономическим результатам: так, по строению ног роды хидорид могут быть объединены в три группы, которые, как оказалось, соответствуют группам, выделенным ранее по головным порам; вместе с тем рассмотрение конечностей и других органов привело к выводу о необходимости дивидировать один из родов, именно *Alonopsis* (Смирнов, 1964а, 1964б). Начата (Н. Н. Смирновым) подготовка сводки по распространению, морфологии и систематике семейства хидорид в виде специальной монографии.

Группа коловраток не была предметом аутоэкологического изучения, за исключением аспланхид. Крупные *Asplanchna priodonta* и *A. her-*

ricki, широко распространенные в волжских водохранилищах, представляют собой любопытный пример хищников-фильтраторов, увлекающих добычу (других коловраток и мелких кладоцер) мощными токами, создаваемыми коловращательным аппаратом. Опыты, проведенные с применением C^{14} , показали, что, хотя аспланхиды часто содержат в кишечниках водоросли, они не усваивают их, так же как и бактерий, но хорошо усваивают босмин (Трибуни, 1960; Сорокин и Мордухай-Болтовская, 1962). Как и многие другие фильтраторы, аспланхиды избегают в водоеме участков с обилием минеральных взвесей (Мордухай-Болтовская, 1964 г.).

Из червей изучались пиявки и олигохеты. Пиявки нефелиды — виды *Herpobdella* — обитатели плотных субстратов, сочлены биоценозов обрабатываемых земель, обладают резко выраженным тигмотаксисом (стереотропизмом). Был изучен их жизненный цикл и показано, что зиму они проводят во взрослой стадии в мерзлом грунте. По питанию это резко выраженные хищники, целиком проглатывающие жертву (олигохет, тендипедид) и узнающие ее приближение, как многие беспозвоночные со слабо развитыми глазами, по движению воды (Луферов, 1963б).

Из олигохет изучались тубифициды и наниды, резко различающиеся по образу жизни, поведению и питанию. Массовые формы пресноводного бентоса — тубифициды — были предметом кандидатской диссертации Г. Л. Поддубной. Из тубифицид были исследованы преимущественно широко распространенный *Limnodrilus hoffmeisteri* и крупный невисский лимнодрил — *L. newaensis*, распространенный почти только в пределах СССР и до сих пор экологически совершенно не изученный. Оба вида, как и другие тубифициды, держатся постоянно вертикально вниз головным концом, находящимся в иле не глубже 10—12 см и непрерывно питаются, пропуская через кишечник огромные количества грунта (в сутки — в 8—9 раз больше своего веса), из которого выбирают губами, очевидно на ощупь, органические частицы (Поддубная, 1961; Поддубная и Сорокин, 1961). Количественное изучение их питания было осуществлено с помощью специально сконструированного сосуда для сбора фекалий, а также особого прибора «копрометра», позволившего выяснить суточную ритмику их выделения (Луканин, 1960; Лукашин и др., 1960).

У лимнодрилов обнаружены любопытные сезонные вертикальные миграции в толще ила: весной они собираются на поверхности, где оплодотворяются, и уходят откладывать коконы в глубь ила; вышедшая же из них в июле — июле молодь снова поднимается вверх, где занимает обычное для червей положение. Взрослые черви погибают после откладки коконов, и этим объясняется, почему в водоемах наблюдается понижение биомассы тубифицид одновременно с повышением численности во второй половине лета.

Но разобраться в смене поколений удалось только после того, как у лимнодрилов, как и у мотылей, были определены возрастные стадии, так как они очень склонны к образованию скоплений и кривые их сезонной динамики по дочернательным данным крайне неправильны (Поддубная, 1959а, 1959б).

У невисского лимнодрила была обнаружена сильно развитая способность к аутомомии хвостового конца, очевидно, представляющая приспособление, охраняющее его от поедания хищниками, особенно рыбами. Благодаря этому деятельность хищников слабо сказывается на численности лимнодрила, хотя и может понижать его биомассу (Поддубная, 1958в, 1962н).

Локализация и массовое развитие этого червя на руслах водохранилищ связаны с его потребностью в некоторой хотя бы временной проточ-

ности и с наличием мощной мускулатуры, позволяющей зарываться в уплотненные илисто-песчаные грунты.

В осушной зоне тубифидиды отсутствуют вследствие неспособности переносить промерзание грунта. Здесь из олигохет развиваются пидиды, из которых изучался *Chaetogaster diaphanus* — массовая среди скопленных нитчаток форма, живущая в основном за счет хидорид. Это интересный пример хищника, захватывающего добычу по принципу насоса: для захвата пищи быстро расширяется глотка, в которой создается пониженное давление, вследствие чего внутрь ее всасываются предметы, находящиеся, как было рассчитано, на расстоянии половины длины червя. Экспериментально было показано, что суточный рацион у червей невелик — 9—30% от веса тела (Поддубная, 1964 г.).

С 1958 г. началось изучение моллюсков, сначала брюхоногих, позже двустворчатых. Из брюхоногих исследовались как легочные — различные виды катушек (*Planorbidae*) и прудовиков (*Limnaeidae*), так и переднежаберные — виды *Valvata* и *Bithynia*, отчасти *Viviparus*. Все эти моллюски живут главным образом за счет детрита или отмершей растительности, не используя или почти не используя живые растения. Только прудовики в какой-то мере могут питаться живыми растениями, к чему совершенно не способны катушки. Оказалось, что это обеспечивается значительно большей мощностью «челюстей» (роговых образований, расположенных дорсально и по бокам от рта) у первых. Со способностью использовать в пищу живые растения связан несколько иной образ жизни прудовиков, преимущественно ползающих по растениям и часто на поверхности пленки воды, в то время как катушки предпочитают держаться на дне. Как приспособление к жизни на дне у катушек развилась способность более длительное время обходиться без воздушного (легочного) дыхания, которое гораздо большее значение имеет у прудовиков (Цихон-Луканина, 1958 г., 1964 г.).

Переднежаберные, совсем не имеющие челюстей, еще более приспособлены к питанию детритом. Интенсивность обмена у них в связи с их меньшей подвижностью ниже, чем у легочных, причем очень распространена способность к фильтрации или, лучше сказать, седиментации взвесей, которую удалось обнаружить еще и у затворок (видов *Valvata*). Взвеси осаждаются в мантийной полости, через которую вода проходит при выдыхании; склеенные слизью комки взвесей, после выхода из мантийной полости, поедаются. Но усвоение пищи у затворок происходит лучше при поедании более крупных пищевых частиц и при участии в добытии пищи радулы (Цихон-Луканина, 1961а, 1961б, 1964 г.).

Из двустворчатых особое внимание было уделено сферридам (шаровкам, *Sphaeriidae*), широко распространенным в пресных водах моллюскам, изучавшимся до сих пор почти только систематиками. Их биология, удивительно и незаслуженно мало привлекавшая внимание зоологов, служит темой диссертации В. И. Митропольского, обнаружившего у этих существ много своеобразного. Несмотря на малую подвижность и отсутствие кладок (они живородящие), сферриды распределены крайне неравномерно и очень склонны к образованию местных скоплений, «пятен». Их численность чрезвычайно непостоянна в временах у отдельных видов падает настолько, что их почти невозможно найти, хотя ранее они встречались в массе. Все виды их — гермафродиты, очень долго вынашивающие эмбрионов, которых можно найти в них круглый год; при неблагоприятных условиях они легко впадают в состояние спячки, при котором прекращается питание и почти прекращается дыхание. В таком состоянии некоторые виды сферрид без каких-либо защитных оболочек выносят многомесячно

высыхание и промерзание грунта. Как большинство двустворчатых, сфериды — фильтраторы с тонкоразвитой хеморецепцией, питающиеся наннопланктоном и детритом, причем фильтрационные токи у многих сферид приобретают особые направления вследствие редукции входного сифона, заменяемого окном между складками мантии у ноги (Митропольский, 1958, 1964 г.).

В последние годы началось специальное исследование биологии дрейссены (*Dreissena polymorpha*). Это было связано с массовым развитием этого моллюска в волжских водохранилищах, особенно Куйбышевском. До 1958 г. дрейссена в Рыбинском водохранилище встречалась главным образом в Волжском предустьевом районе, а в Горьковском и Куйбышевском ее было мало. Выше уже упоминалось о том, что в 1958—1959 гг. она появилась в виде молодежи (сеголетков) во всех этих водохранилищах в больших количествах, но в Рыбинском и Горьковском, лежащих близ северной границы области массового распространения дрейссены, нарастание ее численности после нескольких лет приостановилось.

В связи с вопросом о причинах такого «взрывообразного» подъема численности дрейссены и вообще об условиях массового развития этого опасного для гидротехнических сооружений моллюска было организовано его всестороннее изучение; в частности, питание дрейссены составило тему диссертационной работы В. П. Михеева. Работа еще не закончена; исследован в деталях фильтрационный процесс, приводящий не только к питанию, но и к образованию удаляемых из мантийной полости агглютинов. Дрейссена — мощный фильтратор-эпибионт преимущественно верхних горизонтов, и возможно, что многочисленность этого моллюска в Куйбышевском водохранилище, крайне бедном бентосом, объясняется тем, что он использует другую кормовую базу — микропланктон и взвешенный триптон, а не оседающий детрит. Не исключено, что дрейссена, «перехватывая» извески, может ухудшать условия питания донных беспозвоночных.

Наименее изученной группой беспозвоночных оставались простейшие, которые, как правило, почти не учитываются при гидробиологических исследованиях пресных водоемов. Только в последние годы в лаборатории микробиологии было начато исследование планктонных инфузорий, показавшее, что в Рыбинском водохранилище их численность часто в десятки раз выше численности рачков и коловраток, хотя биомасса примерно такого же порядка. Преобладают виды *Strombidium* (особенно *S. viride*) и *Tintinnidium fluviatile*. Опыты с применением C^{14} показали способность инфузории *Paramecium caudatum* усваивать протококковые и некоторые синезеленые водоросли (Мордухай-Болтовская, 1964 г.; Мордухай-Болтовская и Сорокин, 1964 г.).

Некоторые группы водных беспозвоночных, а именно тендипедиды, ручейники и клещи изучались также в лаборатории зоологии и паразитологии.²

В этих работах, помимо жизненных циклов и разнообразных сторон экологии и поведения изучаемых животных, большое внимание уделялось их строению и систематике.

Последнее было совершенно необходимо ввиду крайне неудовлетворительного состояния систематики некоторых их групп, в частности такой важнейшей в водной фауне, каковы перистоусые комары (*Tendipedidae*).

² Впоследствии изложение работ этой лаборатории по водным беспозвоночным написано ее заведующим В. С. Кузным.

Их личинки были преимущественно объектом изучения гидробиологов, т. е. по существу экологов, не входивших глубоко в вопросы систематики и не владевших методикой морфологического исследования, тогда как взрослые насекомые изучались систематиками-диптерологами, которые обычно описывают виды только по имагинальной стадии. В результате этого получился разрыв между систематикой личинок и имаго тендипедид. Гидробиологи описали множество личиночных форм, дав им латинские названия, хотя нередко их нельзя было отнести не только к тому или иному виду, известному по имагинальной стадии, но порой даже и к какому-либо из известных родов и тогда указывалась лишь принадлежность такого «вида» к одному из подсемейств перистоусых комаров, чем нарушались основные правила бинарной номенклатуры. Сложившуюся путаницу в систематике личинок тендипедид можно было устранить единственным способом — путем прослеживания жизненных циклов всех известных видов этого семейства, последующего тщательного описания личинок и выявления у них признаков, позволяющих надежно различать виды. Эта работа по силам только специалисту, в равной мере знакомому с систематикой как личинок, так и имаго, и к тому же хорошо знающему биологию тендипедид. При этом необходимо учесть, что и систематика взрослых форм разработана далеко не достаточно. Большинство видов тендипедид описано очень кратко и поверхностно, часто по признакам, не имеющим видового значения, и для подавляющего большинства видов — только по самцам. Самки же тендипедид трудно различимы и обычно не поддаются определению.

В течение ряда лет А. И. Шилова проследила жизненные циклы большинства широко распространенных в Палеарктике и встречающихся в массе видов родов *Sturtochiromus*, *Stictochiromus* и *Parachiromus* и дала описания всех стадий их развития. Эти работы вместе с выполненными ею ранее по другим группам тендипедид уже в настоящее время дают возможность надежно определить личинок тендипедид большинства видов среднерусской фауны. Насколько эта фауна до сих пор была мало изучена, видно хотя бы из того, что по одному из ее представителей, в массе встречающемуся от Прибалтики до Амура, А. И. Шиловой был описан новый род и вид — *Lipiniella arenicola*. Было уточнено систематическое положение некоторых видов и родов тендипедид. При наблюдениях в природе и в лаборатории (при воспитании личинок из кладок) получено много новых данных о характере пищи и о способах питания, о поведении, экологии и о числе генераций для целого ряда видов. Изучение имаго тендипедид позволило А. И. Шиловой составить и подготовить для печати таблицы для определения родов и массовых видов комаров этой группы в объеме фауны европейской части Советского Союза.

Р. А. Родова (совместно с Ю. И. Сорокиным) провела наблюдения с применением радиоизотопной методики над усвоением различных видов пищи личинками *Cricotopus silvestris*. Для этого же вида ею было дано чрезвычайно детальное описание всех предимагинальных стадий. При этом были описаны и хорошо изображены многие структуры хитинового скелета, о которых до настоящего времени в литературе имелись лишь самые поверхностные данные. Эта работа поднимает морфологическое изучение личинок тендипедид на новую, более высокую ступень. В настоящее время Р. А. Родова приступила к морфологическому изучению самок различных родов тендипедид с целью найти у них признаки, по которым можно вести их определение до вида, что, как сказано, до сих пор составляет неразрешимую задачу. Уже первые шаги в этом направлении позволяют ожидать положительных результатов.

Т. Н. Куражсковская ведет сравнительное изучение пищеварительного тракта личинок тендинид в связи с характером и способами их питания. Для разных биологических групп личинок (хищных, факультативно-хищных, детритофагов и фильтраторов) выявлены характерные морфо-физиологические особенности пищеварительного аппарата. На живых личинках некоторых хищников прослежен процесс обработки заглоченной добычи в переднем отделе кишечника. Гистологическое и гистохимическое изучение кишечника, слюнных желез и железистых клеток провентрикулюса принесло интересные данные не только о строении пищеварительного аппарата, но также и по физиологии пищеварения у личинок тендинид.

Большая работа по изучению ручейников воляжских водохранилищ выполнена С. Н. Заречной. Она исследовала трихoptерофауну Ивановского, Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ и сравнила ее с фауной Волги до зарегулирования ее стока. При этом на двух последних водохранилищах исследования были начаты за год до их заполнения, т. е. еще в речных условиях. Было установлено, что зарегулирование стока реки воздействует на фауну ручейников главным образом через изменение скоростей течения водного потока. В водохранилищах, особенно в их предплотинных участках, где течение почти отсутствует, нарушаются условия существования реофильных видов, которые полностью или частично выпадают из фауны. Наоборот, на мелководных участках загибных прибрежий, где развиваются заросли высшей водной растительности, складываются условия, благоприятные для лимнофильных видов. Последние на водохранилищах озерного типа образуют комплексы, вполне сходные с теми, какие характеризуют фауну озер. Дана характеристика трихoptерофауны для наиболее типичных биотопов воляжских водохранилищ и произведено сравнение состава и численности фауны ручейников этих водоемов в целом.

Специально исследован вопрос о судьбе в условиях зарегулированного стока двух руководящих реофильных видов воляжской фауны — *Hydropsyche ornata* и *Neureclipsis bimaculata*, составляющих существенный элемент питания бентосоядных рыб, особенно стерляди. Установлено, что эти виды остаются в достаточной численности на проточных участках водохранилищ речного типа, каковы Горьковское и Куйбышевское. Последний из этих двух видов даже находит более благоприятные для своего существования условия при нескольких пониженных против речных скоростях течения. Была сделана попытка экспериментально определить оптимальные для реофилов условия скоростного режима с применением проточного аквариума («искусственной реки»), дававшего возможность получить на разных его участках различные скорости водного потока. Наблюдения, произведенные с помощью этого аквариума, дали результаты, вполне подтверждающие данные по распределению личинок ручейников в естественных условиях и позволили уточнить предпочтениям скоростей течения для *Hydropsyche* и *Neureclipsis*.

Эти же наблюдения над реофильными ручейниками в проточном аквариуме позволили проследить и заснять на кинолентку поведение личинок и сооружение ими ловчих сетей. В связи с последним было предпринято изучение прядильного аппарата личинок ручейников и желез, принимающих участие в шелкопрядении. Неоднородность вещества шелковой нити навела на мысль, что она является продуктом не одних только лабиальных (слюнных) желез. В то же время до настоящего времени неясна функция некоторых желез, весьма развитых у личинок ручейников. К таким относятся в первую очередь торакальные Жильсоновы железы. Изучение

железистого аппарата личинок ручейников выявило большую его сложность и разнообразие в различных группах этого отряда. При придатках головы было открыто несколько желез, неизвестных не только для ручейников, но не описанных у насекомых вообще. С применением гистохимической методики была исследована природа секрета большинства изученных желез, наиболее обстоятельно — лабиальных и Жильсоновых.

При изучении ручейников волжских подохранилиц было собрано много данных по биологии отдельных их видов. Для ряда их описаны неизвестные ранее или поверхностно описанные кладки яиц и личинки.

Весьма слабо изученной почти во всех отношениях группой до последнего времени оставались водяные клещи (*Hydracarina*), несмотря на то что количество работ по их систематике и фаунистике чрезвычайно велико. Как и в случае с перистоусыми комарами, изучение биологии водяных клещей встречало затруднение в коренном различии образа жизни их личинок и взрослых форм. Первые паразитируют на взрослых водных насекомых, тогда как вторые — хищники, питающиеся самыми разнообразными водными беспозвоночными, а также икрой и молодыми личинками рыб. Водяные клещи — весьма заметный элемент фауны пресных водоемов, но их биологическое значение как хищников было совершенно неясным. Систематика водяных клещей, несмотря на большое количество описанных их видов, оставалась почти неразработанной. Эта группа не подвергалась тому детальному морфологическому анализу всех стадий развития, который за последнее время обусловил замечательный прогресс других разделов акарологии. Изменить положение было возможно также только на основе изучения жизненных циклов водяных клещей, что было затруднительно по указанной выше причине. Такие исследования и были предприняты Б. А. Вайнштейном. Им предшествовало изучение акарофауны сначала Рыбинского, а затем и других волжских подохранилиц, в результате которого были значительно пополнены существовавшие прежде фаунистические списки и описано несколько новых видов водяных клещей. Затем были изучены жизненные циклы ряда видов. При этом были установлены сроки их развития и выявлены хозяева, на которых паразитируют личинки этих видов.

Исследование выводимых из кладок личинок водяных клещей существенно пополнило имеющиеся в литературе данные о их строении. Были обнаружены неизвестные ранее у них органы: хеморецепторные щеточки на конечностях, гилофаринге, неизвестный до того у клещей вообще, различным образом устроенные присоски ротового аппарата. Последние весьма разнообразны и порой имеют чрезвычайно сложную структуру. Они несут важную в жизни паразитической личинки функцию, и только тем фактом, что биология гидракарии не привлекала до сих пор пристального внимания исследователей, можно объяснить, что эти органы до сих пор вообще оставались незамеченными.

Использование признаков личинок для классификации водяных клещей позволило уточнить их систему и найти место *Hydrachnellae* в общей системе *Trombidiformes*. Для этого было необходимо пересмотреть систему всего подотряда, которая после ревизии, произведенной Б. А. Вайнштейном, утратила присущий ей до того формальный характер и может теперь считаться близкой к естественной.

Из этого обзора исследований аутоэкологического направления видно, что в той или иной мере изучались представители почти всех групп пресноводных беспозвоночных и большинство массовых видов, обитающих за пределами пояса зарослей, а также многие из обитателей зарослей. Совсем

неизученной группой оставались лишь остракоды и некоторые более мелкие группы (гастротрихи, корненожки, гидры и др.); из крупных групп были только затронуты исследованиями инфузории и колероватки; из зарослевой фауны не изучались также различные насекомые (жуки, клопы, поденки), не относящиеся, впрочем, к числу массовых в крупных водоемах.

В настоящее время в Лаборатории зоопланктона и зообентоса продолжается изучение хидриды и полифеид из ветвистоусых, некоторых веслоногих, наидид из олигохет, сферид и дрейссены из двустворчатых моллюсков, тендинид из насекомых. Последние изучаются также лабораторией зоологии и паразитологии, занимающейся также ручейниками и водяными клещами.

Главное внимание при этом уделяется изучению поведения животного в процессе движения и питания, строению и функции различных органов, а у некоторых групп также морфологии и систематике.

Такие этологические и функционально-морфологические наблюдения и исследования возможны лишь при длительном содержании новых животных в неволе. Изучение питания также дает наилучшие результаты при их длительном воспитании, так как при этом можно выяснить эффективность различных кормовых объектов. Изотопный метод, основывающийся на кратковременных опытах, при всей его точности часто не дает возможности судить о действительной питательности корма. Хотя мы с помощью этих работ можем узнать, насколько хорошо усваивался потреблявшийся корм в течение суток, неизвестно, как шло бы усвоение в дальнейшем и возможен ли был бы интенсивный рост и нормальное размножение животных. Этим, видимо, и объясняется противоречивость мнений по вопросу об усвоении синезеленых водорослей. Некоторые виды синезеленых (*Coelosphaerium*, *Aphanizomenon*), по данным изотопных опытов, прекрасно усваиваются дафнидами (Сорокин, Монаков, М.-Болтовская и др., 1964), но при длительном воспитании этих дафний и других кладоцер на тех же видах синезеленых они не размножаются и постепенно отмирают (Смирнов и Феоктистова, 1963; Смирнов, 1964 г.).

Наблюдения над живыми беспозвоночными, двигающимися, питающимися и размножающимися, и анализ их строения во многих случаях дают очень ценные сведения и объясняют многое лучше, чем количественная обработка больших зафиксированных материалов и изучение интенсивности обмена и степени усвоения. Так, например, наблюдениями над живыми хищными кладоцерами установлено, что они избирают преимущественно хорошо окрашенных рачков, отыскивая добычу с помощью зрения. Напротив, всеядность циклопов в значительной мере обусловлена тем, что они нацупывают добычу вслепую, руководствуясь чувством осязания на антеннах. Избирание же личинками стрекоз преимущественно планктонных рачков вызывается тем, что последние, как более подвижные, чаще задевают усики этих «засадчиков», чем доннозарослевые формы. У колифема отсутствие длинных ловчих конечностей и обильное вооружение ножек щетинками объясняет более мелкие размеры добычи, чем у его родича битотрефеса. Чрезвычайная динамичность фауны тендинид-обрастателей, ведущих, казалось бы, малоподвижную жизнь в своих прикрепленных домиках, объясняется их резко выраженными реакциями на свет (заставляющими их менять положение относительно поверхности воды), обнаруживаемыми при наблюдениях живых личинок.

Число примеров подобного рода можно было бы умножить.

Работы аутоэкологического направления, особенно изучение биологии массовых планктонных, донных и зарослевых форм, дали очень многое

для понимания явлений и процессов, обнаруженных при гидробиологических исследованиях водохранилищ и других водоемов.

Одним из наиболее важных общих результатов является то, что для нас теперь вырисовываются в общих чертах все основные трофические связи и характерные особенности круговорота веществ в крупных волжских водохранилищах. Как было показано в одной из наших специальных статей по этому вопросу, хищные беспозвоночные составляют огромную армию массовых видов, образующих мощное дополнительное звено между рыбами и не хищными, «мирными» беспозвоночными и истребляющих последних в значительно большем количестве, чем рыбы. Это подтверждается любыми попытками подсчета, которые делались в различных случаях на основании экспериментальных и полученных в природе данных. Так, было показано, что в открытых частях водохранилища личинки *Procladius* истребляют почти в сто раз больше мотылей, чем лещ, а хищные кладоцеры — более чем в десять раз больше планктонных рачков, чем молодь судака; в прибрежной зоне только один вид циклопов — *Acanthocyclops viridis* — уничтожает в несколько раз, а хищная олигохета *Chaetogaster* в 100—150 раз больше низших ракообразных, чем молодь всех рыб! Отсюда следует, что выедание беспозвоночных рыбами сравнительно незначительно и в большинстве случаев не может быть обнаружено по изменениям численности планктона и бентоса, которые могут быть скорее вызваны деятельностью хищных беспозвоночных, но прежде всего являются следствием процессов размножения (появление и рост нового поколения, отмирание старого).

Нехищные же беспозвоночные в основной своей массе живут не за счет водорослей, а за счет детрита и бактериальной флоры, в значительной части связанной с детритными частицами. Первичная продукция, образующаяся в самом водохранилище в виде фитопланктона, используется беспозвоночными в незначительной мере, и, вероятно, преимущественно за счет отмирающих водорослей, впрочем довольно быстро минерализующихся. Этот «малый круговорот» в открытом водоеме включает в себя в какой-то мере пелагический зоопланктон, но имеет гораздо меньшее значение, чем «основной (большой круговорот)», начинающийся с высших растений берегов и осушной зоны водохранилищ.

Продукты распада высшей растительности, смываемые во время таяния снегов с берегов и поступающие из рек и с затопленной осушной зоны, составляют основную кормовую базу для планктонных и донных беспозвоночных. Но в этом случае собственно круговорота не образуется, так как биогенные вещества в основном аллохтонны и не возвращаются или лишь в незначительной части возвращаются обратно. Это «поточный тип» круговорота веществ, характерный вообще для рек, но очень распространенный и в различных мелководных водоемах, рыбхозах, прудах и т. д.

Понимание этих особенностей жизни водохранилищ делает легко понятными явления, наблюдающиеся при возникновении новых водохранилищ и затоплении осушенных зон, особенно после годов с пониженным уровнем. Вспышка жизни, массовое развитие фауны и флоры в этих случаях — результат изобилия пищи в виде бактериодетрита от масс распадающихся остатков наземной растительности.

Если богатство в начальный период и понижение количества фауны в последующие годы (как следствие минерализации масс детрита) вполне понятны, то этого нельзя сказать об устанавливаемом в сформированном крупном водохранилище чрезвычайно низком уровне обилия фауны, особенно бентоса. Причины бедности сформировавшихся крупных водохранилищ еще не выяснены, но есть все основания полагать, что в ос-

нове их лежит несоответствие между огромным объемом задерживаемой плотной воды и береговым и речным стоком (несущим питательные вещества), который остался прежним.

При таком положении нелегко предложить мероприятия по повышению продуктивности водохранилищ. Широко распространенный в последние два десятилетия способ увеличения кормовой базы водохранилищ путем акклиматизации в них новых кормовых беспозвоночных может дать эффект только в случае массового размножения вселенных форм. Мы произвели вселение партии мизид, привезенных из дельты Дона, и принимали участие в производившемся несколько раз вселении пресноводных креветок из оз. Ханка (Мордухай-Болтовской и Митропольский, 1958). Однако вселенные виды до сих пор в водохранилище не обнаружены. Может быть, мизиды и креветки, отличающиеся по биологии от местных ракообразных, могли бы развиваться в массе (мизиды, как фильтраторы — за счет использования взвесей), но и в этом случае их акклиматизация не решила бы проблемы общего повышения кормности водохранилищ, особенно для рыб-бентофагов.

Единственной мерой (если не считать удобрения, масштабы которого должны быть непомерно велики), которая могла бы повысить продуктивность водохранилищ, может быть регулирование их уровня, которое находится в наших руках.

Достаточно раннее понижение уровня с таким расчетом, чтобы осушенная зона заросла травянистой растительностью, на следующий год затопиваемой, давало бы ежегодно значительные запасы питательного детрита, который послужит кормовой базой для беспозвоночных. В этом отношении наши рекомендации вполне сходятся с рекомендациями ихтиологической лаборатории, учитывающими также создание таким путем благоприятных условий не только для питания молодежи, но и для нереста рыб.

Правда, для водохранилищ с такими широкими плёсами, как Рыбинское, эта мера, по-видимому, не может существенно повлиять на продуктивность всего водоема. В годы с очень высоким уровнем (и в следующие за ним), при богатстве фауны в прибрежной зоне, в открытых частях водоема увеличения количества планктона и бентоса не наблюдалось (Мордухай-Болтовской, 1958 г.).

Кроме работ на водохранилищах и озерах, в 1959 г. были начаты исследования каспийской фауны. Была подготовлена к печати и издана в виде отдельной монографии сводка по составу, распространению, экологии и биологии фауны каспийского происхождения, обитающей за пределами Каспия (Мордухай-Болтовской, 1960в, 1964б).

При исследованиях водоемов Волги и Контгозовского бассейна были получены новые факты по распространению каспийской фауны. Выяснилось, что некоторые каспийские виды продолжают расширять свой ареал, и в частности один вид мизид и один вид гаммарид за последние десятилетия сильно продвинулись вверх по бассейну Волги (Мордухай-Болтовской, 1957 г, 1960в, 1964а). При изучении эвблиозов Волги была выявлена роль в них каспийской фауны и показано ее постепенное продвижение вверх по течению (Луферов, 1964 г.).

С 1961 г. было предпринято всестороннее исследование одной из самых своеобразных и за последние шестьдесят лет почти не изучавшейся группы автохтонной каспийской фауны — полифемид. После обработки обширных материалов Зоологического музея Академии наук и сбора новых материалов в экспедициях по Каспию в 1961—1964 гг. было найдено и описано несколько новых форм и видов, а также неизвестные ранее гамогенетиче-

ские стадии жизненного цикла нескольких видов полифемид. Впервые получены некоторые данные по их экологии, в частности установлены их суточные миграции. Обнаружено проникновение в Каспийское море одного вида средиземноморских полифемид, вместе с которым общее число видов этого семейства в Каспии достигает теперь 24. С другой стороны, зарегистрировано распространение каспийских полифемид за пределы морских водосемов, появление их в некоторых водохранилищах.

В последние годы изучение этой интересной группы расширено; организовано исследование их фотореакций, представляющее особый интерес в связи с гипертрофией глаза, и экология каспийских полифемид стала темой диссертации И. К. Ривьер.

Составлен (Ф. Д. Мордухай-Болтовским) определитель полифемид Каспийского моря, вошедший в печатающийся «Атлас-определитель фауны Каспия» и, кроме того, составлена сводка всех имеющихся данных с ревизией всего семейства для издания в виде монографии в серии «Фауна СССР».

В ближайшие годы работы по зоопланктону, зообентосу и водным беспозвоночным будут продолжаться главным образом в сторону углубленного изучения вопросов, поставленных в начале или выдвинутых в ходе исследований за истекшие двенадцать лет. «Синэкологические» исследования на водохранилищах и других внутренних водоемах будут продолжаться главным образом для контроля за их состоянием, для проверки полученных закономерностей формирования их биологического режима и для накопления материалов по сезонной и многолетней динамике. Одновременно будет совершенствоваться и методика учета фауны. Но все же большая часть работ будет направляться в сторону аутоэкологического изучения массовых или неисследованных в биологическом, морфологическом и таксономическом отношении групп и видов беспозвоночных.

ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА И ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Основные работы по изучению растительных организмов волжских водохранилищ проводились в следующих направлениях:

1. Фитопланктон водохранилищ (его видовой состав, численность, формирование, распределение и сезонная динамика).
2. Экология и физиология руководящих видов фитопланктона.
3. Высшая водная и прибрежно-водная растительность водохранилищ.

ФИТОПЛАНКТОН ВОДОХРАНИЛИЩ

Изучение фитопланктона волжских водохранилищ было начато на Рыбинском водохранилище. Был разработан план исследований и намечены постоянные станции взятия проб. Часть этих станций сохранена до настоящего времени. Собранный на них многолетний материал представляет большую ценность, так как большинство водохранилищ изучалось и изучается до сего времени эпизодически, главным образом в период их наполнения, и в лучшем случае охватывает один-два года после поднятия уровня до проектной отметки. Это, конечно, не может дать полной картины формирования всей жизни водоема, а также ясного представления о формировании и изменениях состава и численности фитопланктона в зависимости от метеорологических условий года и старения водоема.

Подводя далеко еще не окончательный итог обработки сборов фитопланктона Рыбинского водохранилища, можно сделать следующие основные выводы.

В Рыбинском водохранилище различаются по составу, продуктивности и сезонной динамике: 1) фитопланктон прибрежно-мелководной зоны с глубинами не более 2.5—3.0 м, состав его разнообразен и меняется в зависимости от уровня в водохранилище; 2) фитопланктон глубоководной открытой части водохранилища, его видовой состав более бедный и стабильный, не зависит от уровня водоема. Численность же водорослей отдельных групп и их соотношение может сильно варьировать главным образом от температурных и ветровых условий.

Изрезанность береговой линии Рыбинского водохранилища, а также неоднородность залитых почв придает чрезвычайное разнообразие его мелководной зоне, а изолированность отдельных ее участков и влияние местных экологических условий сообщает мелководной зоне характер комплекса своеобразных водоемов, формирование которых связано с колебанием уровня по годам и сезонам. Это создает нестабильность мелководий, что отражается на составе их альгофлоры. А. Д. Приймаченко, изучав-

шая фитопланктон прибрежной зоны, делит мелководья по степени их изоляции от глубоководной открытой части водохранилища на защищенные и открытые. Первые обычно зарастают высшей водной растительностью. Степень их зарастания отражается на развитии фитопланктона. Воды мелководий с разреженной растительностью богаты биогенными веществами, что способствует интенсивному развитию фитопланктона. Общая биомасса его здесь выше, чем в глубоководной части водохранилища. Значительная изоляция этих мелководий от открытых участков водоема обуславливает большое разнообразие форм фитопланктона, 84% которых относятся к местным литоральным.

Продуктивность фитопланктона мелководий, густо заросших высшей растительностью, заметно ниже, чем предшествующего типа, несмотря на сходства химического состава их вод. Лимитирует ее свет. Высшая растительность в летний период образует здесь сплошную теневую завесу, мешающую нормальному фотосинтезу фитопланктона. Видовой состав водорослей здесь тот же, что и в мелководьях с разреженной растительностью.

Открытые мелководья по характеру дна бывают: 1) песчано-каменистые, приуроченные к участкам, подверженным действию ветров; 2) торфянистые, залитые торфяники; 3) песчано-глистые, расположенные в устье рек. Наиболее благоприятный химический состав вод мелководий этого последнего типа определяет максимальную продуктивность их фитопланктона по сравнению с двумя остальными, а хорошая связь с глубоководными участками дает возможность проникать сюда видам водорослей, свойственным последним, хотя господствующего положения они все же здесь не завоевывают и составляют лишь 30—35% от общего состава. Низкая продуктивность торфянистых мелководий обусловлена неблагоприятным химизмом их вод. Специфичность состава их альгофлоры здесь зависит от степени изоляции этих мелководий. Песчано-каменистые мелководья еще менее продуктивны в результате механического повреждения водорослей прибойной волной. Свободная связь этих мелководий с глубоководной частью водохранилища сглаживает различие в химизме их вод и в видовом составе фитопланктона.

Экологические условия глубоководий Рыбинского водохранилища довольно однородны. Вследствие этого однообразен здесь и состав их фитопланктона. Число основных ведущих форм водорослей очень невелико. К ним относятся несколько видов диатомовых и синезеленых. Остальные группы водорослей представлены слабо. Из них несколько чаще, особенно в первую половину лета, появляются протококковые и вольвоксовые, но общая их биомасса настолько мала, что в общей продуктивности водоема их вес очень ничтожен. Они являются временными пришельцами, занесенными из прибрежной зоны. Глубоководья занимают весь Центральный плёс водохранилища и русловые районы рек в плёсах Моложском, Шекнинском и Воляжском. Жизнь Центрального плёса формируется главным образом под влиянием вод Волги, несущей планктон Ивановковского водохранилища. Меньший сток имеют Молога и Шексна. Последняя приносит почти неизменный планктон Белого озера, в котором начало вегетации планктона несколько запаздывает не только по сравнению с Ивановским водохранилищем, но и с Центральным плёсом Рыбинского. Весеннее развитие диатомовых в нем достигает максимума, когда в Центральном плёсе оно начинает уже затухать вследствие неблагоприятных для них изменений химизма водной толщи. Поэтому диатомовые, принесенные Шексой в Центральный плёс, очень быстро выходят из планктона, частично отмирая, частично оседая на дно, не оказывая большого влияния

на продуктивность этого плёса. Молога несёт небольшое количество планктона, основная масса его нарастает в ее устье, находящемся под подиумом водохранилища. Здесь развитие планктона также начинается с заметным запозданием по сравнению с Иваньковским водохранилищем, которое является весной главным поставщиком планктона в Центральный плёс Рыбинского водохранилища. Формы диатомовых, принесимые в этот плёс, идентичны с уже обитающими в нем.

Весной диатомовые вызывают цветение в Центральном плёсе. Основную роль в нем играет *Melosira*, не только принесенная сюда, но также местная, перезимовавшая и принимавшая участие в зимней вегетации. В Рыбинском водохранилище в начале зимы после ледостава до появления снегового покрова и весной перед вскрытием, когда исчезает снег, а лед еще не совсем потерял кристаллическую структуру, отмечаются подледные цветения, приносящие значительный вред рыболовству. Как показали специально проведенные работы в районах водохранилища, где скорость течения не превышала 0.27 м/сек., а также не была менее 0.1—0.16 м/сек., *Melosira* забивала ячеи рыболовных сетей. Сети становились видимыми для рыб на большом расстоянии, и они их обходили. На участках с сильным течением или скоростями менее 0.1 м/сек. забивания сетей не наблюдается.

Со второй половины июня обычно численность диатомовых в Центральном плёсе падает. Однако полностью они не исчезают и к осени дают вторую, меньшую вспышку размножения. Поэтому кривая численности диатомовых в Центральном плёсе двухвершинная, с ясно выраженным весенним максимумом. В плёсах Шекснинском, Моложском и Волжском также отмечается сезонная двухвершинность численности диатомовых, но второй максимум бывает, особенно в Шекснинском плёсе, не только не выше, но даже иногда значительно выше первого. Еще более отчетливо это проявляется при учете биомассы. Кроме того, в этих трех плёсах развитие диатомовых осенью не препятствуют синезеленые, развивающиеся здесь слабее. В Центральном же плёсе синезеленые, всплывая, образуют своеобразную ширму в самом верхнем слое водной толщи, лишая диатомовых возможности получать нужное им количество света. Лучшему развитию диатомовых в Шекснинском, Моложском и Волжском плёсах способствует более высокое, чем в Центральном плёсе, содержание в воде в этот период железа.

Средневегетационная биомасса диатомовых колеблется в Центральном плёсе по годам от 0.79 до 2.19 мг/л. В остальных плёсах, особенно в Шекснинском, она значительно выше.

Развитие синезеленых в Центральном плёсе начинается в конце июня и достигает максимума в сентябре. В это же время они появляются и в остальных плёсах водохранилища. В октябре численность их резко снижается.

Интенсивность цветения, вызываемого синезелеными, в Центральном плёсе колеблется также по годам. Средневегетационная биомасса их 0.4—1.63 мг/л. Эти годовые колебания зависят не столько от изменений химического состава вод плёса, сколько от количества итилевых дней на водохранилище за вегетационный период.

Синезеленые в Рыбинском водохранилище дают меньшую биомассу, чем диатомовые, но по химическому составу это более ценный кормовой объект. Однако крупные размеры колоний синезеленых мешают зоопланктону использовать их непосредственно. Они включаются в трофическую цепь через бактерий. Это сильно снижает их ценность, так как при удлинении пищевой цепи происходит потеря части пищи, и в данном случае

она может составлять $\frac{1}{3}$ от исходного количества органического вещества, учитывая, что бактерии используют на синтез вещества при построении своего тела не более 20% окисляемого субстрата.

Сопоставляя сезонную динамику фитопланктона глубоководной зоны с мелководно-прибрежной, можно отметить следующие основные различия.

В мелководной зоне жизнь весной начинается раньше, чем в глубоководной, в связи с более быстрым прогреванием. Доминирующая роль в планктоне прибрежного мелководья принадлежит в это время диатомовым с теми же основными формами, которые позднее появляются в глубоководной зоне но, кроме диатомовых, здесь развиваются в заметном количестве вольвоксовые, протококковые и водоросли других групп, которые в глубоководной зоне если и встречаются, то в ничтожном количестве. Момент максимального развития диатомовых весной совпадает в обеих зонах так же, как и июльский минимум.

Синезеленые появляются в мелководной зоне раньше, чем в глубоководной, и максимум их в изолированных мелководьях падает на июль, а в открытых он сдвигается на первую половину августа, тогда как в глубоководной зоне он наблюдается в сентябре.

В закрытых заросших мелководьях биомасса фитопланктона с июля резко падает, в открытых это падение заметно слабее, но все же ясно выражено.

Состав синезеленых мелководной и глубоководной зон несколько различаются. В первой основную массу составляют различные виды *Anabaena*, а в последней — *Aphanizomenon*.

Продуктивность всей мелководной зоны меньше, чем глубоководной, поскольку площадь, занятая высокопродуктивными мелководьями, не столь велика, чтобы восполнить пониженную продуктивность остальных мелководий. Кроме того, площадь наиболее продуктивных заросших мелководий в маловодные годы сильно сокращается, что отражается на общей продуктивности всей мелководной зоны. Это хорошо прослеживается в наиболее маловодные годы, когда продуктивность мелководной зоны бывает значительно меньше продуктивности глубоководной. В многоводные годы, следующие за маловодными, наоборот, продуктивность мелководной зоны в первую половину вегетационного периода выше продуктивности глубоководной, так как затопляются участки, заросшие в предыдущем году высшей сухопутной растительностью, которая при разложении обогащает воды биогенными веществами. Следовательно, даже в многоводные годы фитопланктон заросших мелководий может играть более или менее существенную роль в трофике зоопланктона непосредственно или через бактерий только весной. Поэтому фитопланктон глубоководной зоны имеет более существенное значение для общей продуктивности водохранилища. При сопоставлении формирования фитопланктона Рыбинского водохранилища с таковым Иваньковского и Углического водохранилищ, также изучавшихся нами, выявилась зависимость этого процесса от морфометрических особенностей этих водохранилищ. Рыбинское водохранилище — озеровидный водоем со слабым водообменом. Участки с устойчивыми стоковыми течениями составляют очень небольшую его часть. На основной его акватории преобладают неустойчивые ветровые течения, соответственно силе и направлению которых меняется распределение фитопланктона в вегетационный период. В Иваньковском долинном и Углическом русловом типа водохранилищах формирование фитопланктона протекает под влиянием стоковых течений, водообмен их в восемь раз превышает таковой Рыбинского. Наибольшие скорости течения

в Ивановском водохранилище отмечаются в его верховье (Воляжский плёс), в предплотинном расширенном участке они снижаются. В Угличском водохранилище течения улавливаются по всей его длине, и их величина, а иногда и направление колеблется в зависимости от работы Ивановской и Угличской ГЭС. Это отражается на составе и распределении фитопланктона. В верховьях Ивановского водохранилища основной фон фитопланктона создают диатомовые, синезеленые представлены слабо, но в предплотинных участках они иногда при тихой летней погоде конкурируют с диатомовыми, развиваясь здесь главным образом в заливах, откуда выносятся в открытую часть водоема. Однако обычно они дают меньшую биомассу, чем диатомовые. В Угличском водохранилище господствуют в течение всего вегетационного периода диатомовые. Численность синезеленых, вынесенных из Ивановского водохранилища, в нем быстро снижается по направлению к Угличской плотине и лишь иногда очень незначительно возрастает в предплотинном участке. По биомассе здесь они никогда не превышают диатомовых. На основе изучения фитопланктона Горьковского и Куйбышевского водохранилищ А. Д. Приймаченко, проанализировав также литературные данные по фитопланктону Днепра, выявила следующие закономерности развития альгофлоры в водохранилищах. В водохранилищах речного типа с ясно выраженным течением по всему его протяжению доминируют в течение всего вегетационного периода диатомовые, общая биомасса которых по направлению к плотине падает.

В водохранилищах озерно-речного типа, где есть как участки, сходные с рекой, так и участки, сходные с озером, состав фитопланктона и распределение его биомассы меняется по сезонам в зависимости от изменения скоростей течения. Весной и осенью эти показатели такие же, как в водохранилище речного типа, и в планктоне преобладают те же формы диатомовых. В летний период такая картина наблюдается только в речной части водохранилища. В расширенных озеровидных участках ведущая роль в фитопланктоне может принадлежать диатомовым или синезеленым, но состав первых несколько меняется. Если в речном участке основную массу диатомовых составляют *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*, *Cyclotella Meneghiniana*, *Stephanodiscus astraca*, то в озерных участках все эти формы, кроме *M. italica*, выпадают, и их место занимают *M. Binderana* и особенно энергично развивающаяся *Asterionella formosa* с *Fragilaria crotonensis*.

Общая биомасса фитопланктона в озеровидных участках водохранилища по мере уменьшения скоростей течения повышается в летний период также и за счет нарастания здесь биомассы синезеленых.

В водохранилищах озерного типа распределение и сезонные изменения видового состава фитопланктона сходны с наблюдаемыми в озеровидных участках водохранилищ озерно-речного типа, но особенно в летний период они зависят здесь не от скоростей стоковых течений, так как на большей части их акватории оно практически отсутствует, а от метеорологических условий и от влияния притоков.

Однако в водохранилищах перечисленных типов возможны и некоторые отклонения от этих закономерностей, особенно в водохранилищах, входящих в состав каскада, питающихся водами вышележащих водохранилищ. Так, в Угличском водохранилище распределение фитопланктона иногда отклоняется от обычной схемы вследствие разновременности периодов работы Угличской и Ивановской ГЭС. В Горьковском водохранилище весной, со сбросом холодных бедных планктоном вод из Рыбинского водохранилища, биомасса диатомовых может быть в речных участках ниже, чем в предплотинных. Сброс производственных вод може

также нарушать распределение и вносить изменения в состав фитопланктона. Это имеет место в верховьях Иваньковского водохранилища, где сбросные воды г. Калинин снижают биомассу диатомовых, которая здесь ниже, чем в Иваньковском плёсе.

Полученные нами данные позволяют улучшить прогнозирование развития фитопланктона в сооружаемых водохранилищах.

Поскольку основную биомассу фитопланктона волжских водохранилищ составляют диатомовые, наиболее энергичное продуцирование органического вещества за счет фотосинтеза происходит в водохранилищах речного типа (русловых), где фитопланктон состоит почти исключительно из диатомовых водорослей, и главным образом в их верховьях, где он дает максимальную биомассу. В водохранилище озерно-речного типа также речные участки продуктивнее озеровидных, несмотря на то что биомасса фитопланктона последних в летний период выше. В озеровидных участках этих водохранилищ снижаются скорости течения и нарастают глубины. Они медленно прогреваются, и в них дольше задерживаются наводковые воды. Летом при тихой погоде здесь отмечается явная температурная стратификация. При большой цветности вод волжских водохранилищ их ассимиляционный слой небольшой (2—3 м). Следовательно, этот слой с увеличением глубин в озеровидных участках обслуживает большую толщу водной массы. Нарастание биомассы в них в летний период в большинстве случаев происходит за счет синезеленых водорослей, обладающих исключительной способностью всплывать и образовывать при отсутствии ветровых перемешиваний водной толщи плотные пленки. Это вызывает самозатенение, а также нарушает нормальный фотосинтез водорослей в нижележащих слоях и приводит к частичному их отмиранию. Концентрирование синезеленых водорослей в самом поверхностном слое воды быстро обедняет его биогенными веществами, что отражается на фотосинтетической способности этих водорослей и приводит к снижению их численности. Типично реофильные формы и формы обрастаний, приносимые в озеровидные участки, по мере снижения скоростей стоковых течений оседают на дно и погибают; здесь осаждаются и абiotические взвеси. Поэтому озеровидные участки водохранилищ надо расценивать не как районы повышенного продуцирования первичного органического вещества, а скорее считать их районами аккумуляции органического вещества, синтезированного в речных участках, и чем больше глубины, тем ярче это выявляется. Все эти соображения подтверждены и нашими опытами по учету первичной продукции в водохранилищах разного типа и в различных их участках. Следовательно, озеровидные участки более благоприятны для развития зоопланктона и конечной продукции водоема — рыб, чем речные.

Изучение фитопланктона Рыбинского, Иваньковского и Угличского водохранилищ, сооруженных в довоенные годы, было проведено нами в период, когда состав их флоры уже вполне сложился. Для получения полной картины последовательного формирования фитопланктона в водохранилищах различного типа необходимо было проследить начальные стадии этого процесса. На Рыбинском водохранилище первые альгологические наблюдения были произведены в 1946 и 1948 гг., наполнение же его началось с 1941 г. В Иваньковском аналогичные работы проведены в два первых года его наполнения. При сопоставлении последних данных с данными за истекший период был отмечен ряд изменений как в общем составе фитопланктона, так и в соотношении групп водорослей, входящих в его состав. Но какие факторы вызывают эти изменения, остается далеко еще не выясненным. Принято считать, что фитопланктон водохранилища сла-

гается из того комплекса форм, который существовал в реке, на которой оно сооружено. Но в реке после ее зарегулирования сильно изменяются морфометрические характеристики, заливаются пойменные водоемы со специфической альгофлорой, создаются участки новых мелководий и не существовавшие ранее заливы, изменяется характер устьевых участков притоков, в первые годы также резко меняется и химизм воды. Все это не может не отражаться на существовавшем здесь ранее речном планктоне. Формирование фитопланктона на первых стадиях становления водохранилищ представляет большой практический и теоретический интерес, так как в этот период все его процессы протекают наиболее бурно и могут вызывать ряд отрицательных явлений во всей жизни водоема. Особенности опасения вызывают крайне интенсивные «цветения», обусловленные развитием синезеленых. Учитывая остроту этих вопросов, мы организовали экспедиционные обследования Волги до и после сооружения Горьковского и Куйбышевского водохранилищ от Рыбинска до Волгограда. В настоящий период ведутся систематические наблюдения на Череповецком водохранилище, созданном на Шексне. Результаты этих исследований частично опубликованы, частично подготовлены к печати. В ближайшее время будет возможно приступить к обобщению полученных данных.

ЭКОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РУКОВОДЯЩИХ ФОРМ ФИТОПЛАНКТОНА

Жизнедеятельность водорослей играет важнейшую роль в биологических процессах, протекающих в водохранилищах. Эта роль, с одной стороны, положительная (продуцирование органического вещества), с другой стороны, может быть отрицательной (чрезмерные «цветения», вызываемые массовым развитием некоторых водорослей, могут вызывать заморы рыбы, забивание фильтров очистных сооружений водопроводов, аллергические явления у человека при непосредственном соприкосновении с «цветущими» водами, а также токенизм у человека и животных при употреблении этой воды для питья).

Для понимания сущности всех этих процессов и для направленного воздействия на них в интересах человека совершенно необходимо изучать физиологию и экологию руководящих видов водорослей. Синезеленым водорослям принадлежит основная роль в «цветении» вод волжских водохранилищ. Поэтому их изучению нами было уделено особое внимание.

Все основные формы синезеленых, встречающихся в планктоне волжских водохранилищ, были выделены в альгологически чистые культуры, на которых была изучена потребность этих водорослей в солевом питании (азоте, фосфоре, железе), а также отношение их к органическим соединениям и микроэлементам. Из физических факторов было проследжено влияние температуры и света; из физико-химических — значение pH, мутности и цветности водной среды. Результаты опытов, проведенных в лаборатории, сопоставлялись с наблюдениями в природе, а все подмеченное в водоеме воспроизводилось и проверялось нами в условиях лабораторного эксперимента. Проведенная работа дала нам возможность получить сравнительно полное представление об условиях, необходимых для массового развития синезеленых водорослей, и прогнозировать его. Изучался также вопрос о паличии в клетках синезеленых водорослей волжских водохранилищ токсического начала. Совместно с лабораторией зоопланктона удалось установить, что взвеси клеток синезеленых и водные вытяжки из них при очень больших концентрациях, во много раз превосходящих наблюдаемые нами в природе, если и действовали отрицательно на беспозвоночных и молодь рыб, то аналогичный эффект при тех же условиях получался и

от зеленых водорослей. Следовательно, специфической токсичности синезеленых водорослей нам установить не удалось. По-видимому, те отрицательные явления, которые упоминаются в литературе (заморы рыб, токсикозы, запахи и др.), возможно, не связаны с химизмом клеток синезеленых, а являются результатом интенсивных бактериальных процессов, возникающих при их отмирании и разложении. Синезеленые водоросли, как показала О. И. Феоктистова, более полно используются после их отмирания сапрофитными бактериями, чем зеленые и диатомовые. Но живые синезеленые являются эффективными конкурентами бактерий в потреблении легкоусвояемого органического вещества, и в момент нарастания численности водорослей в слое их обитания содержание бактерий снижается.

Проверялась также способность синезеленых, входящих в состав фитопланктона наших волжских водохранилищ, фиксировать свободный азот воздуха. Оказалось, что из форм, принимающих участие в азотении, этим свойством обладают только виды рода *Anabaena*. Другая положительная роль синезеленых в водоеме — их способность синтезировать ценный витамин — B_{12} . Изученные основные формы волжских синезеленых водорослей оказались способными энергично синтезировать этот витамин, но далеко не в одинаковой степени. В экспериментальных условиях была установлена зависимость этого процесса от наличия в среде кобальта, которого в волжских водах оказалось вполне достаточно. Определения концентраций витамина B_{12} в водах Рыбинского и Угличского водохранилищ показали прямую зависимость ее от численности синезеленых водорослей. С развитием диатомовой концентрация витамина в их водах снижается.

Большое внимание было уделено также изучению первичного продуцирования органического вещества фитопланктоном. Работы, проводимые И. Л. Пыриной, направлены не только на учет первичного органического вещества в различных водохранилищах Волги, а главным образом на изучение факторов и условий, определяющих его величину. Изучалось влияние подводной освещенности на интенсивность продуцирования органического вещества в водоеме, на значение в этом процессе видового состава фитопланктона и его биомассы, а также содержания в водорослях пигментов. В наших опытах для определения величины первичной продукции мы пользовались кислородной методикой, которая при обилии фитопланктона в волжских водохранилищах не требует длительной экспозиции (не более 24 час.), дает сходные результаты с изотопной, но имеет перед ней преимущества, так как дает возможность учитывать одновременно и деструкцию, что невозможно при применении углеродного метода. Последний себя оправдал при работе в пресных олиготрофных водоемах и морях.

Количественное исследование пигментов фитопланктона за последнее время приобретает значительный интерес для гидробиологов. С содержанием хлорофилла связано новообразование органического вещества в процессе фотосинтеза. Каротиноиды и фикобилины способствуют усвоению световой энергии. Изучение количества некоторых пигментов в различных водорослях открывает перспективы более точного и простого учета их биомассы. В связи с этими работами возникла необходимость в освоении спектрофотометрического метода, с помощью которого можно измерять в смешанном экстракте концентрацию нескольких компонентов. Применявшийся ранее советскими гидробиологами фотометрический метод учета различных пигментов требовал их предварительного разделения и очистки, что сопровождается большими потерями исследуемого материала. Спектрофотометрический анализ ацетонового экстракта из планктонных

проб позволил установить содержание хлорофиллов и каротиноидов в фитопланктоне различного состава. Наши спектрофотометрические анализы показали, что у всех водорослей хлорофилл А является преобладающим компонентом пигментной системы. В 1 г биомассы общего фитопланктона содержится около 3% хлорофилла А в расчете на сухой вес, что укладывается в известные по литературным данным пределы. Концентрация этого пигмента в различных водорослях оказалась близкой. Хлорофилл В отмечен в культурах зеленых водорослей. Небольшие количества его были также найдены в фитопланктоне, содержащем эти водоросли. В культурах диатомовых, а также в фитопланктоне с их преобладанием было обнаружено значительное количество хлорофилла С, на долю которого приходилось 50% от суммы всех зеленых пигментов.

Изучалась также зависимость фотосинтеза фитопланктона от интенсивности проникающего в воду света. Свет, помимо непосредственного влияния на пигментный аппарат и на ход фотосинтеза, оказывает воздействие также на распределение водорослей. Данные о зависимости фотосинтеза от световых условий в водосеме необходимы, кроме того, для разработки методики расчета величин первичной продукции по содержанию хлорофилла и энергии солнечной радиации на различных глубинах. Этот метод в последнее время привлекает внимание зарубежных исследователей, так как значительно упрощает и ускоряет работы по определению первичной продукции в экспедиционных условиях. Получение таких данных осложняется, однако, отсутствием достаточно совершенной физической аппаратуры для измерения подводной радиации. Существующие приборы, такие как подводный пиранометр, подводные фотометрические фотометры, являются пока что уникальными и сложны в обращении. Поэтому на основе сконструированного в Институте физиологии растений АН СССР воздушного фотоинтегратора нами был создан довольно простой и удобный в работе фотоэлектрический прибор для измерения проникающей в воду интегрированной энергии солнечного света — подводный фотонтегратор. Суммирование им показаний во времени обеспечивает надежные данные при любом состоянии облачности. Благодаря стабильности фотоэлемента оптические щупы прибора можно экспонировать на свету в течение неограниченного времени, оставляя их в воде подвешенными к поплавку или бую. Достаточно высокая и равномерная чувствительность в измеряемом диапазоне длин волн (400—700 мкм) позволяет избежать погрешностей при изменении спектрального состава света с глубиной. Абсолютные показания прибора, выраженные в энергетических единицах и полученные путем градуировки по естественной радиации с помощью актинометрических приборов, дают возможность сопоставить их данные с данными актинометрических наблюдений.

Одновременные измерения на различных глубинах интенсивности фотосинтеза и освещенности по подводному фотоинтегратору позволили выявить зависимость фотосинтеза различных планктонных водорослей от количества световой энергии. Полученные световые кривые указывают на различное отношение к свету водорослей разных систематических групп. Световая кривая фитопланктона из зеленых водорослей смещена в сторону максимального излучения, в области минимальных интенсивностей света располагается световая кривая фитопланктона из синезеленых. Фитопланктон из диатомовых занимает промежуточное положение. Сравнительно небольшая потребность в свете синезеленых и диатомовых согласуется с литературными данными о приспособительном значении дополнительных пигментов этих водорослей (фикобиллинов, фукоксантина, хлорофилла С) для улавливания под водой желто-зеленого излучения.

Дальнейшее изучение зависимости фотосинтеза фитопланктона от световых условий в водоемах может сыграть значительную роль в создании теории расчета первичной продукции.

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВОДОХРАНИЛИЩ

Строительство гидростанций и зарегулирование равнинных рек на всем их протяжении резко изменяют ландшафт близлежащих районов. В результате затопления поймы и надпойменных террас погибает вся существовавшая мезофильная растительность. Одновременно по берегам водохранилищ возникает ряд совершенно новых своеобразных ландшафтных элементов — зона мелководий искусственных водоемов, зарастающая водной и прибрежно-водной растительностью. При специфичности зоны мелководий, занимающей огромные пространства, возникает необходимость всестороннего изучения ее растительности.

При этом могут быть поставлены следующие основные задачи:

- 1) инвентаризация вновь возникающей флоры и растительности водохранилищ;
- 2) изучение закономерностей формирования естественного растительного покрова мелководий с целью правильного его использования;
- 3) определение продукции прибрежно-водной и водной растительности в свете общих проблем продуктивности природного растительного покрова и продуктивности отдельных искусственных водоемов;
- 4) изучение экологии и физиологии эдификаторов растительного покрова литорали водохранилищ.

Все эти вопросы были затронуты при гидробиотанических исследованиях на волжских водохранилищах, в которых принимали участие геоботаники А. П. Белавская, И. Л. Кореликова, В. А. Экзерцев и В. В. Экзерцева.

Флора волжских водохранилищ. На мелководьях водохранилищ впервые была изучена новая, ранее не существовавшая флора. В процессе созревания искусственного водоема происходит формирование его литоральной зоны. Значение отдельных факторов при формировании флоры литорали зависит от возраста водохранилища. На начальных стадиях ее состав определяется случайным заносом семян и других зачатков. В дальнейшем при отборе видов большое значение имеют режим уровня водоема, климат района, трофические особенности грунтов и вод. На продолжительно существующих водохранилищах с постоянным летним горизонтом вод формирование флоры заканчивается к 15—20-му году. Водоохранилища многолетнего регулирования с колеблющимся по годам уровнем не имеют установившейся флоры и по истечении этого периода.

Флора мелководий водохранилища независимо от возраста его значительно богаче флоры естественных водоемов. Совмещение в водохранилищах условий среды, аналогичных с условиями реки, озера, болота и пересыхающего водоема, расширяет состав его флоры и делает доступными отдельные участки его мелководий для видов различных экологических типов.

По экологическим группам флора продолжительно существующего водохранилища с постоянным летним горизонтом вод (Иваньковское водохранилище) распределяется следующим образом: мезогигрофиты 8%, гигрофиты 60%, гидрофиты 20% и гидатофиты 12% от общего числа видов. Как видно, наиболее обширно представлена группа гигрофитов, тогда как собственно водные и прибрежно-водные растения составляют

32% от флоры водоема. Однако массовыми на водохранилище являются именно прибрежно-водные и водные виды (гидрофиты и гидатофиты). Большинство этих растений — доминанты и эдификаторы сообществ, занимающих значительные площади мелководий водохранилищ. Растения же наиболее многочисленной группы гигрофильных видов сообществ не образуют, а растут единично в фитоценозах гидрофитов. В противоположность этому во вновь созданных водохранилищах и на водохранилищах с резкими колебаниями уровня гигрофильные и мезогигрофильные виды доминируют не только в составе флоры, но являются доминантами в сложении сообществ. Расселение же водных растений на все доступные им участки этих водоемов часто растягивается на десятки лет.

При характеристике флоры каскада водохранилищ необходимо отметить изменения распространения, а иногда и ареала некоторых прибрежно-водных и водных растений. В литорали искусственных водоемов появляется комплекс факторов, благоприятных для видов, ранее не встречавшихся в данных климатических условиях. Наличие сплошной подной трассы с замедленным водообменом и благоприятные условия среды способствуют расселению на водохранилищах редких в данном районе видов. Так, на мелководьях Куйбышевского водохранилища на 7—8-м году его существования массового распространения достигли рогоз узколистный, рогоз Лакемана, рогоз ячеистый, рогоз суженный, сальвиния плавающая и ряска горбатая, ранее редко или совсем не встречавшиеся в водоемах Средней Волги.

Подобная закономерность изменения ареала прослежена и у ряда других представителей водной флоры.

Растительность волжских водохранилищ. Одновременно с изучением флоры была проведена инвентаризация растительности волжских водохранилищ.

Растительность Ивановского водохранилища представлена вполне сформировавшимися сообществами макрофитов, располагающимися строго зонально в зависимости от нарастания глубины и изменения трофических условий грунтов и вод. Основные площади зарослей приурочены к заливам и межостровным мелководьям с глубинами до 2 м. Быстрому зарастанию и заболачиванию мелководий Ивановского водохранилища способствовали сравнительное постоянство уровня, небольшая проточность на мелководьях и отсутствие значительного волнения. В настоящее время на мелководьях водохранилища господствуют сообщества машника волжского, занимающие 23% всей площади растительности; значительные площади мелководий заняты фитоценозами хвоща приречного (9.5%), тростника обыкновенного (8.1%), осоки острой (14.6%), рдеста пронзеннолистного (6.6%), урути мутовчатой, телореза алювинидного и др.

Общая площадь зарослей макрофитов в Ивановском водохранилище равна 5465 га, или 17% от общей площади водоема. Сообщества прибрежно-водных и водных растений Ивановского водохранилища просты по структуре и бедны по флористическому составу. Небольшой спад воды, наблюдающийся в некоторые годы, приводит к смене экологических условий в течение сезона и к проникновению в состав ассоциации некоторых нехарактерных, случайных видов.

В зависимости от типа прибрежий, различающихся по гидрологическим условиям и трофическому режиму, поясное распределение сообществ гидрофитов на поперечном профиле берега различно. На мелководьях Ивановского водохранилища можно выделить целый комплекс обобщенных экологических рядов ассоциаций, постепенно сменяющих друг друга в связи со сменой экологических условий.

Угличское водохранилище заросло меньше, чем Ивановское. Довольно постоянный уровеньный режим и продолжительный срок существования этого водоема способствовали созданию в его литорали сложившихся сообществ водных и прибрежно-водных растений. Как и в прибрежье Ивановского водохранилища, массового распространения достигли сообщества маляника водяного, занимающие 25% всей площади зарослей, осоки острой (12.6%), тростника обыкновенного (12.2%) и урути колосковой (12%). В отличие от предыдущего водохранилища незначительные площади мелководий заняты сообществами шифейных видов, телореза и хвоща приречного. Общая площадь зарослей макрофитов равна 1341 га. В структурном отношении сообщества этих двух водохранилищ мало чем отличаются, однако колебания уровня Угличского приводит к большой нестроте флористического состава отдельных растительных формаций. Как и на Ивановском, смена условий обитания на различных участках водохранилища позволяет выделить в соответствии с нарастающим глубиной комплексе обобщенных экологических рядов ассоциаций.

Рыбинское водохранилище также относится к одному из старейших волжских водохранилищ. Отличительными особенностями этого водоема являются резкие колебания уровня и волнения в большей части мелководий. В процессе резких межгодовых колебаний уровня происходил отбор растительных сообществ, наиболее приспособленных к условиям меняющегося обводнения. В результате на водохранилище господствуют фитоценозы амфибийных растений. В связи с неблагоприятным действием колеблющегося уровня и сокращением площадей затопленных лесов заросли водных видов все время сокращались. В последние годы намечается тенденция к уменьшению площадей всех зарослей. Общая площадь растительности Рыбинского водохранилища составляет 2% от площади всего водоема. Видовой состав сообществ и их структура чрезвычайно пестры. Можно говорить лишь о сформированном поясе осок. Формации других растительных зон насыщены временниками или реликтами растительности предыдущих, отличных по водности, лет.

В 1957 г. были заполнены до проектного уровня Горьковское и Куйбышевское водохранилища. Постоянное однотипное обводнение прибрежья Горьковского водохранилища способствовало быстрому созданию в его литорали растительных сообществ, которые располагаются строго зонально в зависимости от нарастания глубины. Однако ввиду молодости водохранилища растительный покров находится еще в начальной стадии формирования и отличается большой пестротой и нарушением структуры. Зарастание протекает более интенсивно по верховьям заливов с притоками. Здесь можно найти и установившиеся сообщества. Наибольшее распространение на водохранилище получила группа воздушно-водных растений, в особенности широколистное амфибийное разнотравье.

Самой типичной для первого года существования Куйбышевского водохранилища была формация тростника. Рдесты, элодея и другие гидрофиты не получили широкого распространения на мелководьях.

На втором и третьем году существования Куйбышевского водохранилища было выделено три основных типа зарастающих мелководий.

1-й тип — мелководья нижних и средних участков водохранилища и заливов без притоков. Здесь в результате подъема вод все пойменные озера, ручьи и другие очаги распространения водной растительности были погребены под толщей воды, литораль же образовалась вдоль возвышенных участков террас, на которых в прошлом господствовали мезофитные и ксерофитные группировки. Этот тип прибрежья характеризуется дефи-

цитом семян и органов вегетативного размножения собственно прибрежной и водной растительности.

2-й тип — мелководные участки верховьев заливов, образовавшихся по долинам притоков. Зона с глубинами до 2.5 м расположена на пойме, где сохранились органы вегетативного размножения гидрофитов и частично их сообщества, существовавшие там ранее. Одновременно реки приносят в верховья заливов семена гидрофитов.

3-й тип — мелководья верхних участков водохранилищ — по морфометрии и гидрологическому режиму приближается к поймам рек. Основными факторами распределения растительных сообществ на мелководьях этого типа являются интенсивность аллювиального процесса и продолжительность затопления.

Растительность мелководий средних и нижних участков водохранилища и заливов без притоков (1-й тип) в первые годы их существования представляет довольно пеструю мозаику из группировок сорняков — череды, куриного проса, девясила британского, зюзника, мяты, щавеля морского, пырея, между которыми встречаются куртины рогоза и камыша.

Иную картину представляет растительность мелководий в верховьях заливов по притокам Волги (2-й тип). Уже на втором году существования водоемов на таких участках выявляется поясное распределение растительности. В составе травостоя преобладают гидрофильные и гидатофильные виды. Захват свободных территорий и смыкание отдельных зарослей происходит в более короткий срок, чем на других участках.

Основные площади мелководий верховьев водохранилища (3-й тип) приурочены к районам прирусловых валов и грив центральной поймы. Вследствие различия интенсивности аллювиального процесса, протекающего во время весеннего паводка, растительность мелководий прируслового вала и центральной поймы различна. На местах, где были осыпники и ивняки прирусловых валов, в первые годы происходит обычное для поймы рек зарастание песчаных отмелей. В центральной пойме частично сохранились подтопленные сообщества луговой растительности, но чрезмерное увлажнение создает условия для поселения в них сорных гидрофильных видов. В постоянно обводненной зоне мелководий на месте центральной поймы разрастаются куртины рдестов, камыша, сусака.

Строение сообществ макрофитов в этих типах мелководий различно. В верховьях заливов и в верховьях водохранилища уже в первые годы растительный покров состоит из вполне сложившихся ценозов. На остальных же участках небольшие по площади заросли являются случайными, состав и сложение их зависят в первую очередь от заноса семян.

В последние годы на мелководьях Куйбышевского водохранилища, особенно в средних и нижних его участках, безраздельно господствуют сообщества рогоза узколистного. Довольно часто встречаются фитоценозы рогозов суженного, ячештого и Лаксмана. Совсем не получила распространения погруженная и плавающая прикрепленная растительность. Позднее весеннее наполнение водохранилища способствует широкому расселению временных группировок из щавеля морского и курчавого.

В июне 1961 г. был достигнут проектный уровень на Волгоградском водохранилище. Процесс зарастания мелководий этого водоема имеет много общего с таковым Куйбышевского. В настоящее время наибольшее распространение на мелководьях имеет группа формаций воздушно-водной растительности. Она наиболее богата в фитоценологическом отношении. Распределение растительных формаций по площади мелководий

неравномерно. В верховьях водохранилища в растительном покрове господствуют сообщества стрелолиста, ситняга, рогозов. Крайне редко встречаются здесь фитоценозы тростника. Последние занимают господствующее положение в нижних участках при зарастании заливов правобережья, а также на заостровных мелководьях средней части водохранилища. Сообщества рогозов отмечены по всему побережью.

На Волгоградском водохранилище можно выделить следующие типы зарастающих мелководий:

1) мелководья левобережья по балкам и заливам без притоков, 2) мелководья заливов с притоками, 3) мелководья верховья водохранилища.

В отличие от верхневолжских водохранилищ, свободноплавающие и погруженные фитоценозы не играют никакой роли в сложении растительного покрова литорали Волгоградского водохранилища.

Структура растительного покрова на протяжении водохранилища различна. В верховьях сообщества в основном сформированы, тогда как в средней и нижней части водохранилища большинство фитоценозов имеет зарослевый пятнистый облик и лишь сообщества рогоза и тростника иногда представлены односоставными сомкнутыми ассоциациями.

Все группировки прибрежных и водных растений просты по структуре и бедны по флористическому составу. В большинстве случаев это односоставные и одноярусные группировки. Несколько особняком стоят фитоценозы, расположенные в зоне кратковременного весеннего затопления, набор видов которых обогащается за счет ксерофильных и мезофильных растений. В этой зоне происходит контакт двух экологических типов растительности. Обильное увлажнение и обводнение в весеннее время обеспечивает возможность роста воздушно-водных видов. В период обсыхания на этих участках поселяются сорные и степные растения.

Формирование растительности водохранилищ

На процессе формирования высшей водной растительности в литорали водохранилищ оказывает влияние ряд факторов. В первые годы ведущим является наличие семян и органов вегетативного размножения водных растений, режим уровня и морфологические особенности водоема.

При создании водохранилищ на крупных реках пойменные озера, заливы, притеррасные болота и другие очаги распространения водной растительности затопляются на большую глубину, и растущие там макрофиты погибают. Источником же пополнения водной флоры остаются лишь близлежащие незатопленные естественные водоемы и болота плакорных элементов ландшафта. Основные площади мелководий водохранилищ степной и полупустынной зон приурочены к участкам, лишенным этих источников гидрофитов и занятым ксерофильной растительностью. Часто даже в верховьях водохранилища, где подиертые воды реки затопляют пойму на небольшую глубину, зона мелководий приурочена к ее возвышенным участкам, также покрытым ранее мезо- и ксерофильной растительностью. Поэтому в первые годы на Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах ощущался резкий дефицит семян и органов вегетативного размножения водных растений.

Иначе зарастание литорали протекает на водохранилищах зоны хвойных лесов (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, отчасти Горьковское). Обилие болот и озер не только в пойме, но и на водоразделе уже в первые годы обеспечивает семенным материалом все мелководные участки. Из многочисленных водоемов поймы и надпойменных террас, занятых при

заполнении водохранилища на небольшую глубину, начинается интенсивное распространение погруженных неприкрепленных растений. Богатство вод биогенными элементами способствует бурному разрастанию растений этой группы, наиболее тесно связанных с водной средой. Наряду с развитием погруженной растительности в первые же годы начинается процесс заселения обмывающих мелководий растениями воздушно-водной группы, а также некоторыми луговыми видами, обладающими широкой экологической амплитудой и способными расти во временно обводняемой зоне. Зачатки гидрофитов заносятся из тех же озер и болот бассейна водохранилища, что и зачатки погруженных растений. От обеспеченности зачатками зависит и ход зарастания верховьев заливов с притоками, без притоков и верховьев водохранилищ.

Вторым важным фактором процесса зарастания водохранилища является уровеньный режим. По режиму уровни волжские водохранилища можно разбить на три группы:

1) водохранилища, ежегодно наполняемые до одной и той же отметки и сохраняющие в течение лета сравнительно постоянный уровень; такой режим имеют Горьковское и отчасти Ивановское водохранилища;

2) водохранилища, ежегодно наполняемые до постоянной отметки, с постепенным падением уровня в течение лета (Угличское, Куйбышевское — по уровням 1958 и 1959 гг. и в некоторые годы Ивановское);

3) водохранилища с варьирующим по годам весенним наполнением, с постоянным падением уровня в течение лета; такой уровень свойствен одному из наиболее изученных водохранилищ Волги — Рыбинскому.

В зависимости от режима уровня различна и скорость формирования прибрежных фитоценозов. На водохранилищах с постоянным горизонтом воды через 5—10 лет создаются сформированные растительные сообщества, распределение которых на мелководьях подчиняется строгой зональности. На водохранилищах переменного весеннего наполнения растительный покров нарушен, пятнист, часто сильно подавлен. Постепенное падение летнего уровня водохранилищ второй группы хотя и задерживает несколько процесс формирования растительных сообществ и естественное течение их смен, но одновременно способствует расширению площадей, доступных для существования воздушно-водных растений. Однако это падение не приводит к такому многообразию распределения макрофитов, какое наблюдается на водохранилищах переменного весеннего наполнения.

Третьим фактором процесса формирования растительного покрова прибрежья искусственных водоемов является их морфология. Водоемы с озеровидным плёсом, возникающие в затопленных междуречьях, менее подвержены зарастанию. Напротив, на водохранилищах с сильно расчлененной береговой линией процесс формирования растительного покрова протекает быстрее (костромское расширение Горьковского водохранилища).

На более поздней стадии сукцессии фактор морфометрии определяет некоторые трофические особенности грунтов и вод мелководий, которые в свою очередь непосредственно влияют на процесс смены растительности. Наличие заливов и отпущиваемых мелководий приводит к их интенсивному заболачиванию и соответствующим сменам фитоценозов. На открытых же участках мелководий, несмотря на развитие растительности, не происходит накопления органических веществ в грунтах и не наблюдается заболачивания.

Трофические свойства грунтов и вод водохранилища являются движущим фактором сукцессии гидрофитов в литорали продолжительно существующих водохранилищ.

Скорость процесса формирования растительного покрова зависит от местоположения участка водохранилища и от глубинного расположения ценоза. Интенсивнее он проходит в верховьях водохранилищ и в верховьях заливов по притокам. Благодаря обилию зачатков эти участки зарастают быстрее и растительный покров их находится на более поздних этапах сукцессии, чем в других участках водохранилища. Различия в зарастании верховьев водохранилища и верховьев заливов с притоками наблюдаются в дальнейшем. Если на первых этапах формирования растительности реки обеспечивают мелководья зачатками водных растений и тем ускоряют процесс сингенеза, то на более поздних реки обогащают мелководья аллювиальными отложениями и тем самым предотвращают наступление болотной стадии зарастания.

Процесс формирования растительного покрова волжских водохранилищ проходит ряд стадий. На водохранилищах с постоянным летним уровнем, расположенных в зоне хвойных лесов, можно выделить следующие четыре этапа господства того или иного типа растительности: 1) нитчатые водоросли и свободно плавающая растительность; 2) сообщества широколиственного воздушно-водного разнотравья (амфибииды), погруженные корневищных видов и элодеи; 3) сообщества узколиственного корневищного разнотравья (с преобладанием манника водяного), погруженные корневищные виды и пимфейцы; 4) болотные группировки с преобладанием хвоща приречного, вахты и телореза. На водохранилищах с колеблющимся по годам уровнем ход смены растительности несколько иной. На Ивановском и Угличском водохранилищах в первые годы массового распространения достигают свободноплавающие растения. Однако чередование различных по водности лет привело к отбору жизненных форм растений, наиболее приспособленных к условиям меняющегося обводнения (амфибииды). В годы низкого уровня ведущее место в сложении растительного покрова занимают временники.

В мелководьях нижней части Куйбышевского водохранилища и на мелководьях Волгоградского, бассейны которых лежат в зоне ковыльных и полянных степей, можно выделить иные этапы формирования растительного покрова: 1) господство на мелководьях сорняков и некоторых гидрофитов, перенесших затопление (тростник и горец земноводный); 2) случайные группировки узколиственного воздушно-водного разнотравья (рогоз, тростник, клубникамыш, сусак) при продолжающемся господстве сорняков, в погруженном ярусе появляются рдесты; 3) узколистное воздушно-водное разнотравье с преобладанием сообщества рогоза и тростника на большей части водохранилища и широколиственное воздушно-водное разнотравье (частуха и стрелолист) в его верховьях. Погруженная корневищная растительность развита незначительно.

Необходимо отметить, что, несмотря на благоприятные условия, процесс формирования прибрежно-водной и особенно водной растительности протекает довольно медленно. Особенно это проявляется на водохранилищах южных районов. Основным фактором, задерживающим нормальное течение этого процесса, является бедность зачатками водных растений. При обсеменении мелководий сукцессии на водохранилище проходят быстрее. Для ускорения этого процесса можно рекомендовать искусственное разведение в литорали водохранилища хозяйственноценных гидрофитов (рис канадский, рис дальневосточный и др.). Мероприятия по разведению хозяйственноценных водных растений нужно осуществлять, учитывая закономерности формирования естественного растительного покрова. Освоение мелководий водохранилищ под культуру ценных кормовых растений нужно проводить на первом этапе формирования растительного

покрова, когда возникающие сообщества сильно изрежены и не успели заселить все доступные для них мелководья. Разведение растений, способных переносить временное затопление, лучше начинать с верховьев заливов по рекам. Культура полезных растений в верховьях заливов и в верховьях водохранилища будет препятствовать зарастанию этих участков сорными гидрофитами и способствовать естественному расселению культурной флоры на ниже расположенные мелководья. Ежегодная уборка зеленой массы предотвратит процесс заболачивания верховьев заливов.

Продукция водной растительности водохранилищ. Была определена продукция сообществ прибрежно-водных и водных растений в литорали волжских водохранилищ. В результате картирования установлены площади зарастания. Площадь, занятая гидрофильной растительностью в Ивановском водохранилище, составляет 16,7% от общей площади зеркала водоема. Ежегодно в результате отмирания гидрофитов в водохранилище поступает 24824 т органического вещества, что при пересчете на единицу площади и объема водохранилища составляет 75,8 г/м² и 22,2 мг/л. Высокая продуктивность литоральной зоны определяет и высокую продуктивность всего водоема.

Площадь зарослей Угличского водохранилища равна 1341,1 га, или 5,3% от общей его площади. Продукция высшей растительности равна 4183,2 т в абсолютно сухом весе, или при пересчете на органическое вещество 3823,5 т. За вегетационный период прибрежная и водная растительность образуют 15,4 г/м², или 3,1 мг/л, органического вещества, т. е. в 6—7 раз меньше, чем на Ивановском.

Общая биомасса растительности зоны затопления Рыбинского водохранилища равна 32 500 т воздушно-сухого веса, что при переводе на всю площадь и объем водохранилища составляет 8 г/м² и 1,3 мг/л. По сравнению с Ивановским водохранилищем эти показатели очень низки и говорят о крайне незначительной роли высшей растительности в обогащении органикой такого огромного водоема, каким является Рыбинское водохранилище.

Еще ниже продуктивность растительного покрова литорали недавно созданных волжских водохранилищ. На мелководьях Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ гидрофиты занимают не все доступные для них площади и ежегодно расселяются на новые участки. Общая же площадь зарослей составляет доли процента от площади водохранилищ. Особенно незначительно заросла литораль Волгоградского искусственного моря. Продуктивность формирующихся растительных группировок новых водохранилищ близка к продуктивности, создаваемой аналогичными растительными сообществами на продолжительно существующих искусственных и естественных водоемах. Хотя урожайность отдельных фитоценозов достаточно высока, первичная продукция высшей растительности может повлиять лишь на круговорот веществ в небольших участках. Влияние продукции высших растений на эти искусственные водоемы невелико.

Таким образом, на Ивановском и Угличском водохранилищах первичная продукция макрофитов определяет их биологическую продуктивность. Роль высшей водной растительности в круговороте веществ Рыбинского, Куйбышевского, Горьковского и Волгоградского водохранилищ ничтожна в настоящее время и вследствие особенностей их морфометрии незначительно возрастет в дальнейшем.

Естественный растительный покров литорали волжских водохранилищ мог бы пополнить кормовую базу животноводства близлежащих районов. Кормовая ценность многих видов водных растений общеизвестна.

В первую очередь могут быть использованы в виде сена или силоса такие массовые на водохранилищах виды, как манник водяной, канарсечник тростниковидный, стрелолист обыкновенный, телорез алоэвидный, рдесты блестящий и пронзеннолистный. Урожайность сообществ этих растений иногда во много раз превышает урожайность наиболее продуктивных луговых ассоциаций. Заросли манника в среднем по волжским водохранилищам дают от 3 до 7 т, телореза — от 3 до 5, рдеста пронзеннолистного — от 1 до 3, олодея — от 3 до 5 т сена на 1 га. Только на двух верхневолжских водохранилищах ежегодно можно получать около 3 млн ц сена. Использование водной растительности способствует изменению биологических процессов, протекающих в прибрежной зоне водохранилищ, так как ежегодное извлечение из водоемов части органических веществ, продуцируемых макрофитами, предотвратит заболачивание литоральной зоны.

Биология прибрежно-водных растений. В последние годы начаты работы по изучению биологии манника водяного. Манник водяной является одним из наиболее распространенных видов, заселяющих мелководья естественных и искусственных водоемов европейской части СССР. Его сообщества заняты громадные площади литорали волжских водохранилищ. При изучении фенологии манника было установлено, что рост и развитие его начинаются раньше и заканчиваются позднее, чем у других прибрежно-водных растений. В условиях средней зоны вегетация этого вида продолжается около 6 месяцев. Однако фазы развития на разных водоемах и разных глубинах не совпадают. Цикл развития этого вида также зависит от степени обводнения. На увлажненных участках и небольших глубинах развитие побегов манника проходит по моноциклическому типу. На участках с большими глубинами побеги манника развиваются по дициклическому типу. Установлено, что в зависимости от обводнения фитоценотический и экологический оптимумы роста и развития манника не совпадают. Фитоценотический оптимум приходится на глубину 30—50 см, экологический — 60—90 см.

При изучении динамики биомассы этого вида выявлено, что ее нарастание на всех участках происходит по одному типу. Максимальный прирост биомассы приходится на конец июля—начало августа. В дальнейшем, несмотря на общее нарастание биомассы, темп прироста значительно снижается.

ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ВОДОЕМАХ И РОЛИ МИКРООРГАНИЗМОВ В ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ

Исследования, проводившиеся лабораторией микробиологии, охватывали весьма широкий круг вопросов. Некоторые из них выходили за рамки обычных микробиологических работ, поскольку их объектом не всегда были только бактерии, но и другие водные организмы (водоросли, беспозвоночные, рыбы). Также не всегда эти исследования производились на внутренних водоемах, а ряд их проведен на морях и океанах. Но это явилось необходимым следствием самой постановки основной задачи лаборатории, которая заключалась в выявлении роли бактерий в продуцировании и трансформации органического вещества в водоемах. В этих процессах бактерии являются не единственными участниками, а глубокое их понимание невозможно на основе изучения жизнедеятельности бактерий лишь в пресных водоемах. Таким образом, все проводившиеся микробиологические исследования внутренне связаны между собой. Однако это не исключает возможности выделения более или менее обособленных их разделов.

1. ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССОВ ПРОДУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Продуктивность водоема в значительной степени зависит от интенсивности процессов продукции органического вещества фитопланктоном и высшей водной растительностью и его деструкции.

Поскольку основными водоемами, на которых производились наши исследования, являлись Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское и другие водохранилища, площадью в несколько тысяч квадратных километров каждое, определение величины фотосинтеза фитопланктона приходилось проводить в экспедиционных условиях. Это вызывало большие затруднения при определении первичной продукции органического вещества в водоеме кислородным методом. В связи с этим Ю. И. Сорокин модифицировал радиоуглеродный метод Стиман Нильсена и широко применил его на Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Этот метод дал возможность сделать количественную оценку продукции органического вещества под 1 м² в крупных внутренних водоемах, морях и океанах. Произведенные работы показали, что в различных частях акватории водохранилищ и в разные годы процессы фотосинтеза идут с различной интенсивностью. Годовая величина продукции органического вещества достигает в Рыбинском водохранилище 150—180 г углерода на 1 м².

В дальнейшем эта методика была применена В. И. Романенко и аспирантом М. А. Салмановым при сравнительном изучении целого ряда водохранилищ и озер, расположенных в различных почвенно-климатических зонах: озера Белое и Онежское, водохранилища Куйбышевское, Выгозерское, Свирское, Камское, Ивановское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чир-Юртское в Дагестане, Ташкенрицкое и Сарызынское на реке Мургаб в Средней Азии и Мишгечаурское на Кавказе. Обобщение полученных материалов показало, что наиболее интенсивно фотосинтез происходит в водохранилищах средней полосы. В южных водохранилищах, расположенных в предгорьях, как правило, вода более мутная, вследствие чего трофогенный слой не превышает нескольких сантиметров и продукция органического вещества мала.

В олиготрофных озерах, таких как Онежское и Байкал, вследствие большой прозрачности воды трофогенный слой достигает нескольких метров, и при пересчете на 1 м^2 фотосинтез приближается к тем величинам, какие отмечены в водохранилищах средней полосы. Однако абсолютная величина продукции органического вещества здесь выражается сотыми долями миллиграмма $\text{C}/\text{л}$ и уже не учитывается кислородным методом.

После того как методика определения величины фотосинтеза фитопланктона была разработана Ю. И. Сорокиным и апробирована на ряде водохранилищ и в Японском море, он принял участие в ряде океанографических экспедиций на э/с «Витязь», «Седов» и «Ломоносов». Определения величины фотосинтеза под 1 м^2 были проведены на большом количестве станций в обширных районах Японского и Черного морей и в тропической части Атлантического и Тихого океанов. Был получен большой экспериментальный материал, выясняющий зависимость вертикального распределения фитопланктона и скорости фотосинтеза от подводной освещенности и температурной стратификации. Была изучена зависимость скорости фотосинтеза от подводной освещенности и установлено, что фитопланктон скапливается в зоне температурного скачка. Таким образом, продукция органического вещества в столбе воды одинаковой площади сечения зависит не только от освещенности, но и от термической стратификации зоны фотосинтеза. Эти исследования дали возможность провести районирование больших зон Мирового океана по признаку продуктивности вод.

2. ИЗУЧЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ВОДНЫХ БАКТЕРИЙ

Для решения вопросов круговорота вещества в водоемах необходимо знать физиологию участвующих в этом процессе организмов.

В связи с этим был проведен целый ряд работ по физиологии отдельных групп микроорганизмов. При этом особое внимание было уделено изучению физиологии автотрофных бактерий. На основании литературных данных и своих экспериментальных работ по водородной редукции сульфатов Ю. И. Сорокин изложил свои взгляды на хемосинтез в работе «Теория хемоавтотрофии». Он дал четкое определение хемосинтеза как типа обмена. Сравнение биохимического механизма, связывающего энергетический и конструктивный обмен у гетеротрофных и автотрофных бактерий, привело его к выводу о единстве биохимических процессов у этих организмов и конструктивном обмене.

Ввиду того что выделение чистой культуры *Desulfovibrio desulfuricans* представляло большие затруднения, Ю. И. Сорокиным была разработана методика выделения чистой культуры сульфатредуцирующих бактерий и изучен процесс усвоения углекислоты при росте этой культуры

в автотрофных и гетеротрофных условиях. Было показано, что даже при развитии на лактате *Desulfovibrio desulfuricans* строит свою биомассу на 30% за счет усвоения свободной углекислоты.

В чистой культуре сульфатредуцирующие бактерии для своего развития и редукции сульфатов способны использовать лишь молочную и муравьиную кислоты и этиловый спирт. Другие органические кислоты, сахара и многоатомные спирты используются лишь в накопительных культурах в присутствии сопутствующих бактерий. Эти данные весьма важны для познания процесса сульфатредукции в природных условиях.

Приблизительно у 30 различных видов водных бактерий был определен процент усвоения свободной углекислоты при росте их в условиях гетеротрофного питания. Оказалось, что гетеротрофные формы строят лишь от 2 до 6% своей биомассы за счет углерода углекислоты. В ходе этих работ был выделен новый вид бактерий, способных строить вещества своего тела целиком за счет углекислоты, используя энергию окисления муравьиной кислоты.

И. Н. Дзюбан была изучена физиология питания 16 видов микробактерий, выделенных из воды Рыбинского, Ивановского и Угличского водохранилищ; они были способны развиваться на жидких углеводородах в качестве единственного источника органического вещества и разрушать гуминовые и пектиновые вещества, что очень важно для понимания процессов минерализации органического вещества в водохранилищах.

3. КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ХЕМОСИНТЕЗА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДОЕМАХ

После усовершенствования разработанной нами ранее методики определения величины хемосинтеза в водоемах она была применена в исследованиях на Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском и других водохранилищах. Было установлено, что в большинстве случаев величина хемосинтеза в этих водоемах не превосходит 0.002 мг С/л в сутки. Лишь там, где или водохранилища в анаэробных условиях энергично распадаются с образованием метана и водорода или где идут активные процессы редукции сульфатов и сероводород поступает в водную массу, величина хемосинтеза сильно возрастает. Такая устойчивая низкая величина хемосинтеза в открытой части водохранилищ при пересчете на весь объем воды за годичный срок давала уже значительную величину, сопоставимую с величиной фотосинтеза. Это заставило обратить большое внимание на определение величины фиксации углекислоты гетеротрофными микроорганизмами. Соответствующие опыты в лабораторных условиях были проведены Ю. И. Сорокиным с чистыми культурами бактерий и В. И. Романенко со смешанной микрофлорой воды водохранилищ. Эти опыты показали, что при развитии за счет растворенного в воде или добавленного извне органического вещества гетеротрофная микрофлора фиксирует свободную углекислоту, которая составляет до 6% от углерода органического вещества биомассы бактерий.

Исходя из величины биомассы бактерий и интенсивности их размножения, можно было для отдельных конкретных случаев рассчитать величину гетеротрофной ассимиляции углекислоты. Величина эта в большинстве случаев оказалась идентичной той, которая ранее отнеслась за счет хемосинтеза. Внесение соответствующей поправки показывает, что за счет хемосинтеза ощутимая продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище происходит в зимний период под старым руслом р. Мологи в районе Брейтова, в районе Перебор и наблюдалась в пер-

вый и второй год после заполнения Куйбышевского водохранилища в его Сусканском заливе.

Следует отметить, что определение величин деструкции органического вещества в водохранилищах показывает, что эта величина повсюду намного превосходит первичную продукцию органического вещества. Нужно полагать, что большая величина деструкции связана с поступлением органического вещества с площади водосбора.

4. РАБОТЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ МИКРОФЛОРЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

Исследованиями микрофлоры водохранилищ различных типов занимались С. И. Кузнецов, М. И. Новожилова, Ю. И. Сорокин, М. А. Салманов, В. И. Романенко и Г. А. Марголина. Было показано, что характер микрофлоры зависит от водного режима водохранилища, времени, прошедшего с момента его заполнения, и характера растительности на залитой площади. М. И. Новожилова провела сезонные наблюдения колебаний общего числа бактерий, числа сапрофитов и скорости размножения бактерий в Рыбинском водохранилище.

Исследования микрофлоры грунтов Рыбинского водохранилища, выполненные Ю. И. Сорокиным, помогли пролить свет на причины чрезвычайной бедности бентоса в открытой его части. Достаточно полная картина микробиологических процессов при залипании крупнейшего равнинного водохранилища — Куйбышевского — была дана аспирантом М. А. Салмановым. Эти исследования выявили сезонную динамику численности важнейших групп бактерий и сопровождалась подробными измерениями первичной продукции и деструкции органического вещества.

Наиболее полные наблюдения над формированием микрофлоры были проведены в первые годы заполнения Череповецкого водохранилища. Здесь были залиты большие площади леса и болот. В связи с этим в первый и второй год после начала заполнения в средней части водохранилища отмечалось снижение кислорода до нуля даже в поверхностном слое воды. Общая численность бактерий возрастала до 4 млн в 1 мл. Процессы сульфатредукции наблюдались лишь в конце вегетационного периода не только первого, но и второго года существования водоема.

Аналогичная картина увеличения численности бактерий была отмечена при «созревании» Горьковского и Куйбышевского водохранилищ, где этот период длился 3—4 года.

Большинство изучавшихся водохранилищ относится к мезотрофному типу, и расположены они в средней лесной полосе. Из них наиболее полно изучены Рыбинское и Куйбышевское. Общее количество бактерий в них в период стабилизации устанавливается в пределах от 1 до 2 млн в 1 мл, а количество сапрофитов от 100 до 1000/мл. Скорость размножения бактерий колеблется от 8 до 24 час., а при низких зимних температурах измеряется несколькими сутками.

В литорали, или зоне временного затопления, в период высокой воды численность бактерий сильно возрастает и ограничивается выделением их зоопланктоном. Как правило, здесь размножение бактерий идет интенсивнее вследствие большого содержания в воде органического вещества, поступающего при распаде высшей водной растительности. Количество же бактерий на поверхности этой растительности при отмирании ее достигает 1 млрд на 1 г соскребов. По-видимому, за счет этих бактерий происходит питание личинок фитофильных хирономид.

В водоемах олиготрофного типа бактериальное население было обследовано в озерах Онежском и Байкале. Первое из них регулирует уровень

в олиготрофных свирских водохранилищах, а второе — в Иркутском. Как правило, общее количество бактерий в олиготрофных водохранилищах в 5—10 раз меньше, чем в мезотрофных, и выражается величинами 150—400 тыс. в 1 мл. Количество бактерий в плах этих водохранилищ также раз в 10 меньше, чем в мезотрофных, и колеблется от 200 до 400 млн в 1 г сырого грунта. Здесь развитие фитопланктона лимитируется недостатком биогенов, а отсюда низкая первичная продукция органического вещества.

Совершенно иными причинами вызвана олиготрофия предгорных водохранилищ, каковы Чир-Юртское, Ташкепринское, Сарызынское и в известной мере Мингечаурское. Реки Сулак, Мургаб и Иори несут такое количество взвешенных илстых частиц, что прозрачность воды измеряется в них величинами 3—10 см. Вследствие этого в верховьях водохранилищ практически фотосинтез отсутствует. Общее количество бактерий достигает 14 млн в 1 мл, а число сапрофитов выражается десятками тысяч. По мере прохождения воды через водохранилища илстые частицы оседают и в предплотинном участке Чир-Юртского водохранилища прозрачность воды увеличивается до 50 см, а Сарызынского — до 1.5 м. В предплотинном участке общая численность бактерий падает до 1 млн в 1 мл, а численность сапрофитов снижается до нескольких десятков. В олиготрофных водохранилищах отсутствуют метанообразующие и метанокисляющие бактерии, а также сульфатредуцирующие и тионовые. С этим вполне согласуются практически нулевые величины хемосинтеза.

Поскольку особое внимание уделялось изучению процессов хемосинтеза, в водохранилищах было изучено распределение метанообразующих и автотрофных метанокисляющих и водородокисляющих бактерий в воде и в донных отложениях.

Первые работы были проведены на Рыбинском водохранилище. В течение годового цикла С. А. Крапещенникова изучала распространение метанокисляющих бактерий и их потенциальную способность к окислению метана в различных частях водохранилища. Позднее В. И. Романенко разработал более чувствительную радиоавтографическую методику учета этих бактерий в воде и иловых отложениях.

Анализы показали, что метан- и водородокисляющие бактерии в водной массе водохранилища встречаются единично. В придонном слое воды количество их возрастает до десятков, а в поверхностном слое ила исчисляется тысячами в 1 г. Распространение этих бактерий приурочено к участкам илов, содержащих бактерии, разрушающие органическое вещество с образованием метана. Попытка оценить величину хемосинтеза органического вещества метанокисляющими бактериями была произведена Ю. И. Сорокинским на участке старого русла Мологи в зимний период.

Вторая группа бактерий, принимающая участие в процессах хемосинтеза, — тионовые бактерии, окисляющие сероводород до сульфатов. Значительное количество тионовых бактерий и явно выраженный хемосинтез был обнаружен лишь в Сусанском заливе Куйбышевского водохранилища во второй год его заполнения. Здесь летом сохранялась температурная стратификация, содержание сероводорода ниже слоя температурного скачка достигало нескольких миллиграммов на литр, а хемосинтез за счет окисления сероводорода шел на стыке слоев, содержащих сероводород и кислород.

Анализы показали, что сульфатредуцирующие бактерии, которые являются основными продуцентами сероводорода в водоемах, широко распространены в иловых отложениях и восстановление сульфатов в Ры-

бинском, Куйбышевском и Горьковском водохранилищах идет в таких отложениях со скоростью от 0,1 до 1 мг на 1 л в сутки.

Бактериологические анализы, проведенные В. И. Романенко на всех исследованных им водохранилищах, показали, что численность мета-окисляющих и тионовых бактерий значительной величины достигает в редких случаях. Это хорошо согласуется и с небольшими величинами хемосинтеза в открытой части водохранилищ.

В Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском и Мингочаурском водохранилищах изучалось распространение бактерий, участвующих в круговороте азота. Анализы показали, что в водной массе численность азотфиксирующих бактерий невелика и они не могут в заметной мере пополнять водоем связанным азотом.

Нитрификация аммиачного азота наиболее активно проходит в поверхностном слое ила, где скапливаются, оседая из водной массы, и минерализуются остатки планктона.

Наименьшая численность организмов, участвующих в процессе круговорота азота, была обнаружена в олиготрофных северных и в предгорных южных водохранилищах, где олиготрофия вызвана прилившимся огромного количества илестых частиц. Разработка вопросов, возникших при изучении микрофлоры водохранилищ, была углублена Ю. И. Сорокиным при изучении микрофлоры Черного моря. Он показал, что образование сероводорода здесь идет в основном в донных отложениях континентального шельфа. В отложениях халистатических областей моря скорость его снижается.

В водной массе сульфатредукция идет на глубинах 250—300 м, в верхних слоях сероводородной зоны. Путем применения изотопной методики Ю. И. Сорокин показал, что окисление сероводорода происходит на стыке аэробной и анаэробной зон. В этом процессе участвуют тионовые бактерии.

Наконец, он убедительно показал ошибочность работ А. Е. Крисса и его сотрудников по учету в морях и океанах микрофлоры. Эти авторы применяли для отбора микробиологических проб нестерильную аппаратуру. Применяя специальные батометры, Ю. И. Сорокин выявил несостоятельность выводов А. Е. Крисса относительно распространения и численности микрофлоры в морях и океанах и установил, что описанный этим автором как представитель нового класса бактерий организм *Krassilnikovia* в действительности представляет собой клейкие клетки (коллобласты) гребневиков.

5. ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ БАКТЕРИЙ И ВОДОРОСЛЕЙ В ПИТАНИИ ЗООПЛАНКТОНА, ЗООБЕНТОСА, ЛИЧИНЕК И МАЛЬКОВ РЫБ

Ю. И. Сорокин применил радиоактивный изотоп углерода для изучения пищевых взаимоотношений между гидробионтами. Сущность метода заключалась в следующем: вводя в питательную среду $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$, получали радиоактивные культуры водородных бактерий и протококковых или синезеленых водорослей. Затем путем сравнения удельной активности пищевых объектов и консументов определялась усвояемость водорослей и бактерий водными беспозвоночными, которые в свою очередь служат кормом для рыб.

Разработанный Ю. И. Сорокиным радиоуглеродный метод определения потерь на обмен водных животных по анализу выделившейся в процессе дыхания углекислоты открывает большие возможности для изучения активного обмена водных животных в условиях, близких к естественным, и не требует помещения испытуемого животного в замкнутое пространство.

Совместно с сотрудниками других лабораторий были проведены многочисленные работы по изучению пищевых взаимоотношений отдельных гидробионтов. Путем определения сравнительной интенсивности процессов усвоения различных кормов у инфузорий, коллоидов, ветвистоусых рачков, моллюсков, личинок хирономид, олигохет, мальков рыб и других животных был объективно определен спектр их питания. Одним из важных результатов этих работ было выявление роли синезеленых водорослей в трофических связях. Оказалось, что эти водоросли, вопреки распространенному мнению, не являются трофическим туником. Было установлено также, что заполнение кишечника каким-либо кормом еще не доказывает его усвоения. Так, кишечника хищных циклопов бывают заполнены протокочковыми водорослями, но последние не усваиваются.

6. ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССОВ САМООЧИЩЕНИЯ ВОДЫ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Естественное самоочищение воды от промышленных и бытовых стоков является мощным фактором улучшения ее качества. Поэтому представляло большой интерес определить, насколько интенсивно происходит в естественных водоемах разрушение присутствующих в воде легко разрушаемых загрязняющих веществ. Величина загрязнения воды определялась методом, принятым при санитарных исследованиях воды, путем определения биологического потребления кислорода (БПК), а быстрота самоочищения — кислородным методом по суточной деструкции органического вещества в изолированных пробах воды при температуре водоема. Отношение этих величин показывало, за сколько суток происходит самоочищение воды в данном водоеме.

Работа была начата Н. М. Казаровец и продолжается Г. Л. Марголиной. Быстрота самоочищения воды от легко распадающихся органических веществ изучалась в Волге начиная от г. Калнинга, в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском, Камском, Свирских и Череповецком водохранилищах. Было обнаружено, что в речных участках водохранилищ самоочищение воды идет быстрее и легко разрушаемые органические вещества успевают окислиться за 3—5 дней. В озерных участках самоочищение идет в 2—3 раза медленнее. Исключение составляют речные участки в районах промышленных центров, каковы Кострома и Кинешма, где в Волгу, по-видимому, сбрасываются какие-то вещества, вредные для водных организмов. Срок самоочищения воды здесь удлиняется до 30 дней. По всем этим водохранилищам по санитарным показателям составлены карты распространения загрязнений.

Поскольку в настоящее время водохранилища сильно загрязняются нефтяными отходами, одновременно изучалась потенциальная способность воды к окислению солярового масла, а также распространение отдельных групп бактерий, окисляющих жидкие и твердые углеводороды. Анализы показали, что наиболее активно окисление углеводородов идет в воде, взятой против теплоходных пристаней, а в открытой части водохранилищ — по судовому ходу.

В наибольшей степени загрязнено Камское водохранилище, где центрами загрязнения являются районы целлюлозных и химических предприятий.

Был поставлен ряд опытов по выяснению механизма самоочищения воды. В этих опытах путем постановки их при различных температурах удалось разграничить распад прочных органических комплексов от распада легко окисляемого органического вещества. Последний процесс идет

при низких температурах медленнее, в результате чего при хранении воды при 2° количество легко окисляемых веществ (БПК) в ней увеличивается.

Изучено изменение численности и видового состава сапрофитных бактерий по мере снижения БПК в воде при ее хранении. Проводится изучение самоочищения воды во вновь залитом Череповецком водохранилище. Здесь в первый год заполнения отсутствие кислорода наблюдалось в средней части водохранилища во всей толще воды. Общая численность бактерий достигала 4 млн в 1 мл. Несмотря на быстро шедшие процессы самоочищения растворенный в воде кислород удалось обнаружить только в период осеннего перемешивания. В противоположность Горьковскому и Куйбышевскому в Череповецком водохранилище численность сапрофитных бактерий в период его созревания держится на низком уровне.

ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Зарегулирование стока реки водохранилищем или каскадом водохранилищ коренным образом меняет ее гидрологический режим. Как на участках реки в зоне распространения подпора, так и в нижних бьефах гидросооружений новыми становятся условия прохождения паводков, скорости течения, уровенный, волновой, температурный и ледовый режим. На месте реки образуются озеровидные водоемы, шириной иногда до нескольких десятков километров. Подшертые воды реки забирают пойменную и надпойменные террасы, а вблизи плотины иногда и коренные берега.

С образованием крупных водохранилищ стало очевидно, что эти относительно мелководные, но большие по площади искусственные водоемы в силу особенностей первоначального рельефа чаши и аккумуляции по гидрологическому режиму существенно отличаются не только от рек, но и от глубоководных озер с их устойчивым расслоением водной толщи и закономерно меняющейся циркуляцией.

Изучение особенностей гидрологического режима водохранилищ представляло не только самостоятельный научный интерес и имело большое практическое значение, но и было совершенно необходимо для понимания своеобразия биологических процессов, протекающих в этих водоемах. Первоначально гидрологические исследования ограничивались лишь Рыбинским водохранилищем и были направлены на изучение отдельных элементов его гидрологического режима. Производились сбор и накопленные материалы, а также подбор архивных данных различных организаций и литературных источников.

Уже в начале этого этапа работ анализ собранных материалов позволил И. Ф. Овчинникову наряду с описанием морфометрических особенностей Рыбинского водохранилища привести некоторые сведения об элементах гидрологического режима его и, в частности, подметить значительную неоднородность различных частей водохранилища в физико-химическом и биологическом отношении. Особенности гидрологического режима водохранилища в период его формирования по сравнению с озером наиболее отчетливо проявились в отсутствии устойчивого режима уровня, в наличии большой зоны временного затопления и в характере циркуляции вод.

Несколько позднее одновременно с общим изучением гидрологического режима Рыбинского водохранилища было начато более детальное исследование течений и формирования грунтов. Течения в водохранилищах до последнего времени относятся к наименее изученным элементам режима. Фактических данных о течениях не только в водохранилищах, но и в озе-

рах в литературе имеется очень мало. В то же время роль течений в режиме любого водоема весьма существенна. Они переносят водные массы из одной части водоема в другую, а с водными массами переносится тепло, растворенные газы и соли, взвешенные органические и неорганические вещества. Течения изменяют и направляют процессы отложения и перераспределения материалов, поступающих в водоем и служащих основой для формирования грунтов, оказывают влияние на формирование берегов. Течения определяют подвижность среды обитания водных организмов и определенным образом действуют на них.

Материалы наблюдений над течениями в Рыбинском водохранилище, собранные в первые годы гидрологических исследований, позволили высказать некоторые соображения о скоростном режиме водоема. А. Н. Кренке удалось наметить районы устойчивых стоковых течений в водохранилище, показать их особенности и величину скоростей, а также дать гидравлические характеристики потока нижнего бьефа Угличской ГЭС. На большей части водохранилища скорости течения оказались чрезвычайно малыми, а направление течений весьма неустойчивым. При прекращении работы Угличской ГЭС в волжском участке водохранилища было отмечено обратное течение. Общее продвижение водных масс зимой в водохранилище отчетливо прослеживалось вдоль долинных частей затопленных рек в сторону Рыбинской ГЭС.

Приступив к изучению грунтов Рыбинского водохранилища, В. П. Курдин установил, что, несмотря на пятнадцатилетнее существование водоема, формирование грунтов его ложа находилось в первоначальной стадии. Торфянистые илы постепенно покрывались серыми илами и песком. В центральной части водоема наблюдался размыв ложа и образование защитного слоя из лещаных частиц. Грунты водохранилища в целом оказались бедными органическими веществами, а торфянистые илы содержали мало легкоусвояемых органических веществ. Распределение вполю образуемых грунтов водохранилища определялось прежде всего гидрологическим режимом отдельных частей водоема и местоположением исходного материала.

Изучая температурный режим водохранилища, Т. Н. Курдина выявила основные особенности сезонного распределения температуры в водах водохранилища и проследила ее динамику. Значительная неоднородность распределения температуры по акватории водохранилища особенно четко прослеживается весной и осенью. Она обусловлена географическим положением бассейнов основных рек, питающих водохранилище, и оказывает существенное влияние на сроки вскрытия и замерзания отдельных участков водоема. Весенний прогрев водохранилища, помимо метеорологических условий, определяется сроками очищения от льда того или иного района водохранилища и удаленностью его от берегов.

В процессе гидрологических и биологических исследований Рыбинского водохранилища возникла необходимость составления водного баланса водоема. В водохранилищах основная составляющая расходной части водного баланса представляет собой сбросы воды через ГЭС, а последние обычно рассчитываются по выработке электроэнергии. Для проверки точности учета стока через ГЭС в 1956 г. В. П. Курдиным, Т. Н. Курдиной, А. Н. Кренке совместно с сотрудниками Мосэнерго и Гидрометслужбы под руководством В. И. Рутковского были выполнены контрольные измерения сбросных расходов Рыбинской ГЭС. Анализ полученных материалов показал, что с увеличением расходов от минимальных (порядка 700 м³/сек.) до средних (около 1300 м³/сек.) ошибки учета стока по расчетам ГЭС возрастают от 0.5 до 4.5%. При достаточно хорошем сходе

контрольных измеренных расходов с расходами, определенными по выработке электроэнергии, увеличение невязки с увеличением расходов может быть вызвано пульсацией потока и недостаточной выдержкой гидрометрических вертушек в точках измерения скоростей.

Контрольная проверка учета расхода воды через агрегаты Рыбинской ГЭС подтвердила возможность вычисления величины расхода воды из Рыбинского водохранилища по выработанной электроэнергии с достаточной для практических целей точностью.

Соотношение приходной и расходной составляющих водного баланса водохранилища определяет динамику объема водной массы водоема и позволяет вычислить коэффициенты водообмена. Последний является важным показателем режима водоема, особенно при определении биологической его продуктивности и выявлении роли водоема в трансформации речных вод, так как он характеризует проточность водоема.

Исследования водного баланса верхневолжских водохранилищ и вычисления коэффициентов их водообмена дали представление о продолжительности нахождения водных масс в пределах различных водохранилищ. Оказалось, что наибольшей сменяемостью водных масс обладает Ивановское водохранилище. По расчетам Н. А. Зиминой, средний объем его водной массы обновляется меньше чем за месяц, а точнее — один раз в 26 дней. По характеру водообмена близко к нему и Угличское водохранилище. Как показала Т. Н. Курдина, годовой коэффициент его водообмена за период с 1950 по 1956 гг. указывает, что объем водохранилища меняется в среднем раз в месяц. Существенно отличается от этих водохранилищ по обмену вод Рыбинское, в котором обновление водных масс происходит значительно медленнее. Средний за 8 лет объем его водной массы, по данным В. И. Рутковского и Т. Н. Курдиной, сменяется за 7 месяцев. Годовой коэффициент водообмена всех трех водохранилищ в отдельные годы может существенно отличаться от приведенных средних значений. Так, в Ивановском водохранилище за период с 1951 по 1956 г. он колебался от 9.6 до 19.7, в Угличском — от 8.5 до 17.9; а в Рыбинском — от 0.4 до 0.8. Месячные балансы водохранилищ позволяют проследить ход водообмена в различные сезоны года. Обычно наибольшая сменяемость водных масс происходит весной и зимой. В эти сезоны наблюдается и наибольшая проточность водохранилищ.

В период начала работ в районах строительства Горьковского и Куйбышевского гидроузлов были проведены рекогносцировочные обследования и геодезические работы по разбивке и закреплению створов в приплотинных участках будущих водохранилищ, а с началом их заполнения было начато комплексное изучение их режима с целью составления гидрологической характеристики вновь созданных водохранилищ как основы для их комплексного гидробиологического и гидрохимического изучения.

Учитывая, что гидрологический режим водохранилища, особенно в годы заполнения, в значительной степени определяется таковым реки, за счет которой происходит его наполнение и питание, его целесообразно изучать в сопоставлении с гидрологическим режимом реки в бытовых условиях. Исследование элементов гидрологии реки и изучение тех их изменений, которые произошли в зоне распространения подпора в период заполнения водохранилища, дают возможность выявить некоторые общие закономерности формирования гидрологического режима водохранилищ.

Для характеристики гидрологического режима Волги в указанных районах нами использованы опубликованные материалы по режиму рек СССР и другие литературные источники, данные гидрологических ежегод-

ников, проектных организаций, а также материалы Волжской экспедиции Горьковского университета.

Процесс изменения гидрологического режима реки в переходный период от бытового состояния к условиям водохранилища был прослежен нами на примере Горьковского водохранилища. Как и следовало ожидать, с началом его заполнения гидрологический режим Волги в зоне распространения подпора резко изменился. Наиболее существенные изменения произошли в уровне и проточности приплотинного участка. Так, измерения скоростей течения, выполненные через три недели после начала заполнения водохранилища, показали, что средняя скорость потока в затопленном русле Волги уменьшилась по сравнению с таковой в бытовых условиях от плотины до Пучежа больше чем вдвое.

В первый год заполнения водохранилища годовая амплитуда колебаний уровня воды в нем превышала 6 м. В связи с колебаниями уровня сильно изменилась площадь зеркала водохранилища и его объем. Так, с 12 мая по 27 июня 1956 г. первая уменьшилась на 330 км², а объем — на 2.2 км³. Такое значительное изменение площади и объема водохранилища в период наибольшего прогресса оказало большое влияние на развитие всех жизненных процессов в водоеме.

В процессе заполнения водохранилища происходило дальнейшее уменьшение проточности. Летом 1956 г. скорости течения в озерной части водохранилища уменьшились по сравнению с летними меженными скоростями течения 1953 г. на 75—90%. В отличие от реки в этом районе водохранилища уже в первый год его существования наблюдались ветровые течения. С уменьшением скоростей течения в зоне распространения подпора заметно уменьшилась мутность воды и увеличилась ее прозрачность. Как и в озерах, наибольшая прозрачность наблюдалась в открытой части водохранилища. С приближением к берегам, мелководьям и устьям рек она заметно уменьшалась.

Существенные отличия от речного наблюдались и в температурном режиме водохранилища в годы его заполнения, особенно в озерной части водоема. Температурный режим этого участка водохранилища был близок к таковому мелководных озер средней полосы.

Исследования последующих лет показали, что процесс формирования гидрологического режима водохранилищ типа Горьковского и Куйбышевского в основном заканчивается в первые два-три года после их заполнения. Это не относится к процессам формирования грунтов, рельефа и береговой полосы, которые протекают более длительное время. Но в режиме уровня, течений, температуры, прозрачности и мутности вод при эксплуатации водохранилищ в соответствии с проектным графиком работы вряд ли будут происходить большие отклонения от показателей этих лет.

Для более полной характеристики экологических условий в водохранилищах в последующие годы были продолжены углубленные исследования отдельных элементов их гидрологического режима. При этом особое внимание обращалось на изучение течений, термички и извесей. В процессе изучения этих элементов выяснилось, что обычные методы и приборы, рекомендуемые наставлениями Гидрометслужбы, не всегда обеспечивают необходимую точность получаемых данных. Своеобразие гидрологического режима водохранилищ заставило пойти не только на ряд отклонений от общепринятой методики измерения некоторых показателей режима, но и создавать новые приборы или вносить конструктивные изменения в существующие. В связи с этим потребовалось проведение ряда методических работ, которые включали как разработку соответствующих приборов

бьефе понижается, образуются обратные уклоны водной поверхности и вода из центральной части водоема поступает в сторону Угличской ГЭС, создавая обратные течения.

Методические работы в основном проводились со льда, поэтому подавляющее большинство материалов наблюдений над течениями Рыбинского водохранилища относится к зимнему периоду. Эти материалы показывают, что основное движение водных масс в подледный период происходит по старым руслам рек Волги, Мологи и Шексны. Отмеченные три основных водных потока играют определяющую роль в циркуляции вод водохранилища. Наиболее существенное значение из них имеет волжский поток. Поступая в расширенную часть водохранилища, он разветвляется на два. Одна часть вод движется по бывшему руслу Пушмы и, попадая в русло Шексны в районе Всехсвятского, поворачивает на юго-восток в сторону ГЭС. Эта часть волжского потока вместе с водами рек Ухры и Согожи, с одной стороны, представляет основную массу воды, идущей по руслу Шексны к ГЭС и сбрасываемой в нижний бьеф, а с другой, — задерживает перемещение в этом направлении водных масс из центральной части водохранилища. Другая часть волжского потока севернее затопленного г. Мологи направляется по руслу Мологи в район Горькой Соли и, перемеживаясь с моложской водой, постепенно возвращается обратно и вовлекается в поток по руслу Пушмы. Шексинский поток практически теряется в водах центральной части водохранилища.

В ходе исследования скоростного режима Рыбинского водохранилища впервые были получены К. К. Эдельштейном некоторые инструментальные данные о скорости перемещения вод в центральной части водоема с помощью термогидрометра. Было установлено, что на мелководье этого района скорость перемещения водной массы очень незначительна, но с приближением к старому руслу Шексны она заметно увеличивается. Последующие наблюдения подтвердили, что в центральной части водохранилища зимой существует постоянное перемещение водных масс, которое в отличие от речных участков не представляет собой стокового течения и определяется главным образом движением основных речных потоков и режимом работы гидросооружений. Это свидетельствует о том, что даже в зимний период постоянных застойных зон в водохранилище практически не существует.

Методические вопросы решались и при изучении температурного режима водохранилищ. Работа с опрокидывающимися глубоководными термометрами на водохранилищах, особенно в их мелководных участках, весьма затруднительна. Большие осложнения встречаются при работе с ними в зимних условиях. Кроме того, при изучении биологических процессов, протекающих в водохранилищах, возникла необходимость измерения температуры в придонном слое воды непосредственно над грунтом и даже в донных отложениях. Между тем обыкновенные ртутные термометры для этой цели непригодны.

В связи с этим С. С. Бакастовым была разработана конструкция электротермометра с полупроводниковым датчиком. Небольшие размеры датчика, позволяющие измерять температуру практически в точке, дистанционное измерение температуры, малая инерция и прочность конструкции — весьма ценные свойства прибора, и он нашел широкое применение при изучении температурного режима водохранилищ. По принципу электротермометра был также сконструирован прибор для измерения температуры в грунтах водохранилищ. Применение обоих приборов на Рыбинском водохранилище позволило собрать многочисленные материалы по температуре воды и донных отложений в различные сезоны года. Уже первые

результаты наблюдений позволили С. С. Бакастову получить некоторые данные по донным температурам Рыбинского водохранилища в подледный период и выявить влияние сбросных вод Череповца на температуру прилегающей части водоема. Обширные материалы наблюдений позволили В. И. Рутковскому дать характеристику температурного режима Рыбинского водохранилища в целом. При этом удалось выяснить вопрос о формировании температурной обстановки в разные периоды годового теплооборота в специфических условиях водоема с зарегулированным режимом.

В дальнейшем при изучении температурного режима Рыбинского водохранилища наибольшее внимание уделялось особенностям формирования горизонтального распределения температуры после вскрытия водоема и в период ледостава, формирования подледных температур, а также распределения донных температур по акватории водохранилища и их изменения в зимний период. До последнего времени эти вопросы термике водохранилищ были изучены очень слабо.

На примере Рыбинского водохранилища удалось установить, что распределение температуры воды в период замерзания имеет свои особенности. В период, когда в речных участках водохранилища идет интенсивное ледообразование, иногда даже при относительно высокой средней температуре водной массы, в центральной части водоема этот процесс еще не начинается, так как средняя температура воды здесь превышает 3° . Изучение характера горизонтального и вертикального распределения температуры воды по акватории водохранилища и средних температур воды по вертикали в период замерзания имеет большое значение не только для выявления районов наиболее раннего ледообразования, но и для понимания процесса формирования подледных температур.

Изучению подледных температур Рыбинского водохранилища значительно способствовало внедрение в практику полевых работ электротермометров. С их помощью удалось установить общую картину распределения температуры воды и дна по акватории водохранилища. Было установлено, что в период ледостава температура воды в речных участках Рыбинского водохранилища примерно одинакова и близка к 0° . В центральной части водоема наблюдается значительная неоднородность температуры водных масс. Так, в некоторые зимы разность температуры в придонном слое воды отдельных участков водохранилища превышала 4° . В отличие от водохранилищ речного типа, где с приближением к плотине температура воды несколько повышается, в сбросном участке Рыбинского водохранилища она ниже, чем в центральной части водоема и близка к 0° .

Основным фактором температурного режима отдельных участков водохранилища в зимний период является проточность. Она вызывает перемещение более холодных верхних слоев воды с низкими, что приводит к выравниванию температуры по вертикали и понижению температуры дна водоема.

Изучение распределения донных температур водохранилища показало, что наиболее низкие их значения наблюдаются в районах повышенной проточности: по пути следования воложских вод и в верховьях Моложского и Шекешинского участков водохранилища. С выходом речных вод в расширенную часть водохранилища и резким уменьшением проточности наблюдается обширная зона высоких донных температур. Эта зона, температурный режим которой близок к режиму непроточных озер, прослеживается по Мологе от Первомайских островов до Горькой Соли и по Шексне от Ягорбы до Городка. Средняя температура дна в этих районах к концу зимы составляет $2,3^{\circ}$, а максимальная достигает $4,9^{\circ}$. При изучении подледного температурного режима было установлено, что температура дна,

как и температура воды вниз по вертикали, в слабопроточных участках водохранилища к концу зимы нарастает, а в проточных падает.

Дальнейшие исследования температуры дна Рыбинского водохранилища показали, что низкие температуры дна наблюдаются на мелководьях вдоль берегов, в верхних частях речных участков и в южной части водоема в районе волжского потока. Низкие температуры на мелководьях обусловлены большой теплоотдачей через незначительный слой воды и лед в атмосферу, а в верховьях речных плёсов — влиянием проточности. Температура дна Рыбинского водохранилища зимой на отдельных участках по данным С. С. Бакастова колеблется в пределах от 0 до 5°.

Одновременно с изучением донных температур и их распределения в Рыбинском водохранилище С. С. Бакастовым осваивалась методика определения теплофизических коэффициентов в грунтах. Определение коэффициентов переноса тепла для основных разновидностей грунтов Рыбинского водохранилища и установление зависимости их от физических свойств донных отложений имеет существенное значение для расчета теплозапаса в грунтах и, следовательно, для расчета теплового баланса водоема.

В процессе изучения температурного режима водохранилища исследовались некоторые частные особенности термички вод этих водоемов. Наибольший интерес из них представляет вопрос о наличии слоя температурного скачка. Уже в первые годы существования водохранилищ при определенных метеорологических условиях в них отмечалось термическое расслоение вод. Подобное явление прослеживалось нами в водах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ даже в период их заполнения. Более подробно условия возникновения и существования термического расслоения вод, а также процесс формирования слоя скачка и его динамика изучены для Рыбинского водохранилища.

В результате многосезонных стационарных наблюдений в открытой части Рыбинского водохранилища было установлено, что при значительном прогреве вод в весенний период образуется металимнион. При значительной подвижности вод эпилимниона металимнион играет роль динамического дна, ниже которого водная масса гиполимниона остается относительно неподвижной. Подвижность вод эпилимниона вызывает значительную динамичность слоя скачка, которая выражается в кратковременных его подъемах и опусканиях, а также в сокращениях и увеличениях мощности металимниона. Существование колебательных движений слоя скачка, хорошо выраженных в глубоких озерах, известно давно и носит название термических сейш, но подобного рода явление в мелководном Рыбинском водохранилище обнаружено впервые К. К. Эдельштейном.

Многолетнее изучение элементов гидрологического режима волжских водохранилищ позволило установить некоторые закономерности их изменения по сезонам и от года к году, выявить особенности изменения уровня и температурного режима, скоростей течения, прозрачности и цветности, содержания взвесей в водохранилищах различного типа, показать роль отдельных элементов режима в протекании биологических процессов. Завершением этого этапа исследований явилось составление водных балансов Иваньковского, Угличского, Рыбинского водохранилищ, обобщение материалов по цветности и прозрачности воды Рыбинского водохранилища, его температуре и уровню, по динамике уровней грунтовых вод в зоне подпора Рыбинского водохранилища и водным взвесям, особенностям скоростного режима и классификации грунтов верхневолжских водохранилищ. На примере Горьковского и Куйбышевского водохранилищ установлено, что формирование гидрологического режима

внось создаваемых водохранилищ подобного типа в основном заканчивается в первые два-три года после заполнения. Это не относится лишь к формированию грунтов и береговой полосы, формирование которых протекает более длительное время.

Изучение элементов гидрологического режима волжских водохранилищ в период заполнения и в последующие годы позволило в ряде случаев проверить и оценить данные прогноза некоторых элементов гидрологического режима. Так, по прогнозу, составленному для Куйбышевского водохранилища В. И. Жадиным, средние скорости летом на месте затопленного русла Волги у Чебоксар должны быть около 0.29 м/сек., а у Матюшина, в 17 км ниже Казани — около 0.11 м/сек. На затопленных поймах этого участка предсказывались скорости порядка 0.03—0.05 м/сек. Ниже Матюшина средние скорости в русле предполагались 0.04—0.08 м/сек., а на пойме 0.02—0.04 м/сек. Как показали наблюдения в августе 1957 г., при уровне водохранилища, близком к НПУ, средняя скорость у Чебоксар на русле была 0.30 м/сек., а у д. Таптовки, расположенной по соседству с Матюшиным, — 0.15 м/сек. Пойменные скорости были значительно выше прогнозируемых: у Чебоксар, в 40 м от правого берега, — 0.30 м/сек., а в 30 м от левого — 0.25 м/сек. Подобная картина наблюдалась и у с. Красновидова в 37 км ниже Матюшина, где на правой пойме средняя скорость была 0.14 м/сек., а на левой — 0.05 м/сек. Только начиная от Ундор наблюдаемые скорости как в русле, так и на пойме соответствовали прогнозу. Соответствует наблюдаемому и прогноз температурного режима. Как и предполагалось, замедленный водообмен в зоне подпора и обширные площади почти стоячей воды в прибрежье обусловили своеобразный термический режим, напоминающий озерный уже в годы заполнения водохранилища. То же можно сказать об изменениях прозрачности воды по дните водохранилища и в течение года. Таким образом, прогноз режима скорости течения, температуры и прозрачности воды для Куйбышевского водохранилища в основных чертах оправдался.

Иное положение оказалось с прогнозом горизонтального распределения скоростей течения Рыбинского водохранилища в подледный период. При сопоставлении данных прогноза с результатами анализа материалов наблюдений над течениями водохранилища было обнаружено, что в соответствии с прогнозом находится лишь общее направление основных потоков в водоеме. Скорости же течения на отдельных участках водохранилища существенно отличаются от расчетных скоростей прогноза. Особенно большие различия между действительными и прогнозируемыми скоростями течения наблюдаются по ходу основных потоков в старых руслах Волги, Мологи и Шексны. На этих участках водохранилища наблюдаемая скорость течения в иекешинском потоке превышает данные прогноза примерно в 10 раз, а в моложеком и волжеком еще больше.

Хотя изучение элементов гидрологического режима имеет большое значение как для решения чисто гидрологических вопросов, так и для понимания некоторых особенностей протекающих в водоемах биологических процессов, однако оно не дает представления о гидрологическом режиме водоема в целом, безусловно необходимого для комплексного решения проблемы рационального использования водных ресурсов. В связи с этим возникла необходимость перехода от изучения отдельных элементов гидрологического режима к комплексному исследованию водной массы, наполняющей водоем. Постановка этой задачи требует прежде всего решения вопроса о наличии водных масс различного происхождения в континентальных водоемах и о возможности их выделения.

Понятие о водных массах возникло при изучении вод океана, и в практике океанологических исследований им пользовались уже в XVIII в. Значительно позже работами отечественных и зарубежных авторов было показано, что это понятие применимо не только к морям, но также и к большим пресноводным озерам. Проведенные исследования элементов гидрологического режима волжских водохранилищ дали нам основание предполагать наличие различных по составу водных масс и в этих водоемах. Это прежде всего связано с тем, что водохранилища питаются водами основной реки (а иногда и нескольких, как Рыбинское) и водами боковой притока. Физические и химические характеристики вод, питающих водохранилища, часто существенно различаются между собой, поэтому естественно, что, поступая в водоем замедленного водообмена, эти воды в определенных районах более или менее продолжительное время сохраняют свои свойства и представляют в водоеме обособленные водные массы. На это указывали результаты синхронных гидрометеорологических наблюдений на суточных станциях в различных участках Рыбинского водохранилища, показавшие, что в одно и то же время при одних и тех же погодных условиях в разных частях водоема отдельные элементы режима имеют существенные различия. Последующие исследования М. А. Фортунатова и Н. М. Казаровец показали, что эти различия связаны прежде всего с наличием в водохранилище водных масс различного происхождения.

При неустойчивом режиме водохранилищ для выделения и всестороннего изучения формирования, распределения и динамики водных масс требуются массовые материалы наблюдений над целым комплексом физических и химических характеристик вод, которые могут быть получены при экспедиционных исследованиях. До последнего времени большинство исследований на водохранилищах проводится путем комплексных экспедиций или маршрутных гидрологических съемок. При значительной протяженности и большой площади водохранилищ такие экспедиции продолжаются от нескольких суток до нескольких недель. Так, при общей площади Рыбинского водохранилища 4550 км² каждая съемка продолжается минимум 3—4 дня, а в среднем занимает 7—8 суток. При протяженности Кузбассовского водохранилища на сотни километров обчная маршрутная съемка его занимает еще больше времени. Результаты наблюдений, получаемые в итоге таких съемок в водоемах с неустойчивым режимом, являются статистически неопределимыми. Так как распределение и изменение характеристик физического состояния водной массы водохранилищ очень сложно, а первоочередной задачей исследований является выявление взаимодействия различных характеристик режима, то появилась настоятельная необходимость организации на водохранилищах более целенаправленного сбора полевых материалов, чем это делается в обычных гидрологических рейсах.

Опыт работы на Рыбинском водохранилище показал, что при неустойчивом режиме водоема, когда неизбежны резкие изменения отдельных элементов режима в течение суток и тем более на протяжении нескольких суток, особенно в период интенсивного наполнения и прогрева, а также при резком изменении погодных условий, наиболее целесообразным методом сбора материалов в экспедиционных условиях для изучения водных масс являются синхронные съемки.

Метод синхронных наблюдений на сети станций, расположенных более или менее равномерно по всему Рыбинскому водохранилищу, стал применяться нами с весны 1960 г. Всего за период с 1960 г. по настоящее время выполнено 28 синхронных съемок водохранилища, из них 20 в навигационный период и 8 со льда.

Используя химические и физические показатели вод по материалам синхронных съемок, мы смогли установить, что в Рыбинском водохранилище легко выделяются водные массы Волги, Мологи, Шексны и центральной части водохранилища. Водные массы различного происхождения отчетливо прослеживаются в течение всего года.

Одновременно с изучением водных масс Рыбинского водохранилища К. К. Эдельштейном проводились исследования водных масс Горьковского водохранилища. Несмотря на то, что это водохранилище является водоемом иного типа, чем Рыбинское, и характеризуется высоким коэффициентом водообмена, в летне-осенний период в нем отчетливо прослеживается существенная неоднородность физико-химических свойств воды. Подобное явление отмечается и для Куйбышевского водохранилища. Эта неоднородность связана прежде всего с происхождением вод, с особенностями районов их формирования. Как и в Рыбинском водохранилище, воды, сформировавшиеся в одинаковых условиях, имеют устойчивый комплекс физических и химических показателей. Водные массы в Горьковском водохранилище занимают определенные районы, положение которых определяется соотношением объемов различных вод и не остается постоянным.

Таким образом, при исследованиях гидрологического режима водохранилищ было установлено наличие в них водных масс различного происхождения, сформулировано понятие о водных массах для континентальных водоемов и выявлены наиболее характерные показатели для водных масс волжских водохранилищ. Дальнейшее исследование водных масс континентальных водоемов имеет большое значение не только для познания закономерностей гидрологического режима, но и для расчета некоторых балансовых характеристик этих водоемов.

Ближайшей задачей при исследовании водных масс является изучение трансформации их в пределах водохранилищ различного типа, а также при прохождении всего волжского каскада, с тем чтобы в дальнейшем перейти к изучению очагов формирования водных масс, сезонной и многолетней изменчивости их и факторов динамики водных масс с конечной целью более точного прогнозирования гидрологического режима отдельных водохранилищ и целых их каскадов.

**РАБОТЫ, ВЫПОЛНЕННЫЕ НА МАТЕРИАЛАХ ИССЛЕДОВАНИЙ,
ПРОВЕДЕННЫХ ИНСТИТУТОМ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
АН СССР ЗА ПЕРИОД С 1952 ПО 1964 г.**

(Библиографический указатель)

- А п а н и ч е в А. В. 1959а. Пищеварительные ферменты рыб и сезонная изменчивость их активности. Биохимия, т. 24, вып. 6, с. 1033—1040. Библиогр. 15 назв.
- А п а н и ч е в А. В. 1959б. Химический состав детрита Рыбинского, Угличского и Иваньковского водохранилищ. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 37—39. Библиогр. 10 назв.
- А п а н и ч е в А. В. 1961. Сравнительная биохимическая характеристика некоторых пресноводных беспозвоночных и рыб. Биохимия, т. 26, вып. 1, с. 18—29. Библиогр. 37 назв.
- А п а н и ч е в А. В. 1963. Амфиоислотный состав белков некоторых пресноводных беспозвоночных и рыб. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 38—41. Библиогр. 5 назв.
- А п а н и ч е в А. В. и О. А. Гомазков. 1960. Сезонная характеристика пищеварения пиявки. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 238—247. Библиогр. 20 назв.
- А н д р е е в А. Г. и Т. П. Куражесковская. 1961. К вопросу о созревании чуждого сига (*Coregonus lavaretus maraenoides Poljakow*) в связи с его акклиматизацией в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 10, с. 46—50. Библиогр. 5 назв.
- А н д р е е в А. Г. и Т. П. Куражесковская. 1963. Патогнетологические изменения у леща при дефиците кислорода. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 87—109. Библиогр. 41 назв.
- Б а з ь Л. Г. 1959. Биология и морфология представителей рода *Microtendipes*, обитающих в водопроводном канале Учинского водохранилища. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IX, с. 74—84. Библиогр. 14 назв.
- Б а к а с т о в С. С. 1959. Режим грунтовых вод в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 4, с. 49—54.
- Б а к а с т о в С. С. 1960. Некоторые данные по донным температурам Рыбинского водохранилища в подледный период. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 62—66. Библиогр. 2 назв.
- Б а к а с т о в С. С. 1961. Влияние сбросных вод Череповца на температуру прилегающей части Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 57—60. Библиогр. 7 назв.
- Б а к а с т о в С. С. 1963. Донный термоступ. Матер. I. Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 1, Куйбышев, с. 11—15. Библиогр. 1 назв.
- Б а к а с т о в С. С. 1964а. Некоторые данные по гидрологии р. Оки от Калуги до устья. Тр. Зоол. инст., т. XXXII, с. 11—23. Библиогр. 6 назв.
- Б а к а с т о в С. С. 1964б. Теплозапас в грунтах водоемов и методы его определения. Совещ. по вопр. круговорота вещества и энергии в озерах, водоемах. Тез. докл., СО АН СССР, пос. Лиственничное на Байкале, с. 41—42.
- Б а р а н о в И. В. 1961. Термический и гидрохимический режим Горьковского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 294—320. Библиогр. 12 назв.
- Б а р е у к о в В. В. 1959. Возрастной состав стада и темп роста судака Рыбинского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 188—210. Библиогр. 19 назв.
- Б а р е у к о в В. В. и Ю. Е. Нермитин. 1958. Новый вид рода *Pagetopsis* (семейство Chaenichthyidae). Зоол. журн., т. XXXVII, вып. 9, с. 1409—1411. Библиогр. 3 назв.

- Барышева А. Ф. 1960. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища в первый год его существования. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 273—282. Библиогр. 11 назв.
- Барышева А. Ф., В. А. Владимиров и Н. А. Изюмова. 1963. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища во второй год его заполнения. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 171—177. Библиогр. 6 назв.
- Бать М. М. и П. В. Бодрова. 1963. К морфологии обонятельного анализатора судака. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 102—107. Библиогр. 11 назв.
- Безлер Ф. П. 1960. (Рецензия). Denzler H. W. Merkblatt über die Schädigung der Fischerei durch Abwässer. I. Schwellenwerte für Fische und Fischnährstoffe. Hrgb. von d. Landesanstalt für Fischerei, Nordrhein—Westfalen, 1959, S. 77, Abb. 2. Бюлл. ИВВ, № 8/9, с. 95—96, 4 с. прилож.
- Безлер Ф. П. 1962. Материалы по весенней кондуктометрической съемке Камского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 43—48. Библиогр. 6 назв.
- Безлер Ф. П. 1963а. Сезонные изменения химических свойств воды Рыбинского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 329—350. Библиогр. 14 назв.
- Безлер Ф. П. 1963б. Кислородный режим. В кн.: Рыбный промысловый атлас Рыбинского водохранилища. Ярославль, с. 6—7. Библиогр. 6 назв.
- Безлер Ф. П. и Н. А. Трифонова. 1960. Материалы по распределению кислорода в Рыбинском водохранилище в зимний период. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 72—78. Библиогр. 4 назв.
- Беккер В. Э. 1958. О возрастном составе и росте густеры Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 341—348. Библиогр. 13 назв.
- Белавская А. П. 1958а. Изменение высшей растительности Рыбинского водохранилища в связи с колебаниями его уровня (1954—1955 гг.). Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 125—141. Библиогр. 14 назв.
- Белавская А. П. 1958б. Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после заполнения. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 7—10. Библиогр. 4 назв.
- Белавская А. П. и Т. А. Павлова. 1961. Растительность и почвы ложа Горьковского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 34—48. Библиогр. 6 назв.
- Брюков И. Н., М. Я. Кирииченко, С. М. Ляхов и Г. И. Сергеева. 1964. Условия обитания моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в Бабинском затоне р. Оки. В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней, Изд. «Наука», М.—Л., с. 38—46. Библиогр. 2 назв.
- Бодрова Н. В. 1957. Сравнительные данные по иннервации сердечно-сосудистой системы ланцетника, рыб, амфибий и рептилий. Автореф. докт. дисс. Инст. морфологии животных АН СССР, М., 13 с.
- Бодрова Н. В. 1958. К морфологии вкусового и обонятельного анализаторов некоторых костистых рыб. Тез. докл. VI Всес. съезда анат., гистол. и эмбриологов, 2—9 июля 1958 г. Харьков, Киев, с. 203.
- Бодрова Н. В. 1960а. Строение органа обоняния у некоторых пресноводных рыб. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 47—49. Библиогр. 5 назв.
- Бодрова Н. В. 1960б. Периферические нервные аппараты химического чувства палла. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 248—265. Библиогр. 67 назв.
- Бодрова Н. В. 1961. Влияние температуры на интенсивность травления цитохлитома корона. Пр. Инст. гидробиол. АН УРСР, № 37, с. 5—24. Библиогр. 24 назв.
- Бодрова Н. В. 1962. Рецепторы химического чувства леща *Abramis brama* (L.). Востр. ихтиол., т. 2, вып. 4 (25), с. 693—702. Библиогр. 45 назв.
- Бодрова Н. В. и Б. В. Краюхин. 1959. К вопросу о «видовой» чувствительности рыб к электрическому току. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 29—31. Библиогр. 9 назв.
- Бодрова Н. В. и Б. В. Краюхин. 1960а. О роли рецепторов поверхности тела в механизме действия электрического тока на рыб. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 266—272. Библиогр. 13 назв.
- Бодрова Н. В. и Б. В. Краюхин. 1960б. О сортировке водных беспозвоночных животных при помощи электрического тока. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 57—58. Библиогр. 8 назв.
- Бодрова Н. В. и Б. В. Краюхин. 1960в. О роли боковой линии в реакциях рыб на воздействия электрическим током. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 50—52. Библиогр. 13 назв.
- Бодрова Н. В. и Б. В. Краюхин. 1961а. К вопросу о механизме влияния электрического тока на рыб. Физиол. журн. СССР, т. XLVII, № 7, с. 913—917. Библиогр. 12 назв.

- Бодрова Н. В. и В. В. Краюхин. 1961б. О всасывании азота и кальция в пищеварительном тракте рыб. Научн. конф. по пробл. физиол. и патол. пищеварения и всасывания. Тез. и реф. докл. 25—29 сент. 1961 г. Одесса, с. 32.
- Бодрова Н. В. и В. В. Краюхин. 1961в. Влияние перерезки боковых нервов на чувствительность рыб к переменному электрическому току. Бюлл. ИВВ, № 10, с. 51—53. Библиогр. 1 назв.
- Бодрова Н. В. и В. В. Краюхин. 1961 г. Про значения кальция для молодёи корона. Пр. Инст. гидробиол. АН УРСР, № 37, с. 54—67. Библиогр. 21 назв.
- Бодрова Н. В. и В. В. Краюхин. 1962. О видовых различиях перехода рыб от первичной реакции к стадии электропаркоза при воздействии на них электрическим током. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 33—35. Библиогр. 8 назв.
- Бодрова Н. В. и В. В. Краюхин. 1963а. Питательность обмена веществ и чувствительность рыб к электрическому току. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 41—44. Библиогр. 11 назв.
- Бодрова Н. В. и В. В. Краюхин. 1963б. Поведение рыб в электрическом поле и физиологические механизмы влияния тока. В сб.: Физиологические основы сложных форм поведения. Реф. докл. совещ. 9—13 апр. 1963 г. Л., Изд. АН СССР, М.—Л., с. 193—194.
- Болдина П. К. 1960. Питание густеры волжских водохранилищ. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 158—169. Библиогр. 15 назв.
- Болдина П. К. 1961. О питании стерляди в Горьковском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 273—280. Библиогр. 11 назв.
- Болдина П. К. 1962а. К вопросу о питании белоглазки в Горьковском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 31—32. Библиогр. 13 назв.
- Болдина П. К. 1962б. Некоторые особенности экологии и питания стерляди в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Вопр. экол., т. V, с. 12—13.
- Буторин Н. В. 1958а. Изменение основных гидрологических характеристик Горьковского водохранилища в период заполнения. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 4—5.
- Буторин Н. В. 1958б. Изменения скоростного режима Волги в зоне подпора Горьковской ГЭС. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 3—6.
- Буторин Н. В. 1958в. О скоростях течения Волги от Рыбинска до Сталинграда. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 37—40.
- Буторин Н. В. 1959а. Изменение элементов гидрологического режима Волги на участке Горьковского водохранилища в первый год его заполнения. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 38—48. Библиогр. 4 назв.
- Буторин Н. В. 1959б. Краткая гидрологическая характеристика Волги на участке Горьковского водохранилища. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 328—334.
- Буторин Н. В. 1959в. К вопросу о проточности Иваньковского и Угличского водохранилищ. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 38—40. Библиогр. 3 назв.
- Буторин Н. В. 1959г. О прозрачности и мутности воды Горьковского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 204—211. Библиогр. 5 назв.
- Буторин Н. В. 1960. О проточности зоны подпора Куйбышевского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 67—71. Библиогр. 3 назв.
- Буторин Н. В. 1962. О температурном расслоении водной массы Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 56—59. Библиогр. 2 назв.
- Буторин Н. В. 1963а. Гидрологические условия Куйбышевского водохранилища в период заполнения. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 278—301. Библиогр. 11 назв.
- Буторин Н. В. 1963б. Скоростной режим Куйбышевского водохранилища в годы заполнения. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 1, Куйбышев, с. 33—36. Библиогр. 2 назв.
- Буторин Н. В. 1963в. Температура воды Рыбинского водохранилища в период заморзания. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 124—127.
- Буторин Н. В. 1963г. Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания (1948—1960 гг.). Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 302—321. Библиогр. 4 назв.
- Буторин Н. В. 1963д. Формирование гидрологического режима Горьковского водохранилища (1955—1959 гг.). Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 239—277. Библиогр. 22 назв.
- Буторин Н. В. 1964а. Изменение скоростного режима реки при сооружении каскада водохранилищ. Тез. докл. Межвед. совещ. по компл. использ. водн. и земельн. ресурсов, а также охр. природы на сов. участке Дуная. Инст. гидробиол. АН УССР, с. 99—100. (Ротаринт).

- Буторин Н. В. 1964б. К методике сбора полевых материалов для изучения режима и балансовых характеристик крупных водохранилищ. Сб. раб. Коме. гидромет. обсерв., вып. 4, Куйбышев, с. 22—25. Библиогр. 3 назв.
- Буторин Н. В. 1964в. О водных массах континентальных водоемов в связи с изучением их балансовых характеристик. Совещ. по попр. круговорота вещества и энергии в озери, водоемах. Тез. докл. СО АН СССР, пос. Лиственничное на Байкале, с. 17—18.
- Буторин Н. В., С. С. Бакастов и М. Г. Еринова. 1962. Размеры затопляемых площадей береговой зоны Рыбинского водохранилища при различной высоте его уровня. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 51—54. Библиогр. 1 назв.
- Буторин Н. В. и К. А. Бакулин. 1963. Структура скоростного поля зимнего потока на разрезе Борок—Коприно. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 258—269. Библиогр. 5 назв.
- Буторин Н. В. и А. С. Литвинов. 1962. Опыт применения самописца течений Ю. А. Алексеева для изучения скоростного режима водохранилищ. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 59—62. Библиогр. 3 назв.
- Буторин Н. В. и А. С. Литвинов. 1963а. О нерелективных применении самописцев течений для изучения скоростного режима водохранилищ. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 1, Куйбышев, с. 39—42.
- Буторин Н. В. и А. С. Литвинов. 1963б. О течениях в Рыбинском водохранилище. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 270—302. Библиогр. 18 назв.
- Буторин Н. В. и К. К. Эдельштейн. 1961. Опыт применения электробифидлярной вертушки (ЭБВ-7) для изучения течений Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 65—68. Библиогр. 2 назв.
- Буторина Л. Г. 1961. Фитопланктон Иваньковского водохранилища в 1954—1956 гг. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 20—33. Библиогр. 10 назв.
- Буторина Л. Г. 1963. Некоторые данные по распределению и жизненному циклу *Polypheumus pediculus*. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 143—152. Библиогр. 10 назв.
- Буторина Л. Г., Л. А. Кутикова и Л. А. Луферова. 1960. О колорацках рода *Notholca* Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 17—18. Библиогр. 7 назв.
- Бизов А. Л. и Г. П. Флерова. 1964. Электрофизиологическое исследование обонятельного эпителлия лягушки. Биофизика, т. IX, вып. 2, с. 217—225. Библиогр. 31 назв.
- Вайнштейн Б. А. 1960а. Водяные клещи Рыбинского водохранилища и прилегающих водоемов, сообщ. I. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 23—25. Библиогр. 3 назв.
- Вайнштейн Б. А. 1960б. Водяные клещи Рыбинского водохранилища и прилегающих водоемов, сообщ. II. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 14—17. Библиогр. 8 назв.
- Вайнштейн Б. А. 1960в. О критериях таксономических категорий. Зоол. журн., т. 39, № 12, с. 1774—1778. Библиогр. 8 назв.
- Вайнштейн Б. А. 1960г. Тетраниховые клещи Казахстана. С обзором надсемейства *Tetranychoidae* и ревизией семейства *Tetranychidae*. Авторефер. докт. дисс., МГУ, 30 с.
- Вайнштейн Б. А. 1961а. Водяные клещи Рыбинского водохранилища и прилегающих водоемов, сообщ. III. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 17—18. Библиогр. 1 назв.
- (Вайнштейн Б. А.) Wainstein B. A. 1961б. Über die Kriterien der taxonomischen Kategorien. Naturw. Beiträge, № 6, S. 607—612. Bibl. 8.
- (Вайнштейн Б. А.) Wainstein B. A. 1961в. Criteriile stabiliteii categoriilor taxonomice. An. Rom.-Sov., Ser. Biol., № 3, p. 105—110. Bibl. 8.
- Вайнштейн Б. А. 1962. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (Hydrachnellae). I. Личинка *Eulais infundibulifera* Koenike, 1897. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 14—18. Библиогр. 8 назв.
- Вайнштейн Б. А. 1963а. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (Hydrachnellae). II. Два новых вида рода *Eulais* Latr., 1796. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 55—61. Библиогр. 9 назв.
- Вайнштейн Б. А. 1963б. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (Hydrachnellae). III. Описание нескольких личинок рода *Eulais* Latr., 1796. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 159—170. Библиогр. 3 назв.
- (Вайнштейн Б. А.) Wainstein B. A. 1963в. Pièces buccales des larves d'*Eulais* (Hydrachnellae). Acarologia, t. V, fasc. 4, p. 616—619. Bibl. 5.
- Васильев Л. И. 1955а. Некоторые особенности формирования промышленной икhtiофауны Рыбинского водохранилища за период 1941—1952 гг. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 142—167. Библиогр. 25 назв.

- Васильев Л. Н. 1955б. О росте сига в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 300—306. Библиогр. 12 назв.
- Бовк Ф. П. 1955. О методике реконструкции роста рыб по чешуе. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 351—392. Библиогр. 20 назв.
- Бовк Ф. П. и М. И. Монсеев. 1958. Темп роста сеголетков судака и леща в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 321—340. Библиогр. 23 назв.
- Володин В. М. 1956. Эмбриональное развитие осеиной салаки и потребление кислорода в ходе ее развития. Вопр. ихтиол., вып. 7, с. 123—133. Библиогр. 22 назв.
- Володин В. М. 1958. О выносе рыб через плотину Рыбинской ГЭС. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 63. Библиогр. 2 назв.
- Володин В. М. 1959. Партеогенетическое развитие икры налима. Вопр. ихтиол., вып. 13, с. 130—133. Библиогр. 11 назв.
- Володин В. М. 1960а. Влияние температуры и pH на эмбриональное развитие налима. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 26—30. Библиогр. 1 назв.
- Володин В. М. 1960б. Влияние температуры и растворенной углекислоты на эмбриональное развитие леща. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 31—34. Библиогр. 7 назв.
- Володин В. М. 1960в. Эмбриональное развитие налима. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 227—230. Библиогр. 5 назв.
- Володин В. М. 1960г. Влияние температуры на эмбриональное развитие щуки, сига и густеры. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 231—237. Библиогр. 5 назв.
- Володин В. М. 1961а. О разнокачественности икры и личинок леща. Тез. докл. на Совещ. по биол. основам рыбн. хоз. на внутр. водоемах СССР, III, М., с. 40. (Ротатори).
- Володин В. М. 1961б. О разнокачественности половых продуктов леща Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 28—32. Библиогр. 1 назв.
- Володин В. М. 1963. Плодовитость плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в Рыбинском водохранилище. Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 2 (27), с. 266—274. Библиогр. 18 назв.
- Гомазков О. А. 1959а. О роли детрита в питании леща Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 23—25. Библиогр. 19 назв.
- Гомазков О. А. 1959б. О влиянии температуры на интенсивность пищеварения налима. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 26—28. Библиогр. 6 назв.
- Гомазков О. А. 1961. Сезонные изменения интенсивности пищеварительных процессов у налима. Вопр. ихтиол., вып. 17, с. 75—82. Библиогр. 14 назв.
- Гомазков О. А. и В. В. Краюхин. 1961. О роли блуждающего нерва в регуляции пищеварительных процессов у рыб. Физiol. журн. СССР, т. XLVII, № 10, с. 1283—1288. Библиогр. 18 назв.
- Гомазков О. А. и В. В. Краюхин. 1963. О роли блуждающего нерва в регуляции пищеварительных процессов у рыб. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 124—131. Библиогр. 17 назв.
- Гомазкова В. С. 1963. О щелочной фосфатазе обонятельного эпителия некоторых пресноводных рыб. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 99—102. Библиогр. 8 назв.
- Гончаров Г. Д. 1959а. Картина крови леща как показатель физиологического его состояния в Камском водохранилище осенью 1957 г. Бюлл. ИВВ, № 4, с. 41—43. Библиогр. 5 назв.
- Гончаров Г. Д. 1959б. Ветеринарно-санитарная экспертиза рыбы при различных болезнях. В кн.: Руководство по ветеринарно-санитарной экспертизе продуктов убоя животных и гигиене мясного производства. Под ред. проф. И. В. Шура. Сельхозгиз, М., с. 626—643. Библиогр. 18 назв.
- Гончаров Г. Д. 1960. Элементарные телца осей рыб (*Epiletioma parulosum*). Вопр. вирусол., № 2, с. 241—242. Библиогр. 6 назв.
- Гончаров Г. Д. 1961. Методические указания по применению стандартных методов сбора материалов по вирусным и бактериальным болезням рыб. Рыбн. промышленность, сб. 57, с. 15—30.
- Гончаров Г. Д. 1962. Иммунологическая реактивность у рыб. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 53—56. Библиогр. 19 назв.
- Гончаров Г. Д. 1963. Паразиты рыб. В кн.: Рыболовственный атлас Рыбинского водохранилища. Ярославль, с. 15—16. Библиогр. 4 назв.
- Горбенко Ю. А. и В. И. Романенко. 1959. Исследование образования летучих кислот микроорганизмами из родов *Achromobacter*, *Pseudomonas* и *Chromobacterium* методом хроматографирования на бумаге. Микробиология, т. XXVIII, вып. 6, с. 870—873. Библиогр. 2 назв.
- Гупько А. Ф. [1957]. Донная фауна водоемов в районе строительства Горьковского водохранилища и ее изменения после зарегулирования стока (по материалам 1952—1956 гг.). Тез. докл. Совещ. по биол. пробл. новых водоемов. 2—5 фев. 1957 г., Горький, с. 50—52.

- Г у н ь к о А. Ф. 1958. Влияние проточности водохранилища на состояние донной фауны (на примере Горьковского водохранилища). ДАН СССР, т. 119, № 2, с. 372—374. Библиогр. 5 назв.
- Г у н ь к о А. Ф. 1959. О заселении свободных от донной фауны площадок в реке Волге. Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 5, с. 673—683. Библиогр. 12 назв.
- Г у н ь к о А. Ф. 1961. Донная фауна Волги в районе Горьковского водохранилища до его сооружения. Тр. ИБВ, вып. 4 (7), с. 178—186. Библиогр. 5 назв.
- Г у с е в а К. А. 1955а. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 5—23. Библиогр. 7 назв.
- Г у с е в а К. А. 1955б. О двух планктонных микроорганизмах, принимающих участие в круговороте железа. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 24—31. Библиогр. 3 назв.
- Г у с е в а К. А. 1956. Методы эколого-физиологического исследования водорослей. Жизнь пресных вод СССР, т. IV, ч. 1, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 122—156. Библиогр. 82 назв.
- Г у с е в а К. А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 112—124. Библиогр. 5 назв.
- Г у с е в а К. А. [1959а]. Необходимые данные для прогнозирования цветения в водохранилищах. Тез. докл. XIII Всес. гидрохим. совещ. по вопр. разраб. методов прогноза качества воды в водохр. [Новочеркасск], с. 20—22.
- Г у с е в а К. А. 1959б. Возможность размножения кишечной палочки в водоеме. Бюлл. ИБВ, № 4, с. 40—43. Библиогр. 4 назв.
- Г у с е в а К. А. 1959в. Роль Белого озера в формировании фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 31—43. Библиогр. 6 назв.
- Г у с е в а К. А. 1959г. К методике учета фитопланктона. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 44—51. Библиогр. 14 назв.
- Г у с е в а К. А. 1961. Факторы, обуславливающие развитие фитопланктона в водоеме. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск, с. 301—307. Библиогр. 34 назв.
- Г у с е в а К. А. 1962а. Роль синезеленых водорослей в водоемах. Вестн. АН СССР, вып. 12, с. 109—110.
- Г у с е в а К. А. 1962б. Роль синезеленых водорослей в водоеме и факторы массового их развития. Синезела, водоросли и их роль во внутр. вод. СССР. Тез. научн. совещ. 10—15 сент. 1962 г., Изд. АН УССР, Киев, с. 21—22.
- Г у с е в а К. А., А. Л. Ильинский. 1959. О забивании рыболовных сетей диатомовой водорослью *Melosira italica* в период зимнего «цветения» Рыбинского водохранилища. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IX, с. 183—194. Библиогр. 5 назв.
- Г у с е в а Н. Н. 1958. О режиме биогенных веществ Цимлянского водохранилища в 1955 г. Изв. ВНИОРХ, т. XLV, с. 35—50. Библиогр. 12 назв.
- Г у с е в а Н. Н. 1961а. Газовый режим Куйбышевского водохранилища в подледный период 1957—1958 и 1958—1959 гг. Бюлл. ИБВ, № 11, с. 53—56. Библиогр. 7 назв.
- Г у с е в а Н. Н. 1961б. Изменение химизма воды Волги в связи с сооружением Волжской ГЭС им. В. И. Ленина. II-практ. конфер. по санит. охране водных источ. от загрязнения. Тез. Куйбышевск. облздрав., с. 11—13.
- Г у с е в а Н. Н. 1962. Некоторые черты формирования подледного газового режима Куйбышевского водохранилища в период его становления. Тр. Зоолып. совещ. по типол. и биол. обоснов. рыбохоз. мероп. внутр. (пресноводн.) водоемов южн. зоны СССР, изд. «Штимица», Кишинев, с. 17—20.
- Г у с е в а Н. Н. 1963. Газовый режим Куйбышевского водохранилища в связи с гидрометеорологическими условиями. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 3, Куйбышев, с. 34—41.
- Г у с е в а Н. Н. и И. В. Шаронов. 1962. Условия зимовки рыб в Черемшанском и Сусанском заливах Куйбышевского водохранилища. Бюлл. ИБВ, № 12, с. 45—49. Библиогр. 5 назв.
- Д е г т я р е н к о М. Д. 1959. Материалы по гидрохимии Белого озера. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 197—203. Библиогр. 8 назв.
- Д з ю б а н В. П. и Н. А. Д з ю б а н. 1959. Некоторые черты гидрологического и гидрохимического режима Цимлянского водохранилища в маловодный 1954 г. Тр. ИБВ, вып. 1 (4), с. 49—68. Библиогр. 14 назв.
- Д з ю б а н Н. Н. 1958а. Опыт по определению интенсивности самоочищения воды от нефтяных остатков. Тез. докл. Всес. совещ. по погр. рыбохоз. освоен. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 8.
- Д з ю б а н И. Н. 1958б. К вопросу о способности к самоочищению воды волжских

- водохранилищ от нефтяных загрязнений. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 44—44. Библиогр. 2 назв.
- Дзюбан П. И. 1959. Некоторые данные о энтобактериях волжских водохранилищ. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 7—8. Библиогр. 5 назв.
- Дзюбан П. А. 1957а. Материалы по формированию кормовой базы рыб Цимлянского водохранилища в первые два года существования водоема. Вопр. экол., т. 1, с. 69—78.
- Дзюбан П. А. 1957б. Некоторые особенности осенне-зимнего планктона и гидробиологического режима Цимлянского водохранилища в первый год его существования. Тр. Пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. VII, с. 165—169.
- Дзюбан П. А. 1958а. Зоопланктон Цимлянского водохранилища. Изв. ВНИОРХ, т. XIV, с. 51—74. Библиогр. 12 назв.
- Дзюбан П. А. 1958б. Зоопланктон водохранилищ канала Волго-Дон им. В. И. Ленина (по материалам 1954 г. — третий год существования канала). Тр. биол. ст. «Ворож», вып. 3, с. 226—235. Библиогр. 7 назв.
- Дзюбан П. А. 1959. О формировании зоопланктона водохранилищ. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 597—602. Библиогр. 4 назв.
- Дзюбан П. А. 1960а. О районировании Куйбышевского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 53—56. Библиогр. 4 назв.
- Дзюбан П. А. 1960б. Батометр (новая конструкция). Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 84—88.
- Дзюбан П. А. 1962. Водохранилища как зоогеографический фактор. Тр. Зооанал. совещ. по типол. и биол. обоснов. рыбохоз. исползов. внутр. (пресноводн.) водоемов южн. зоны СССР, изд. «Штиница», Бишкек, с. 105—110.
- Дзюбан П. А. 1963а. Северные вселенцы в Куйбышевском водохранилище. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 3, Куйбышев, с. 48—58. Библиогр. 2 назв.
- Дзюбан П. А. 1963б. Водохранилища и зоогеография. В сб.: Зоогеография суши. Тез. III Всес. совещ. по зоогеогр. суши. 23—26 сент. 1963 г. в Ташкенте, Ташкент, с. 87—88.
- Дзюбан П. А., С. М. Дьяков, А. Г. Поддубный, Н. В. Шаропов, К. П. Жукков. 1963. За рациональное использование рыбных запасов Куйбышевского водохранилища. Рыбн. хоз., № 4, с. 16—22.
- Дзюбан П. А. и Н. В. Шаропов. 1961. Состояние и задачи работ по рыбохозяйственному освоению Куйбышевского водохранилища. Тез. докл. на Совещ. по биол. основам рыбн. хоз. на внутр. водоемах СССР, II, АН СССР—ГосНИОРХ, М., с. 26—30. (Ротатори).
- Драчев С. М. 1963а. Охрана поверхностных вод от загрязнения. Матер. XVIII гидрохим. совещ. (Тез. докл.), май 1964 г. Новочеркасск, с. 18.
- Драчев С. М. 1963б. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. Изд. «Наука», М.—Л., 274 с. Библиогр. 567 назв.
- Дудников В. Ф. и В. П. Михеев. 1964. Действие ионов некоторых металлов на дрейссену. В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней, изд. «Наука», М.—Л., с. 71—75. Библиогр. 1 назв.
- Дьяченко И. П. 1959. Автоматический закрывающийся планктонобаторметр. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 51—54.
- Дьяченко И. П. 1960. Предварительные результаты сравнительных исследований ловкости орудий лова планктона. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 79—83. Библиогр. 3 назв.
- Дьяченко И. П. 1963. Сравнительный анализ ловкости планктоночерпателя системы Богорова и планктонобаторметра. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 29—35. Библиогр. 6 назв.
- Елизарова Т. И., Ю. И. Сорокин. 1964. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты *Vacillus coryneus*. Научн. докл. высш. шк., биол. науки, № 4, с. 151—155. Библиогр. 14 назв.
- Елисеев А. И. 1963. Динамика водных масс и распределение течений в приплотинном налесе Куйбышевского водохранилища. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 1, Куйбышев, с. 79—87. Библиогр. 7 назв.
- Ершова М. Г. 1962. О распространении талых вод в Рыбинском водохранилище перед его вскрытием. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 54—57. Библиогр. 2 назв.
- Ершова М. Г. и К. К. Эдельштейн. 1964. Оценка точности определения электропроводности воды как показателя водных масс водохранилища. Матер. XVIII гидрохим. совещ. (Тез. докл.), май 1964 г., Новочеркасск, с. 59.
- Жадин В. И., С. Н. Кузнецов, Н. В. Тимофеев-Рессовский. 1959. Радиоактивные изотопы в решении проблем гидробиологии. Тр. II

- Междунар. ковф. по мирн. исполъз. атомн. энерг., Женева, 1958, т. VI, Атомиздат, М., с. 335—346. Библиогр. 27 назв.
- Ж и т е л е в а Т. С. 1958а. О питании леща в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 259—272. Библиогр. 17 назв.
- Ж и т е л е в а Т. С. 1958б. О питании леща в Угличском и Ивановском водохранилищах. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 31—32. Библиогр. 3 назв.
- Ж и т е л е в а Т. С. 1958в. Питание леща волжских водохранилищ. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоен. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 38—39.
- Ж и т е л е в а Т. С. 1959. Питание молоди леща в Рыбинском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 259—268. Библиогр. 15 назв.
- Ж и т е л е в а Т. С. 1960. Питание леща в Горьковском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 170—175. Библиогр. 8 назв.
- Ж и т е л е в а Т. С. 1961. Питание леща волжских водохранилищ. Ихтиол. комисс., Тр. совещ., вып. 11, с. 156—158. Библиогр. 9 назв.
- Ж и т е л е в а Т. С. 1962. К вопросу об обеспеченности леща пищей на типичных нагульных участках Рыбинского водохранилища. Вопр. экол., т. V, с. 64—65.
- Ж и т е л е в а Т. С. 1963. О питании рыбы в затопленных лесах. Рыбоводство и рыболовство, № 4, с. 17—18.
- З а р е ч н а я С. Н. 1959а. Материалы по фауне ручейников Ивановского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 21—23. Библиогр. 2 назв.
- З а р е ч н а я С. Н. 1959б. Фауна ручейников Рыбинского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 176—187. Библиогр. 12 назв.
- З а р е ч н а я С. Н. 1960а. Кладки лич некоторых видов ручейников верхневожских водохранилищ. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 150—157. Библиогр. 16 назв.
- З а р е ч н а я С. Н. 1960б. О количестве генераций *Nudropsyche opatula* McLach. (Trichoptera, Nudropsychidae) в районе Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 25—27. Библиогр. 3 назв.
- З а р е ч н а я С. Н. 1961. Личинка ручейника *Limnophilus sparsus* Ramb. (Trichoptera, Limnophilidae). Бюлл. ИВВ, № 11, с. 24—27. Библиогр. 3 назв.
- З а р е ч н а я С. Н. 1962. Формирование фауны ручейников волжских водохранилищ. Вопр. экол., т. V, с. 72—73.
- З а р е ч н а я С. Н. 1963а. Железы личинок ручейников, сообщ. I. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 85—89. Библиогр. 5 назв.
- З а р е ч н а я С. Н. 1963б. К фауне ручейников Горьковского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 57—70. Библиогр. 12 назв.
- З а р е ч н а я С. Н. 1964. Ручейники волжских водохранилищ. Фауна и биология. Автореф. канд. дисс. ЗИН АН СССР, Л., 20 с.
- З а х а р о в а Л. К. 1953. Опыт применения искусственных нерестилищ в Рыбинском водохранилище. Рыбл. хоз., № 7, с. 28—32.
- З а х а р о в а Л. К. 1954. О биологии размножения промысловых рыб Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс., МГУ, 10 с.
- З а х а р о в а Л. К. 1955. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 200—265. Библиогр. 65 назв.
- З а х а р о в а Л. К. 1958. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 304—320. Библиогр. 3 назв.
- З а х а р о в а - И л ь и н а Л. К. 1959. Возрастной состав стада и рост леща Горьковского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 32—35. Библиогр. 6 назв.
- З и м н о в а Н. А. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Ивановского водохранилища за 1951—1956 гг. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 212—228. Библиогр. 10 назв.
- З и м н о в а Н. А. 1962. О количестве взвесей в воде Рыбинского водохранилища в летне-осенний период 1960 г. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 57—61. Библиогр. 3 назв.
- З и м н о в а Н. А. 1963а. Опыт количественного исследования взвесей в водохранилищах. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 1, Куйбышев, с. 88—91. Библиогр. 2 назв.
- З и м н о в а Н. А. 1963б. Количественная характеристика взвесей Рыбинского водохранилища. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 230—249. Библиогр. 27 назв.
- З и м н о в а Н. А. 1963в. Изменения свойств онежской воды при прохождении через свирские водохранилища. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 119—121. Библиогр. 2 назв.
- З и м н о в а Н. А. 1964а. Водные взвеси Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс., МГУ, М., 16 с.

- Зимирова Н. А. 1964б. Факторы, определяющие количество и состав взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище. Сообщ. по попр. кругопорота вещества и энергии в озери. водоемах. Тез. докл. СО АН СССР, пос. Лиственничное на Байкале, с. 26—28.
- Зимирова Н. А. и Н. А. Трифонова. 1963. Состав и седиментация взвесей в Рыбинском водохранилище в зимний период. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 117—118. Библиогр. 2 назв.
- Иванова М. Н. 1956. Некоторые данные о питании окуня в различных зонах дельты Волги. Вопр. ихтиол., вып. 7, с. 96—105. Библиогр. 13 назв.
- Иванова М. Н. 1959. О питании щуки Рыбинского водохранилища. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 311—316. Библиогр. 9 назв.
- Иванова М. Н. 1960. Материалы по питанию рыб Камского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 21—25. Библиогр. 8 назв.
- Иванова М. Н. 1961. О питании чехони Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 10, с. 38—41.
- Иванова М. Н. 1962. Питание и биомелiorативная роль хищных рыб в Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Вопр. экол., т. V, с. 84—85.
- Иванова М. Н. 1963. О питании хищных рыб в первые четыре года существования Горьковского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 81—86. Библиогр. 10 назв.
- Измюмова Н. А. 1958а. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь). Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 384—398. Библиогр. 12 назв.
- Измюмова Н. А. 1958б. О паразитарных заболеваниях рыб и человека в зоне водохранилищ. Научн. конф. по вопр. гигиены водохр. 24—28 июня 1958 г. Тез. докл., М., с. 52—53.
- Измюмова Н. А. 1959а. Паразитофауна сеголетков сазана Суздальского залива Куйбышевского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 36—37. Библиогр. 6 назв.
- Измюмова Н. А. 1959б. К формированию паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 4, с. 38—40. Библиогр. 7 назв.
- Измюмова Н. А. 1959в. Некоторые особенности формирования паразитофауны рыб в новых водохранилищах. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 324—331. Библиогр. 16 назв.
- Измюмова Н. А. 1959г. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Сообщ. П. Плотнова, ерш. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 332—342. Библиогр. 12 назв.
- Измюмова Н. А. 1959д. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 174—190. Библиогр. 11 назв.
- Измюмова Н. А. 1960. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Сообщ. П. Щука, синец, густера. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 283—300. Библиогр. 24 назв.
- Измюмова Н. А. и А. А. Шигин. 1958. Паразитофауна рыб Волги в районах Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 364—383. Библиогр. 27 назв.
- Ильина Л. К. 1960а. Об эффективности размножения рыб и распределении молоди в Горьковском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 195—201. Библиогр. 4 назв.
- Ильина Л. К. 1960б. Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 202—215. Библиогр. 10 назв.
- Ильина Л. К. 1962. Влияние высоты уровня на перест рыб в Рыбинском водохранилище в 1960 г. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 26—30. Библиогр. 3 назв.
- Ильина Л. К. 1963а. О сроках переста рыб в Рыбинском водохранилище. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 93—94.
- Ильина Л. К. 1963б. Условия воспроизводства промысловых рыб Горьковского водохранилища. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 217—223. Библиогр. 9 назв.
- Ильина Л. К. и А. Г. Поддубный. 1961. О некоторых закономерностях динамики стад промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. Ихтиол. комисс., Тр. совещ., вып. 13, с. 374—380. Библиогр. 11 назв.
- Ильина Л. К. и А. Г. Поддубный. 1963. Режим уровней верхневолжских водохранилищ и его регулирование в интересах рыбного хозяйства. В сб.:

- Рыбное хозяйство внутренних вод СССР, Изд. АН СССР, М., с. 47—56. Библиогр. 12 назв.
- К а з а р о в е ц П. М. 1960. Применение кондуктометрического метода к изучению распределения водных масс Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 45—49. Библиогр. 1 назв.
- К а з а р о в е ц П. М. 1963. Санитарно-бактериологическая характеристика вод Рыбинского водохранилища. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, изд. «Наука», М.—Л., с. 3—9. Библиогр. 5 назв.
- К и р с е в а А. С. 1955. Некоторые данные по гидрохимии Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 335—350. Библиогр. 4 назв.
- К и р и л о в с к о М. Я. 1961. Новая форма личинки *Sturpochironomus setralensis* sp. n. (Diptera, Tendipedidae). Зоол. журн., т. XI, № 5, с. 780—781. Библиогр. 5 назв.
- К и р и л о в с к о М. Я. 1962a. Новый количественный быстродвижущийся планктонловитель. Вопр. экол., т. IV, с. 113—115.
- К и р и л о в с к о М. Я. 1962b. Изучение биологии моллюска *Dreissena polymorpha* Rafan в Куйбышевском водохранилище. Тр. Зоол. совещ. по типол. и биол. обоснов. рыбохоз. промысл. внутр. (пресноводн.) водоемов южн. зоны СССР, изд. «Штиль», Кинешев, с. 139—143.
- К и р и л о в с к о М. Я. 1963. Особенности расселения дрейссены в условиях зарегулирования Волги. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 153—158. Библиогр. 17 назв.
- К и р и л о в с к о М. Я. 1964a. Прибор для отбора проб донных отложений. Сб. раб. Ком. гидр. метр. общер., вып. 3, Куйбышев, с. 174—177. Библиогр. 1 назв.
- К и р и л о в с к о М. Я. 1964b. Фенология, динамика численности и рост личинок дрейссены в Куйбышевском водохранилище. В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней, изд. «Наука», М.—Л., с. 19—30. Библиогр. 7 назв.
- К и р и л о в с к о М. Я. и С. М. Ляхов. 1963. О проникновении *Theodoxus pallasi* Lindh. (Mollusca, Gastropoda) в Нижнюю Волгу. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 17—18. Библиогр. 7 назв.
- К и р и л о в с к о М. Я., В. П. Михеев, Е. П. Штерн. 1962. Борьба с обрастателем дрейссены на гидроэлектростанциях. Электр. станции, № 5, с. 30—32. Библиогр. 2 назв.
- К и р и л о в с к о М. Я., В. П. Михеев и Е. П. Штерн. 1963. Действие электрического тока на личинок дрейссены и планктонных рачков при малых экзозитях. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 76—80. Библиогр. 4 назв.
- К о б а л ь ц - М и ш к е О. Ю., Ю. И. Сорокин. 1962. Первичная продукция океана. Океанология, т. II, вып. 3, с. 506—510.
- К о з л о в а Е. И., Ю. А. Горбенко, В. П. Романенко. 1963. Сравнительное изучение микрофлоры ризосферы древесных растений и некоторые особенности ее углеродного обмена. Вестн. МГУ, сер. VI, № 3, с. 35—42.
- К о п о в а л о в а Л. Ф. 1955. Особенности биологии размножения окуля. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 266—277. Библиогр. 14 назв.
- К о р е л я к о в а Н. Л. 1958. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 22—25. Библиогр. 3 назв.
- К о р е л я к о в а Н. Л. 1959. О распаде скошенной прибрежно-водной растительности. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 13—16. Библиогр. 2 назв.
- К р а в ц о в П. В. и Ю. И. Сорокин. 1959. Образование сероводорода за счет восстановления сульфатов в Куйбышевском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 191—196. Библиогр. 8 назв.
- К р а ш е н н и к о в а С. А. 1958. Микробиологические процессы распада водной растительности в литорали Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 3—6. Библиогр. 5 назв.
- К р а ш е н н и к о в а С. А. 1959. О распределении метаноокисляющих бактерий в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 9—12. Библиогр. 5 назв.
- К р а ш е н н и к о в а С. А. 1960. Макробиологическая характеристика Горьковского водохранилища во второй год его существования. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 9—20. Библиогр. 6 назв.
- К р а ш е н н и к о в а С. А. и М. П. Новожилова. 1959. Микробиологические исследования озера Белого Вологодской области. Микробиология, XXVIII, вып. 1, с. 80—85. Библиогр. 6 назв.
- К р а ю х и н Б. В. 1959a. Экспериментальное исследование физиологии пищеварения костистых пресноводных рыб с применением хронической fistульной методики. Автореф. докт. дисс., МГУ, 13 с.

- Краюхин Б. В. 1959б. Влияние однообразного корма на пищеварительную систему и обмен у карпа (*Cyprinus carpio* L.). Зоол. журн., т. XXXVIII, вып. 8, с. 1242—1249. Библиогр. 10 назв.
- Краюхин Б. В. 1959в. Значение акта заглатывания корма для интенсивности пищеварительного процесса у рыб. Вопр. ихтиол., вып. 12, с. 133—137. Библиогр. 10 назв.
- Краюхин Б. В. 1961а. Влияние питания на интенсивность обмена у рыб. Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 4 (21), с. 737—744. Библиогр. 20 назв.
- Краюхин Б. В. 1961б. О зависимости интенсивности обмена от возраста и веса рыб. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 42—43. Библиогр. 3 назв.
- Краюхин Б. В. 1961в. Влияние температуры и живления на интенсивность сложивания кистей коропом. Пр. Инст. гидробиол. АН УРСР, № 37, с. 25—39. Библиогр. 22 назв.
- Краюхин Б. В. 1961г. Про вѣмоктування і екскрецію кальцію в травному тракті коропа. Пр. Інст. гідробіол. АН УРСР, № 37, с. 68—71. Библиогр. 2 назв.
- Краюхин Б. В. 1962. Методика паложения хронических фистул на пищеварительном тракте рыб. В сб.: Руководство по методам исследования физиологии рыб, Изд. АН СССР, М., с. 151—167. Библиогр. 4 назв.
- Краюхин Б. В. 1963а. Строение и иннервация пищеварительного тракта латима. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 110—123. Библиогр. 28 назв.
- Краюхин Б. В. 1963б. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб. Изд. АН СССР, М.—Л., 139 с. Библиогр. 215 назв.
- Крепке А. П. 1958. Материалы по течению Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 20—34. Библиогр. 7 назв.
- Кузнецов С. И. 1954. Основные подходы к изучению соотношений между первичной продукцией органического вещества в водоеме и биомассой бактерий. Тр. Пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 11, с. 202—212. Библиогр. 23 назв.
- Кузнецов С. И. 1955а. Использование радиоактивной углекислоты C^{14} для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различных типов. В сб.: Изотопы в микробиологии, Изд. АН СССР, М., с. 426.
- Кузнецов С. И. 1955б. Применение радиоактивных изотопов к изучению процессов фотосинтеза и хемосинтеза в водоемах. В сб.: Применение изотопов в технике, биологии и сельском хозяйстве, Изд. АН СССР, М., с. 411—430. Библиогр. 13 назв.
- Кузнецов С. И. 1956а. Микробиологическая характеристика вод и грунтов Байкала. Тр. Байк. лимнол. ст., т. 15, с. 388—396. Библиогр. 12 назв.
- Кузнецов С. И. 1956б. К вопросу о возможности «радиоосинтеза». Микробиология, т. XXV, вып. 2, с. 195—199. Библиогр. 11 назв.
- Кузнецов С. И. 1956в. Опыт применения зеленых и минеральных удобрений в прудах рыбохоза «Усть-Койсуг» Ростовской обл. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. VIII, с. 37—51. Библиогр. 18 назв.
- Кузнецов С. И. 1957. XIII Международный конгресс лимнологов. Изв. АН СССР, сер. биол., вып. 1, с. 420—424.
- Кузнецов С. И. 1958а. Основные пути образования осадков карбонатов кальция в пресных водоемах и роль микроорганизмов в этом процессе. Тр. Инст. микробиол., вып. 5, с. 170—185. Библиогр. 21 назв.
- Кузнецов С. И. 1958б. Основные факторы формирования бактериального населения волжских водохранилищ. Тез. докл. Всес. совещ. по водр. рыбохоз. основ. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 50—51.
- Кузнецов С. И. 1958в. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 7—10. Библиогр. 6 назв.
- (Кузнецов С. И.) Kuznetsov S. I. 1958г. A study of the size of bacterial populations and of organic matter formation due to photo- and chemosynthesis in water bodies of different types. Verh. Internat. Verein. Limnol., v. XIII, pt 1, pp. 156—169. Bibl. 15.
- Кузнецов С. И. 1959а. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в 1958 г. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 3—6. Библиогр. 5 назв.
- Кузнецов С. И. 1959б. Микробиологические исследования Горьковского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 2—4. Библиогр. 6 назв.
- Кузнецов С. И. 1959в. Микробиологическая характеристика волжских водохранилищ. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 69—84. Библиогр. 17 назв.
- Кузнецов С. И. 1960. Основные пути изучения микрофлоры водохранилищ. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 3—8. Библиогр. 16 назв.
- Кузнецов С. И. 1961а. Основные факторы формирования бактериального населения волжских водохранилищ. Ихтиол. комисс., Тр. совещ., вып. 11, с. 114—118. Библиогр. 12 назв.

- (Кузнецов С. И.) Kuznetsov S. I. 1961b. Hauptrichtungen in der Erforschung der Mikroflora der Wolgastauseen. Verh. Internat. Verein. Limnol., v. XIV, pt 2, pp. 665—672. Bibl. 16.
- Кузнецов С. И. 1962a. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище в 1959 и 1960 гг. Бюлл. ИБВ, № 13, с. 3—6. Библиогр. 6 назв.
- (Кузнецов С. И.) Kuznetsov S. I. 1962b. The role of microorganisms in the destruction of organic substance in a water body. Fifteenth Internat. Congr. of Limnol. Abstracts. Univ. of Wisconsin, Madison, 20—25 August, 1962, p. 185.
- Кузнецов С. И. и И. Н. Дзюбан. 1960a. Использование гуминовых веществ при развитии микобактерий. Бюлл. ИБВ, № 7, с. 3—5. Библиогр. 1 назв.
- Кузнецов С. И. и И. Н. Дзюбан. 1960b. Использование пектиновых веществ в качестве питочника углерода при развитии микобактерий. Бюлл. ИБВ, № 8—9, с. 3—4. Библиогр. 2 назв.
- Кузнецов С. И., И. М. Казаровец и Г. Л. Марголина. 1963. Определение интенсивности процесса самоочищения воды в водохранилищах. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 1—6. Библиогр. 3 назв.
- Кузнецов С. И., В. И. Романенко. 1963a. Окислительно-восстановительный потенциал в поверхностных слоях иловых отложений озер различного типа. ДАН СССР, т. 151, № 3, с. 679—682. Библиогр. 4 назв.
- Кузнецов С. И. и В. И. Романенко. 1963b. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лаборат. руководство. Изд. АН СССР, М.—Л., 129 с. Библиогр. 81 назв.
- Кузнецов С. И., В. И. Романенко и Г. А. Соколова. 1963. Радиоавтографический метод учета хемосинтезирующих бактерий в воде. X Научн. конф. по внутр. водоемам Прибалтики. Тез. докл., Минск, с. 33. (Ротапринт).
- Курдин В. П. 1958. Образование и распределение грунтов в верхневолжских водохранилищах. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоен. водохр. Гидрол. и гидротехн., гидробиол., паразитол. М., с. 10.
- Курдин В. П. 1959. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 1 (4), с. 25—37. Библиогр. 11 назв.
- Курдин В. П. 1960a. О классификации и происхождении грунтов водохранилищ. Бюлл. ИБВ, № 8—9, с. 57—61. Библиогр. 3 назв.
- Курдин В. П. 1960b. Грунты Белого озера. Тр. ИБВ, вып. 3 (6), с. 301—306. Библиогр. 10 назв.
- Курдин В. П. 1961a. Основные положения о процессах образования и распределения грунтов в верхневолжских водохранилищах. Ихтиол. комисс., Тр. совещ., вып. 11, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 53—60. Библиогр. 5 назв.
- Курдин В. П. 1961b. Грунты Иваньковского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 4 (7), с. 328—346. Библиогр. 19 назв.
- Курдин В. П. 1963. Условия формирования грунтового комплекса Угличского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 5 (8), с. 322—328. Библиогр. 7 назв.
- Курдина Т. Н. 1956. К анализу среднедекадных температур воды в Рыбинском водохранилище. Метеорол. и гидрол., № 8, с. 40—42.
- Курдина Т. Н. 1958a. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 35—51. Библиогр. 7 назв.
- Курдина Т. Н. 1958b. Температура воды в Куйбышевском водохранилище весной 1956 и 1957 гг. Бюлл. ИБВ, № 2, с. 41—43.
- Курдина Т. Н. 1959. Элементы гидрологического режима и подий баланса Угличского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 229—245. Библиогр. 13 назв.
- Лапин Ю. Е. 1955a. О методике определения возраста снетка. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 406—413. Библиогр. 14 назв.
- Лапин Ю. Е. 1955b. Снеток Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс., Инст. морф. жив., М., 15 с.
- Лоханина Л. А. 1959. Предварительные данные о формировании зоопланктона Горьковского водохранилища. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 340—346. Библиогр. 5 назв.
- Лукашин В. С. 1960. Коэффициент для водных беспозвоночных. Бюлл. ИБВ, № 7, с. 51—54. Библиогр. 5 назв.
- Лукашин В. С. 1962. Зависимость скорости фильтрации у тенцилид-сестофагов от веса тела и температуры. Вопр. экол., т. V, с. 117—118.
- Лукашин В. С. 1963. Зависимость между скоростью фильтрации и весом тела у тенцилид-сестофагов. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 25—29. Библиогр. 15 назв.
- Лукашин В. С. 1964. Вывживание взрослых особей дрейссены в водных растворах

- сульфата меди различной концентрации и температуры. В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней, изд. «Наука», М.—Л., с. 81—82. Библиогр. 3 назв.
- Лукашкин В. С., Т. М. Поддубная и Е. А. Цыхоц-Лукашкин 1960. Сосуд для изучения питания водных беспозвоночных. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 55—56. Библиогр. 1 назв.
- Лукьяненко В. И. и Е. К. Миесерова. 1962. Сравнительно-иммунологическое изучение комплементарной функции крови рыб. ДАН СССР, т. 146, № 4, с. 974—974. Библиогр. 6 назв.
- Лукьяненко В. И. и Е. К. Миесерова. 1964. Нормальные гемоглютинины и гемолизины крови рыб. Журн. общ. биол., т. XXV, № 1, с. 62—67. Библиогр. 11 назв.
- Лукьяненко В. И. и Б. А. Флеров. 1963а. Зависимость динамики токсического процесса от концентрации яда при феольном отравлении карасей. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 47—52. Библиогр. 14 назв.
- Лукьяненко В. И. и Б. А. Флеров. 1963б. О токсикорезистентности сеголетков карася. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 52—55. Библиогр. 1 назв.
- Лукьяненко В. И. и Б. А. Флеров. 1963в. Динамика обратимости феольной интоксикации карасей. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 107—110. Библиогр. 7 назв.
- Лукьяненко В. И. и Б. А. Флеров. 1963г. Экспериментальные данные к возрастной токсикологии рыб. Фармакол. и токсикол., № 5, с. 625—629. Библиогр. 18 назв.
- Лукьяненко В. И. и Б. А. Флеров. 1964. Влияние сезонного фактора на токсикорезистентность рыб. Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 1, с. 178—183. Библиогр. 19 назв.
- Луферов В. П. 1956. Некоторые данные о хищном питании личинок TENDIPEDIDAE. ДАН СССР, т. 111, № 2, с. 466—469. Библиогр. 5 назв.
- Луферов В. П. 1957. Питание личинок Ablabesmyia monilis L. (Diptera, TENDIPEDIDAE). ДАН СССР, т. 116, № 6, с. 1036—1038. Библиогр. 7 назв.
- Луферов В. П. 1958а. Исследования по биологии хищных личинок TENDIPEDIDAE (Diptera) Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс., Ярослав. ун-т., 19 с.
- Луферов В. П. 1958б. Влияние температуры на газообмен личинок некоторых PELORIIINAE (TENDIPEDIDAE, Diptera). ДАН СССР, т. 119, № 6, с. 1229—1232. Библиогр. 5 назв.
- Луферов В. П. 1958в. О пищевых связях хищных тендипедид в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 16—19. Библиогр. 5 назв.
- Луферов В. П. 1959. О нахождении скребия Acanthocerphalus Incii (Müller) и бентосе Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 20. Библиогр. 3 назв.
- Луферов В. П. 1960а. Особенности питания молодых окуня в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 30—33. Библиогр. 4 назв.
- Луферов В. П. 1960б. Отношение личинок Ablabesmyia и Procladius (TENDIPEDIDAE) к абиотическим факторам среды. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 33—37. Библиогр. 12 назв.
- Луферов В. П. 1961. О питании личинок PELORIIINAE (Diptera, TENDIPEDIDAE). Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 232—245. Библиогр. 25 назв.
- Луферов В. П. 1962а. Биоточия затопленных лесов Рыбинского водохранилища и их фауна. Вопр. экол., т. V, с. 119—121.
- Луферов В. П. 1962б. Вертикальное распределение личинок TENDIPEDIDAE (Diptera), заселяющих затопленные деревья. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 35—38. Библиогр. 2 назв.
- Луферов В. П. 1963а. Энцфауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища. Сб.: Биол. аспекты изуч. водохр., Изд. АН СССР, М.—Л., с. 123—129. Библиогр. 13 назв.
- Луферов В. П. 1963б. К вопросу о потреблении рыбами эпипланктона затопленных лесов. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 66—68. Библиогр. 10 назв.
- Луферов В. П. 1963в. Наблюдения по биологии пиявок рода Herpobdella. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 61—65. Библиогр. 10 назв.
- Луферова (Лоханина) Л. А. 1960. Влияние ГЭС на зоопланктон Горьковского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 38—39. Библиогр. 1 назв.
- Луферова Л. А. 1962а. Прибор для изучения влияния течения на водных беспозвоночных. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 62—64. Библиогр. 1 назв.

- Луферова Л. А. 1962б. К методике изучения влияния течения на водных беспозвоночных. Волг. зоол., т. IV, с. 128—129.
- Луферова Л. А. 1963. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 130—142. Библиогр. 19 назв.
- Луферова Л. А. 1964. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища. Автореф. канд. дисс., МГУ, 20 с.
- Ляхов С. М. 1960а. Бентос Волги у Куйбышева и его динамика. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 106—128. Библиогр. 14 назв.
- Ляхов С. М. 1960б. Первые этапы формирования бентоса Сталинградского водохранилища. Тез. докл. зональн. совещ. по типол. и биол. обоснов. рыбохоз. пельоз. внутр. (пресноводн.) водоемов южн. зоны СССР, изд. «Штиль», Квинтисев, с. 45—46.
- Ляхов С. М. 1961а. Бентосок в Волге у Куйбышева до зарегулирования ее стока. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. XI, с. 150—164. Библиогр. 27 назв.
- Ляхов С. М. 1961б. Материалы по дощипному населению Волги от Рыбинска до Астрахани к началу ее гидротехнической реконструкции. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 187—203. Библиогр. 18 назв.
- Ляхов С. М. 1961в. Формирование бентоса Сталинградского водохранилища на первом году его существования. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 204—218. Библиогр. 12 назв.
- Ляхов С. М. 1961г. О массовом развитии дрейссены в Сталинградском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 10, с. 18—21. Библиогр. 2 назв.
- Ляхов С. М. 1962. Защита гидросооружений от обрастаний дрейссеной. Природа, № 7, с. 106—108.
- Ляхов С. М. 1963а. Основные черты распределения бентоса в Куйбышевском водохранилище. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 3, Куйбышев, с. 83—88. Библиогр. 16 назв.
- Ляхов С. М. 1963б. Об изменении температурного режима Волги на участке от Волжской ГЭС им. В. И. Ленина до Саратова. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 121—124. Библиогр. 4 назв.
- Ляхов С. М. 1964. Работы Института биологии внутренних вод АН СССР по защите гидротехнических сооружений от обрастаний дрейссеной. В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней, изд. «Наука», М.—Л., с. 66—70. Библиогр. 11 назв.
- Ляхов С. М. и В. П. Михеев. 1963. Опыт количественного учета фауны обрастаний в волжских водохранилищах с помощью подлазной техники. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 303—308. Библиогр. 5 назв.
- Ляхов С. М. и В. П. Михеев. 1964. Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском водохранилище на седьмом году его существования. В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней, изд. «Наука», М.—Л., с. 3—18. Библиогр. 12 назв.
- Маловицкая Л. М. 1959. О нахождении *Eurytemora lacustris* (Pöppe) в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 17. Библиогр. 3 назв.
- Маловицкая Л. М. 1961а. Сезонная динамика *Eudiaptomus gracilis* Sars и *E. graciloides* (Lill.) (Copepoda, Calanoida) в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 10, с. 35—37. Библиогр. 10 назв.
- Маловицкая Л. М. 1961б. Летальные значения активной реакции среды (рН) и концентрации кислорода для *Eudiaptomus gracilis* Sars и *E. graciloides* (Lill.) (Copepoda, Calanoida). Бюлл. ИВВ, № 11, с. 13—16. Библиогр. 9 назв.
- Маловицкая Л. М. 1961в. Распределение диапомид (Copepoda, Calanoida) в Рыбинском водохранилище. Зоол. журн., т. XI, вып. 3, с. 457—460. Библиогр. 11 назв.
- Маловицкая Л. М. 1962. Биология диапомид *Eudiaptomus gracilis* (Sars) и *E. graciloides* (Lill.) (Copepoda, Calanoida) Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс., ЗИИ АН СССР, 18 с.
- Маловицкая Л. М. и Ю. И. Сорокин. 1961а. К вопросу о питании некоторых видов диапомид (Copepoda, Calanoida) бактериями. ДАН СССР, т. 136, № 4, с. 948—950. Библиогр. 14 назв.
- Маловицкая Л. М. и Ю. И. Сорокин. 1961б. Экспериментальное исследование питания *Diaptomus* (Crustacea, Copepoda) с помощью C^{14} . Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 262—272. Библиогр. 43 назв.
- Мануйлова Е. Ф. 1956. Об условиях массового развития ветистоусых рачков. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 89—107. Библиогр. 24 назв.

- М а н у й л о в а Е. Ф. 1957. К вопросу о динамике зоопланктона в озерах и водохранилищах. ДАН СССР, т. 117, № 2, с. 325—328. Библиогр. 6 назв.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1958а. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 236—249. Библиогр. 25 назв.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1958б. К вопросу о значении численности бактерий в развитии ветвистоусых рачков в естественных условиях, ДАН СССР, т. 120, № 5, с. 1129—1132. Библиогр. 8 назв.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1959. Влияние синезеленых водорослей на развитие зоопланктона. Бюлл. МОНИ, отд. биол., т. LXIV, вып. 1, с. 155—156.
- М а р г о л и н а Г. Л. 1958. Сравнительная характеристика животного населения зарослей высшей водной растительности Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 20—24. Библиогр. 6 назв.
- М а р г о л и н а Г. Л. 1961. К вопросу о питании *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 246—250. Библиогр. 11 назв.
- М и т р о п о л ь с к и й В. И. 1958. Предварительные данные о сфериядах верхневожжских водохранилищ. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 25—27. Библиогр. 5 назв.
- М и т р о п о л ь с к и й В. И. 1963. К распределению бейтоса Рыбинского водохранилища. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии вожжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 68—75. Библиогр. 4 назв.
- М и х с е в В. П. 1961. Опыты по умерщвлению дрейссены подогретой водой. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 10—12. Библиогр. 2 назв.
- М и х с е в В. П. 1962. О распределении *Dreissena polymorpha* Pallas на конструкциях Вожжской ГЭС им. В. И. Ленина. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 32—33. Библиогр. 2 назв.
- М и х с е в В. П. 1963. О питании рыб дрейссеной на мелководьях Куйбышевского водохранилища в 1961 г. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии вожжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 80—83. Библиогр. 4 назв.
- М и х с е в В. П. 1964а. О линейном росте *Dreissena polymorpha* Pallas в некоторых водохранилищах европейской части СССР. В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней, изд. «Наука», М.—Л., с. 55—65. Библиогр. 8 назв.
- М и х с е в В. П. 1964б. О скорости отмирания дрейссены в анаэробных условиях. В сб.: Биология дрейссены и борьба с ней, изд. «Наука», М.—Л., с. 76—80. Библиогр. 5 назв.
- М и х с е в а И. В. 1963. Динамика численности бактерий в Куйбышевском водохранилище в связи с некоторыми гидрологическими факторами. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 3, Куйбышев, с. 95—101. Библиогр. 7 назв.
- М о к с е в а Н. П. 1964. Альгофлора реки Оки. Тр. Зоол. инст., т. XXXII, с. 92—104. Библиогр. 24 назв.
- М о л а к о в А. В. 1958а. К биологии акаптоциклона виридис Рыбинского водохранилища. Тез. докл. Всес. совещ. по попр. рыбохоз. освоен. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 57.
- М о л а к о в А. В. 1958б. Некоторые данные по биологии развития и размножения *Acanthocyclops viridis* (Jur.) (Copepoda, Cyclopoida). ДАН СССР, т. 119, № 3, с. 613—616. Библиогр. 4 назв.
- М о л а к о в А. В. 1958в. Жизненный цикл *Mesocyclops leuckarti* Claus (Copepoda, Cyclopoida). ДАН СССР, т. 120, № 2, с. 419—421. Библиогр. 8 назв.
- М о л а к о в А. В. 1958г. Зоопланктон вожжского устьевоего участка Рыбинского водохранилища за период 1947—1954 гг. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 214—225. Библиогр. 8 назв.
- М о л а к о в А. В. 1958д. К вопросу о распределении *Acanthocyclops viridis* Jurine в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 36—39. Библиогр. 7 назв.
- М о л а к о в А. В. 1959а. О зимовке *Mesocyclops leuckarti* Claus в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 18—20. Библиогр. 9 назв.
- М о л а к о в А. В. 1959б. Хищное питание *Acanthocyclops viridis* (Jur.) (Copepoda, Cyclopoida). Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 117—127. Библиогр. 26 назв.
- М о л а к о в А. В. 1959в. Основные черты биологии циклопов *Acanthocyclops viridis* (Jur.) и *Mesocyclops leuckarti* Claus (Copepoda, Cyclopoida). Автореф. канд. дисс. ЗИИ АН СССР, Л., 15 с.
- М о л а к о в А. В. 1962. Длительность метаморфоза *Macrocyclus albifrons* (Jurine) (Copepoda, Cyclopoida). Бюлл. ИВВ, № 12, с. 33—35. Библиогр. 7 назв.
- М о л а к о в А. В. 1963а. О пахождении *Macrocyclus distinctus* (Richard) (Copepoda, Cyclopoida) в Рыбинском водохранилище. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии вожжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 13—16. Библиогр. 13 назв.
- М о л а к о в А. В. 1963б. Питание циклопов рода *Mesocyclops* Claus. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 115—122. Библиогр. 30 назв.

- М о н а к о в А. В. 1963в. Планктон и бентос Камского водохранилища (1961 г.). В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 108—114. Библиогр. 9 назв.
- М о н а к о в А. В. 1964. Зоопланктон реки Оки. Тр. Зоол. инст., т. XXXI, с. 106—112. Библиогр. 11 назв.
- М о н а к о в А. В. и Ф. Д. М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й. 1959. К методике исследования придонной микрофауны. Бюлл. ИВВ, вып. 4, с. 55—59. Библиогр. 6 назв.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1959а. К вопросу об усвоении циклонами протозоококковых водорослей. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 24—27. Библиогр. 6 назв.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1959б. Опыт изучения хищного питания циклопов с помощью изотопной методики. ДАН СССР, т. 125, № 1, с. 201—204. Библиогр. 6 назв.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1960а. Применение изотопной методики к изучению питания циклопов и их пауцилиальных стадий бактериальным кормом. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, с. 917—922. Библиогр. 15 назв.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1960б. Экспериментальное изучение питания дафний с помощью С¹⁴. ДАН СССР, т. 135, № 6, с. 1516—1518. Библиогр. 3 назв.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 251—261. Библиогр. 24 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1954. Предварительные данные о распределении и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. ДАН СССР, т. 94, № 2, с. 341—344. Библиогр. 4 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 108—124. Библиогр. 21 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1956. Некоторые данные по биологии *Leptodora kindtii* Focke и *Bythotrephes* Leydig Рыбинского водохранилища. ДАН СССР, т. 110, № 4, с. 688—691. Библиогр. 2 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1957. О партеногенетическом размножении *Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes* Leydig. ДАН СССР, т. 112, № 6, с. 1133—1135. Библиогр. 3 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1958. Предварительные данные по питанию хищных клadoпер *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes*. ДАН СССР, т. 122, № 4, с. 723—726. Библиогр. 5 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1959а. К вопросу о систематике рода *Bythotrephes* Leydig (Cladocera). Бюлл. ИВВ, № 4, с. 29—32. Библиогр. 13 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1959б. О влиянии температуры на партеногенетическое размножение *Bythotrephes*. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 21—22. Библиогр. 2 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1959в. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955—1956 гг. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 161—175. Библиогр. 11 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1960. О питании хищных клadoпер *Leptodora* и *Bythotrephes*. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 21—22. Библиогр. 6 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1962. Биология хищных клadoпер *Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes* Leydig (Crustacea, Cladocera). Автореф. канд. дисс. МГУ, М., 19 с.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1953. Экология каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне. Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2, с. 203—211. Библиогр. 23 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1954а. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. Пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. II, с. 223—241. Библиогр. 7 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1954б. Гидробиологический режим опытного нерестово-выростного хозяйства в низовьях Дона. Тр. Пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. II, с. 75—88.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1954в. Некоторые данные о выращивании молоди судака в нерестово-выростных хозяйствах на Дону. Вопр. ихтиол., вып. 2, с. 75—82. Библиогр. 5 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955а. О прогнозировании бентоса в крупных водохранилищах. Ихтиол. комисс., Тр. совещ., вып. 6, с. 160—162.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955б. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища). Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 5, с. 975—985. Библиогр. 20 назв.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955в. Распределение бентоса в Рыбни

- ском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 32—88. Библиогр. 53 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1955г. О методике количественного учета фауны во временных водоемах и в периодически затопляемых зонах водохранилищ. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 393—405. Библиогр. 5 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1956а. Биологическая станция «Борок». Природа, № 11, с. 52—57.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1956б. Фауна беспозвоночных Рыбницкого водохранилища и условия ее обитания. Тр. Научн. конф. по науч. Вологодск. обл., Вологда, с. 129—135.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1957а. О суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных в Дону и значении их в биостроке рек. Тр. Пробл. и темат. совещ. ЗИП АН СССР, вып. VII, с. 155—161. Библиогр. назв. 6.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1957б. Развитие фауны беспозвоночных в перестово-выростных водоемах на Дону в связи с выращиванием в них молоди рыб. Ихтиол. комплекс., Тр. совещ., вып. 7, с. 300—307. Библиогр. 7 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1957в. Каспийские мизиды в реке Шексне. Природа, № 7, с. 99—100.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1957г. Процесс распространения каспийской фауны в современную эпоху. В сб.: Проблемы зоогеографии суши. Матер. совещ., сост. во Львове 1—9 июня 1957 г., с. 173—183. Библиогр. 51 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. [1957д]. Фауна осушенной зоны Рыбницкого водохранилища. Тез. докл. Совещ. по биол. пробл. новых водоемов, 2—5 фев. 1957 г., Горький, с. 24—23.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1958а. Ю. М. Марковский. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Условия ее существования и пути использования. АН УССР, ч. I, 1953, ч. II, 1954, ч. III, 1955. 700 с., 284 табл., 191 рис. [Рецензия]. Зоол. журн., т. XXXVII, вып. 3, с. 470—474.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1958б. Обрастания «голландского» крабика. Природа, № 9, с. 112—113.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1958в. Усовершенствованная система трубчатого дончатателя. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 47—49. Библиогр. 2 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1958г. К вопросу о продуктивности Рыбницкого водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 3, с. 7—19. Библиогр. 43 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1958д. Закономерности процесса формирования бентоса в волжских водохранилищах. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоени. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 58.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1959а. Экологическая характеристика разреза Борок—Коприно. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 66—72. Библиогр. 17 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1959б. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища (исследования 1956 г.). Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 118—138. Библиогр. 22 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1959в. Некоторые данные о темпах видообразования водной фауны. Бюлл. МОИП, Отд. биол., вып. 4, с. 141—144. Библиогр. 18 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1960а. О распространении в бассейне Волги *Paramysis (Metamysis) ullskyi Czern.* (Crustacea, Mysidacea). Бюлл. ИВВ, № 6, с. 14—17. Библиогр. 11 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1960б. Состав фауны беспозвоночных Азовского моря. (Автореф. докл.). Бюлл. МОИП, Отд. биол., вып. 4, с. 144.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1960в. Каспийская фауна в Азовско-Черноморском бассейне. Изд. АН СССР, М.—Л., 288 с. Библиогр. 816 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1960г. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря. Зоол. журн., т. XXXIX, вып. 10, с. 1454—1466. Библиогр. 39 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1960д. Морской желудь в Каспийском море. Природа, № 9, с. 113—115.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1961а. Донная фауна дельты постокаспийских рек. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. XI, с. 136—149. Библиогр. 29 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1961б. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 49—177. Библиогр. 124 назв.
- Мордухай - Болтовской Ф. Д. 1961в. Особенности процесса первоначального формирования бентоса в волжских водохранилищах. Ихтиол. комплекс., Тр. совещ., вып. 11, с. 123—127. Библиогр. 16 назв.
- (Мордухай - Болтовской Ф. Д.) Morduchai - Boltovskoi F. D.

- 1961r. Die Entwicklung der Bodenfauna in den Stauseen der Wolga. Verh. Internat. Verein. Limnol., Stuttgart, vol. XIV, part 2, pp. 647—651. Bibl. 17.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1962a. Появление в Каспийском море представителя средиземноморских полифемид. Зоол. журн., т. XI, вып. 2, с. 289—290. Библиогр. 5 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1962б. Данные дночерпателя к темп роста личи. Бюлл. ИБВ, № 12, с. 41—45. Библиогр. 11 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1962в. Понтокаспийские полифемиды (обзор данных по систематике, распространению и биологии). (Автореф. докл.). Бюлл. МОИП, Отд. биол., вып. 6, с. 131—132.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1962г. Схема процесса формирования бентоса в водохранилищах средней полосы СССР. Вопр. экол., т. V, с. 143—144.
- (Мордухай-Болтовской Ф. Д.) Mordukhai-Boltovskoi. 1962d. Caspian fauna in fresh waters beyond the pontocaspian basin. Fifteenth Internat. Congr. of Limnol. Abstracts, Univ. of Wisconsin, Madison, 20—25 August 1962, pp. 155—156.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963a. Основные трофические связи в волжских водохранилищах. Тр. ИБВ, вып. 5 (8), с. 36—45. Библиогр. 41 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963б. Прошлое, настоящее и будущее фауны Каспийского моря. В сб.: Зоогеография суши. Тез. III Всес. совещ. по зоогеограф. суши 21—26 сент. 1963 г. в Ташкенте, Ташкент, с. 196—197.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963в. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1960—1962 гг. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 60—77. Библиогр. 17 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963г. Работы лаборатории зоопланктона и зообентоса Института биологии внутренних вод по питанию водных беспозвоночных. X Научн. конф. по внутр. вод. Прибалтики. Тез. докл., Минск, с. 39. (Ротапринт).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963д. Распределение каспийской фауны по бассейну Балтийского моря. X Научн. конф. по внутр. вод. Прибалтики. Тез. докл., Минск, с. 62. (Ротапринт).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963e. Автохтонные каспийские беспозвоночные как акклиматизационный фонд. В сб.: Акклиматизация животных в СССР (10—15 мая 1963 г., г. Фрунзе), Изд. АН КазССР, Алма-Ата, с. 22—23.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1964a. О низкой продуктивности бентоса в крупных водохранилищах и ее причинах. Совещ. по попр. круговорота веществ и энергии в озери. водоемах. Тез. докл., СО АН СССР, пос. Лиственничное на Байкале, с. 71—72.
- (Мордухай-Болтовской Ф. Д.) Mordukhai-Boltovskoi Ph. D. 1964b. Caspian fauna beyond the Caspian sea. Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., Bd. 49, H. 1, S. 139—176. Bibl. 38.
- (Мордухай-Болтовской Ф. Д.) Mordukhai-Boltovskoi Ph. D. 1964r. Caspian Fauna in Fresh Waters outside the Ponto-Caspian basin. Hydrobiologia, v. XXIII, fasc. 1—2, pp. 159—164. Bibl. 6.
- (Мордухай-Болтовской Ф. Д.) Mordukhai-Boltovskoi Ph. D. 1964r. New species of Cercopagis and Apagis from the Caspian sea. Crustaceana, v. 7, pt. 1, pp. 21—26. Bibl. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. Ф. Гунько. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год его существования. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 73—84. Библиогр. 11 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и В. И. Митропольский. 1959a. Бентос Белого озера. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 85—101. Библиогр. 25 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и В. И. Митропольский. 1959б. Опыт перевозки мизид и дальневосточных креветок для акклиматизации в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИБВ, № 3, с. 41—44. Библиогр. 1 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. В. Можаков. 1963. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период. Сб.: Биол. аспекты науч. водохр., Изд. АН СССР, М.—Л., с. 78—90. Библиогр. 11 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яковская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 142—194. Библиогр. 26 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и Т. И. Поддубная. 1958. О зимних исследованиях бентоса в волжском предустьевом районе Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИБВ, № 2, с. 11—15. Библиогр. 4 назв.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. И. Шилова. 1955. О временно-планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes* (Diptera, Tendipedidae). ДАН АН СССР, т. 105, № 1, с. 163—165.

- Мороховец Л. В. 1959. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в год его заполнения. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 22—30. Библиогр. 7 назв.
- Новожилова М. И. 1955а. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXIV, вып. 6, с. 710—717. Библиогр. 21 назв.
- Новожилова М. И. 1955б. Количественная характеристика, видовой состав и распространение дрожжевых организмов в Черном, Охотском морях и в Тихом океане. Тр. Инст. микробиол., вып. IV, с. 155—195. Библиогр. 26 назв.
- Новожилова М. И. 1957. Время генерации бактерий и продукция бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXVI, вып. 2, с. 202—209. Библиогр. 15 назв.
- Новожилова М. И. 1958. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 52—65. Библиогр. 23 назв.
- Новожилова М. И. 1959. Определение вероятной ошибки при учете бактерий в водоемах методом прямого счета. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 569—573. Библиогр. 9 назв.
- Носков А. С. 1956. Ряпушка Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс., Мосрыбвуз, М., 11 с.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 166—183. Библиогр. 41 назв.
- Остроумов А. А. 1956. Ихтиофауна Рыбинского водохранилища. Тр. Научн. конф. по изуч. Вологодск. обл., Вологда, с. 136—139.
- Остроумов А. А. [1957]. Ихтиологические исследования верхневолжских водохранилищ. Тез. докл. Совещ. по биол. пробл. новых водоемов, 2—5 февр. 1957 г., Горький, с. 9—11.
- Остроумов А. А. 1958а. Лещ Камского водохранилища. Бюлл. ИБВ, № 1, с. 40—43. Библиогр. 8 назв.
- Остроумов А. А. 1958б. О исподном и сетном лове рыбы в водохранилищах. Бюлл. ИБВ, № 2, с. 59—61. Библиогр. 4 назв.
- Остроумов А. А. 1959а. О состоянии запасов рыб в Угличском и Иваньковском водохранилищах. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 292—297. Библиогр. 11 назв.
- Остроумов А. А. 1959б. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 1 (4), с. 211—234. Библиогр. 42 назв.
- Остроумов А. А. 1959в. О распределении рыб в Камском водохранилище. Бюлл. ИБВ, № 3, с. 28—31. Библиогр. 4 назв.
- Остроумов А. А. 1961. О динамике численности основных рыб верхневолжских водохранилищ. Ихтиол. комисс., Тр. совещ., вып. 11, с. 206—213. Библиогр. 17 назв.
- Панов Д. А. 1960. О питании личинок леща Рыбинского водохранилища. Сообщ. I. Экспериментальные исследования. Тр. ИБВ, вып. 3 (6), с. 176—181. Библиогр. 9 назв.
- Панов Д. А. 1962. Условия питания личинок некоторых видов рыб в Рыбинском водохранилище. Вопр. экол., т. V, с. 157—158.
- Панов Д. А. 1963. Влияние температуры воды на потребление пищи личинками леща. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 83—85. Библиогр. 2 назв.
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1962а. О роли фитопланктона в питании личинок леща и плотвы. Бюлл. ИБВ, № 13, с. 21—24. Библиогр. 3 назв.
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1962б. Скорость переваривания пищи личинками леща. Бюлл. ИБВ, № 13, с. 24—26. Библиогр. 4 назв.
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1962в. О роли фитопланктона в питании личинок леща и плотвы. Спязел. водоросли и их роль во внутр. вод. СССР. Тез. научн. совещ. 10—15 сент. 1962 г. Изд. АН УССР, Киев, с. 43—44.
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1963. Влияние предварительного голодания на активность питания личинок густеры. В сб.: Матер. по биол. и гидрол. волжск. водохр., Изд. АН СССР, М.—Л., с. 35—38. Библиогр. 6 назв.
- Пашков Г. Д., В. М. Круглова и Д. М. Маловицкая. 1959. Особенности формирования водной растительности в Веселовском водохранилище. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 419—425. Библиогр. 5 назв.
- Пермитин И. Е. 1959а. О возрасте и росте белоглазки из реки Шексны. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 323—327. Библиогр. 8 назв.
- Пермитин И. Е. 1959б. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 148—158. Библиогр. 20 назв.

- Пермитиц И. Е. 1964. Ихтиофауна реки Оки. Тр. Зоол. инст., т. XXXII, с. 208—216. Библиогр. 15 назв.
- Подаруева Э. С. 1960. О питании ерша в верхневолжских водохранилищах и в Белом озере. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 182—194. Библиогр. 29 назв.
- Подгорный Л. Н. и Ф. И. Безлер. 1958. К методике определения брома в природных водах. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 56—58. Библиогр. 1 назв.
- Подгорный Л. Н., А. В. Фотьев. 1958. Методика анализа маломинерализованной воды с применением катлонита КУ-2. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 52—55. Библиогр. 1 назв.
- Поддубная Т. Л. 1958а. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 195—213. Библиогр. 9 назв.
- Поддубная Т. Л. 1958б. Некоторые данные по размножению тубифицид. ДАН СССР, т. 120, № 2, с. 422—424. Библиогр. 6 назв.
- Поддубная Т. Л. 1958в. Распределение, динамика численности и биология тубифицид в Рыбинском водохранилище. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоен. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 60.
- Поддубная Т. Л. 1959а. О динамике популяции тубифицид (*Oligochaeta*, *Tubificidae*) в Рыбинском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 102—108. Библиогр. 13 назв.
- Поддубная Т. Л. 1959б. Об аутономии и регенерации у тубифицид. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 15—16. Библиогр. 4 назв.
- Поддубная Т. Л. 1961. Материалы по штатно массовых видов тубифицид Рыбинского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 219—231. Библиогр. 21 назв.
- Поддубная Т. Л. 1962а. Основные черты экологии пельского лимнодрила (*Limnodrilus newaensis* Mich., *Oligochaeta*). Вопр. экол., т. V, с. 166—168.
- Поддубная Т. Л. 1962б. О вертикальном распределении *Limnodrilus newaensis* Mich. и *L. hoffmeisteri* Clap. в грунтах Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 20—26. Библиогр. 11 назв.
- Поддубная Т. Л. 1962в. О потреблении рыбами *Tubificidae* (*Oligochaeta*). Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 3, с. 560—562. Библиогр. 11 назв.
- Поддубная Т. Л. 1962г. Исследования по биологии массовых видов тубифицид (*Limnodrilus newaensis* Mich. и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap.) Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. ЗИН АН СССР, М., 13 с.
- Поддубная Т. Л. 1963. Жизненный цикл и темп роста пельского лимнодрила (*Limnodrilus newaensis* Mich., *Oligochaeta*, *Tubificidae*). Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 46—56. Библиогр. 9 назв.
- Поддубная Т. Л. и Ю. И. Сорокин. 1961. Глубина слоя оптимального питания тубифицид в связи с их перемещениями в грунте. Бюлл. ИВВ, № 10, с. 14—17. Библиогр. 8 назв.
- Поддубный А. Г. 1955а. Некоторые данные о распределении и возрастном составе чехони Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 184—190. Библиогр. 8 назв.
- Поддубный А. Г. 1955б. Чехонь Рыбинского водохранилища (биологический очерк). Автореф. канд. дисс., Инст. морф. жив., М., 11 с.
- Поддубный А. Г. 1958а. О пересте стерляди в Куйбышевском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 28—30. Библиогр. 5 назв.
- Поддубный А. Г. 1958б. Особенности чехони Рыбинского водохранилища в смежных водоемах. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 349—363. Библиогр. 16 назв.
- Поддубный А. Г. 1959а. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 269—297. Библиогр. 43 назв.
- Поддубный А. Г. 1959б. Некоторые особенности распределения рыбного леща в пагульный период. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 32—36. Библиогр. 9 назв.
- Поддубный А. Г. 1960а. Первые результаты мечения рыб в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 43—46. Библиогр. 6 назв.
- Поддубный А. Г. 1960б. О гибели молоди рыб в остаточных водоемах осушной зоны Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 40—42. Библиогр. 9 назв.
- Поддубный А. Г. 1960в. О локальных стадах леща в Рыбинском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 216—266. Библиогр. 24 назв.
- Поддубный А. Г. 1961. О локальных стадах леща в водохранилищах. Тез. докл. на Совещ. по бйол. основам рыбн. хоз. на внутр. водоемах СССР, М., с. 17—18. (Ротатори).
- Поддубный А. Г. 1962а. Сиг в Рыбинском водохранилище. Рыбовод. п. рыбовод., № 1, с. 23—24.

- Поддубный А. Г. 1962б. О закономерностях распределения интритиновых популяций у леца Рыбинского водохранилища. Вопр. экол., т. V, с. 168—169.
- Поддубный А. Г. 1963а. О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 178—183. Библиогр. 13 назв.
- Поддубный А. Г. 1963б. О значении затопленных лесов для рыбного населения водохранилищ. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 184—194. Библиогр. 25 назв.
- Поддубный А. Г. и В. А. Сахарова. 1961. О результатах акклиматизации и условиях размножения елгов в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 10, с. 42—45. Библиогр. 14 назв.
- Поддубный А. Г. и М. А. Фортунатов. 1961. Проблема рыбохозяйственного использования водохранилищ разных географических зон. Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 4 (21), с. 599—611. Библиогр. 66 назв.
- Понеделько В. И. 1958а. О поведении личинок некоторых пресноводных рыб на различных этапах развития. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 44—46.
- Понеделько В. И. 1958б. Распределение икры, личинок и мальков промысловых видов рыб озера Ильмень. Бюлл. ИВВ, № 2, с. 33—36. Библиогр. 4 назв.
- Понеделько В. И. 1959. О факторах распределения и численности икры и личинок фитопланктонных рыб оз. Ильмень. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 168—172. Библиогр. 8 назв.
- Приймаченко А. Д. 1959а. К биологии *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. в Волге и Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 12—14. Библиогр. 3 назв.
- Приймаченко А. Д. 1959б. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 82—101. Библиогр. 6 назв.
- Приймаченко А. Д. 1959в. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда. 1. Состав и численность фитопланктона до образования водохранилищ. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 52—65. Библиогр. 30 назв.
- Приймаченко А. Д. 1960а. О методике технической обработки диатомовых водорослей. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 50. Библиогр. 3 назв.
- Приймаченко А. Д. 1960б. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 59—86. Библиогр. 33 назв.
- Приймаченко А. Д. 1961а. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956—1957). Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 3—19. Библиогр. 8 назв.
- Приймаченко А. Д. 1961б. Течение как фактор, определяющий развитие фитопланктона в водоеме. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск, с. 314—317. Библиогр. 5 назв.
- Приймаченко А. Д. 1962. Изменения в фитопланктоне Волги и связи с сооружением Горьковской и Куйбышевской плотин. Тр. Зоол. совещ. по типол. и биол. обосн. рыбохоз. использ. внутр. (пресноводн.) водоемов южн. зоны СССР, Изд. «Штиница», Кипшинев, с. 187—190.
- Цырипа И. Л. 1959а. Итенсивность фотосинтеза у водорослей в связи с сезонной освещенностью. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 102—109. Библиогр. 15 назв.
- Цырипа И. Л. 1959б. Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах. Бюлл. ИВВ, № 3, с. 17—20. Библиогр. 8 назв.
- Цырипа И. Л. 1961. Зависимость первичной продукции от состава фитопланктона. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск, с. 308—312. Библиогр. 13 назв.
- Цырипа И. Л. 1963. Предварительные итоги применения спектрофотометрического метода для определения пигментов пресноводного фитопланктона. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 51—59. Библиогр. 24 назв.
- Цырипа И. Л. 1964. Фотосинтез пресноводного фитопланктона при различных световых условиях в водоеме. Совещ. до вopr. круговорота веществ и энергии в озери, водоемах. Тез. докл., СО АН СССР, пос. Ижтвенничное на Байкале, с. 61—62.
- Родополова Л. А. 1959. Питание цузырчатки (*Utricularia* sp.) животными организмами. Научн. докл. Высш. шк., биол. науки, № 3, с. 131—134. Библиогр. 4 назв.
- Розанова Е. И. и М. И. Новожилова. 1958. Количественное распределение и видовой состав дрожжей Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXVII, вып. 3, с. 371—376. Библиогр. 13 назв.
- Романенко В. И. 1959а. Краткая микробиологическая характеристика р. Шексны и Северо-Двинского канала. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 9—11. Библиогр. 4 назв.

- Романенко В. И. 1959б. Учет метанооксилюющих бактерий в воде методом радиоавтографии колоний с мембранных фильтров. Бюлл. ИБВ, № 5, с. 40—42. Библиогр. 2 назв.
- Романенко В. И. 1961. Применение метода радиоавтографии для количественного учета метанооксилюющих бактерий. Микробиология, т. XXX, вып. 2, с. 335—336. Библиогр. 2 назв.
- Романенко В. И. 1962. Количество летучих жирных кислот в илах Рыбинского водохранилища, определенное методом хроматографии. Бюлл. ИБВ, № 13, с. 39—43. Библиогр. 8 назв.
- Романенко В. И. 1963а. Бактериальная ассимиляция углекислоты в водоемах. X Научн. конф. по внутр. водоемам Прибалтики. Тез. докл., Минск, с. 33—34. (Ротапринт).
- Романенко В. И. 1963б. Общая микробиологическая характеристика Ташкентского и Сарыязского водохранилищ. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 10—14. Библиогр. 14 назв.
- Романенко В. И. 1963в. Потенциальная способность микрофлоры воды к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. Микробиология, т. XXXII, вып. 4, с. 668—674. Библиогр. 11 назв.
- Романенко В. И. 1964а. Зависимость между количеством потребляемых гетеротрофными бактериями O_2 и CO_2 . ДАН СССР, т. 157, № 1, с. 178—179. Библиогр. 5 назв.
- Романенко В. И. 1964б. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флорой воды. Микробиология, т. XXXIII, вып. 4, с. 679—683. Библиогр. 8 назв.
- Романенко В. И. 1964в. Потенциальная способность микрофлоры иловых отложений к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. Микробиология, т. XXXIII, вып. 1, с. 134—139. Библиогр. 9 назв.
- Романенко В. И. 1964г. Микробиологические процессы в водохранилищах различных типов. Автореф. канд. дисс. Инст. микробиол. АН СССР, М., 20 с.
- Романова Г. П. 1955. Питание судака Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, 307—326. Библиогр. 12 назв.
- Романова Г. П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 273—303. Библиогр. 37 назв.
- Рутковский В. И. 1958. Предварительные итоги первой гидролого-гидрохимической синхронной съемки Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИБВ, № 2, с. 44—48.
- Рутковский В. И. 1961. Крепление датчиков заборных приборов для фиксации их положения по глубине. Бюлл. ИБВ, № 10, с. 57—58. Библиогр. 1 назв.
- Рутковский В. И. 1962. Распределение температуры воды вдоль верхневолежских водохранилищ в период интенсивного прогревания. Бюлл. ИБВ, № 13, с. 48—51. Библиогр. 5 назв.
- Рутковский В. И. 1963а. Электропроводность, температура и распределение водных масс в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Матер. I Научно-техн. совещ. по науч. Куйбыш. водохр., вып. 1, с. 162—171. Библиогр. 8 назв.
- Рутковский В. И. 1963б. Температурный режим Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 5 (8), с. 132—238. Библиогр. 47 назв.
- Рутковский В. И. и А. С. Кипрева. 1959. Основные черты кислородного режима Рыбинского водохранилища. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод., Изд. АН СССР, М.—Л., с. 301—310. Библиогр. 3 назв.
- Рутковский В. И. и Т. Н. Курдина. 1959. Водный баланс Рыбинского водохранилища за период с 1947 по 1955 г. Тр. ИБВ, вып. 1 (4), с. 5—24. Библиогр. 3 назв.
- Салманов М. А. 1958. Характеристика общего числа бактерий в Куйбышевском водохранилище в первый год его затопления. Бюлл. ИБВ, № 1, с. 15—18. Библиогр. 3 назв.
- Салманов М. А. 1959. Динамика численности бактерий в водной толще Куйбышевского водохранилища. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 15—21. Библиогр. 9 назв.
- Салманов М. А. и Ю. И. Сорокин. 1958. Продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище во второй год его существования. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 17.
- Салманов М. А. и Ю. И. Сорокин. 1961. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище. Ихтиол. комисс., Тр. совещ., вып. 11, с. 61—64. Библиогр. 7 назв.
- Салманов М. А. и Ю. И. Сорокин. 1962. Первичная продукция Куйбышевского водохранилища. Изв. АН СССР, сер. биол., вып. 4, с. 603—613. Библиогр. 10 назв.
- Сергеев Р. С. 1958. Трап для сбора дощичной рыбы. Бюлл. ИБВ, № 1, с. 50—53.

- Сергеев Р. С. 1959. Материалы по биологии налимья Рыбинского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 235—258. Библиогр. 24 назв.
- Сергеев Р. С., И. Е. Чермытин и А. А. Ястребков. 1955. О плодовитости рыб Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 278—300. Библиогр. 30 назв.
- Сидельников В. Е. 1964. Характеристика органических веществ в природных водах по их люминисценции. Матер. XVIII Гидрохим. совещ. (Тез. докл.), май 1964 г. Повочеркасск, с. 34—35.
- Смирнов Н. Н. 1959а. Растворимые витамины и их значение для водных организмов. Бюлл. ИВВ, № 4, с. 21—25. Библиогр. 47 назв.
- Смирнов Н. Н. 1959б. О приближенном количественном исследовании состава пищи водных беспозвоночных при вскрытии. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 43—47. Библиогр. 25 назв.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1959в. Nutrition of *Galerucella nymphaeae* L. (Chrysomelidae), mass consumer of water-lily. *Hydrobiologia*, v. XV, № 3, pp. 208—224. Bibl. 29.
- Смирнов Н. Н. 1960. XIV Международный конгресс лимнологов. Бюлл. ИВВ, № 7, с. 59—61.
- Смирнов Н. Н. 1961а. Величина годового потребления беспозвоночными трех погруженных токсиконосных растений. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск, с. 397—401. Библиогр. 12 назв.
- Смирнов Н. Н. 1961б. Рост и размножение некоторых прибрежных ветвистых рачков. (Автореф. докл.). Бюлл. МОИП, Отд. биол., т. LXVI, № 5, с. 156—157.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1961в. Food cycles in sphagnum bogs. *Hydrobiologia*, v. XVII, № 1—2, pp. 175—182. Bibl. 20.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1961г. Consumption of emergent plants by insects. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, v. XIV, pt 1, pp. 232—236. Bibl. 13.
- Смирнов Н. Н. 1962а. К экологии прибрежных листоногих ракообразных восточно-европейских водохранилищ. *Вопр. экол.*, т. V, с. 199—201.
- Смирнов Н. Н. 1962б. О развитии существительных английского языка после переселения в новые страны (на примере названий водных животных и растений). *Изв. АН СССР, отд. языка и литературы*, т. XXI, вып. 1, с. 34—40. Библиогр. 18 назв.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1962в. Ecology of the phytophagic Cladocera in connection with estimation of the inshore zone in the life of the Volga water reservoirs. Fifteenth Internat. Congr. of Limnol. Abstracts. Univ. of Wisconsin, Madison. 20—25 August. 1962, pp. 41—42.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1962г. On nutrition of caddis worms *Phryganea grandis* L. *Hydrobiologia*, v. XIX, № 3, pp. 252—261, Bibl. 9.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1962д. *Eurycecus lamellatus* (O. F. Müller) (Chydoridae, Cladocera): field observations and nutrition. *Hydrobiologia*, v. XX, № 3, pp. 280—294. Bibl. 30.
- Смирнов Н. Н. 1963а. Частота сердцебиений Cladocera как биологический и физиологический показатель. X Научн. конф. по внутр. вод. Прибалтики. Тез. докл., Минск, с. 69—70. (Ротапринт).
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1963б. On Inshore Cladocera of the Volga Water Reservoirs. *Hydrobiologia*, v. XXI, № 1—2, pp. 166—176. Bibl. 41.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1963в. On the seasonal distribution of inshore Cladocera of the Volga water reservoirs. *Hydrobiologia*, v. XXII, № 1—2, pp. 202—207. Bibl. 13.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1964а. *Pleuroxus* (Chydoridae): field observations and Growth. *Hydrobiologia*, v. XXIII, fasc. 3—4, pp. 305—320. Bibl. 21.
- (Смирнов Н. Н.) Smirnov N. N. 1964б. On the quantity of allochthonous pollen and spores received by the Rybinsk Reservoir. *Hydrobiologia*, v. XXIV, fasc. 1—3, pp. 421—429. Bibl. 42.
- Смирнов Н. Н. и О. И. Феоктистова. 1962. Влияние сплывающих водорослей на водных животных и растения. Сплывающие водоросли и их роль во внутр. вод. СССР. Тез. научн. совещ. 10—15 сент. 1962 г., Изд. АН СССР, Киев, с. 49—51.
- Смирнов Н. Н. и О. И. Феоктистова. 1963. О токсичности сплывающих водорослей. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 10—20. Библиогр. 22 назв.
- Смирнова Л. И. 1960. О методике исследования ферментных элементов крови рыб. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 89—90. Библиогр. 2 назв.
- Смирнова Л. И. 1962. О сезонных изменениях крови рыб Рыбинского водохранилища. *Вопр. ихтиол.*, т. 2, вып. 4 (25), с. 677—686. Библиогр. 37 назв.
- Смирнова Л. И. 1963. К вопросу о влиянии паразитов на кровь рыб. В сб.: Ма-

- териалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 44—47. Библиогр. 3 назв.
- Смирнова Л. Н. и др. (33 сост. указаны в предисл.). 1963. Англо-русский биологический словарь. Под ред. П. Ф. Рокицкого. Физматгиз, М., 679 с.
- Смирнова Т. С. 1960. Некоторые данные по биологии *Polyrhynchus pediculus* L. (Cladocera). Бюлл. ИВВ, № 7, с. 18—20. Библиогр. 7 назв.
- Соколова Г. А. и Ю. И. Сорокин. 1957. Бактериальное восстановление сульфатов в плах Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXVI, вып. 2, с. 194—201. Библиогр. 3 назв.
- Соколова Г. А. и Ю. И. Сорокин. 1958. Определение интенсивности бактериального восстановления сульфатов в грунтах Горьковского водохранилища с применением S^{35} . ДАН СССР, т. 118, № 2, с. 404—406. Библиогр. 4 назв.
- Сорокин Ю. И. 1954. Роль фосфорных соединений в биоэнергетике бактериального обмена (обзор). Микробиология, т. XXIII, вып. 1, с. 79—98. Библиогр. 91 назв.
- Сорокин Ю. И. 1955а. Изучение фосфорного обмена при хемосинтезе у сульфатовосстанавливающих бактерий с применением P^{32} . В сб.: Источники в микробиологии, Изд. АН СССР, М., с. 136—146. Библиогр. 17 назв.
- Сорокин Ю. И. 1955б. К методике окраски слабокрасящихся бактерий. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 414—415.
- Сорокин Ю. И. 1955в. О бактериальном хемосинтезе в иловых отложениях. Микробиология, т. XXIV, вып. 4, с. 393—399. Библиогр. 10 назв.
- Сорокин Ю. И. 1955 г. Определение величины хемосинтеза в воде Рыбинского водохранилища с применением C^{14} . ДАН СССР, т. 105, № 6, с. 1343—1345. Библиогр. 4 назв.
- Сорокин Ю. И. 1955д. Продуктивность хемосинтеза в иловых отложениях. ДАН СССР, т. 103, № 5, с. 875—877. Библиогр. 2 назв.
- Сорокин Ю. И. 1956а. Изучение культур сульфатовосстанавливающих бактерий, выделенных из некоторых природных материалов Прибайкалья. Тр. Байкальск. лимнол. ст., т. XV, с. 397—407. Библиогр. 26 назв.
- Сорокин Ю. И. 1956б. К теории хемоавтотрофии. Микробиология, т. XXV, вып. 3, с. 363—375. Библиогр. 61 назв.
- Сорокин Ю. И. 1956в. О применении радиоактивного углерода C^{14} для изучения первичной продукции водоемов. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. VII, с. 271—286. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1957а. Определение эффективности хемосинтеза при окислении метана и водорода в условиях водоема. Микробиология, т. XXVI, вып. 1, с. 13—16. Библиогр. 11 назв.
- Сорокин Ю. И. 1957б. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водоемах. I. Подледный хемосинтез в водной толще Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXVI, вып. 6, с. 736—744. Библиогр. 5 назв.
- Сорокин Ю. И. 1957в. К вопросу о способности сульфатовосстанавливающих бактерий использовать метан для восстановления сульфатов до сероводорода. ДАН СССР, т. 115, № 4, с. 816—818. Библиогр. 6 назв.
- Сорокин Ю. И. 1957г. Влияние температуры на интенсивность хемосинтеза в водоеме. ДАН СССР, т. 114, № 2, с. 431—433. Библиогр. 4 назв.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1957д. Contribuții la teoria chemoautotrofiei. An. Rom.—Sov., Ser. Biol., № 2, pp. 5—20. Bibl. 61.
- Сорокин Ю. И. 1958а. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. II. Изучение хемосинтеза в иловых отложениях с помощью C^{14} . Микробиология, т. XXVII, вып. 2, с. 206—213. Библиогр. 7 назв.
- Сорокин Ю. И. 1958б. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. III. Продуктивность хемосинтеза в водной толще в летний период. Микробиология, т. XXVII, вып. 3, с. 357—365. Библиогр. 4 назв.
- Сорокин Ю. И. 1958в. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», т. 3, с. 89—111. Библиогр. 50 назв.
- Сорокин Ю. И. 1958г. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 66—88. Библиогр. 20 назв.
- Сорокин Ю. И. 1958д. Процесс образования сероводорода в волжских водохранилищах и его влияние на кислородный режим. Тез. докл. Всес. совещ. по попр. рыбохоз. освоен. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 19—20.
- Сорокин Ю. И. 1958е. Результаты и перспективы применения радиоактивного углерода (C^{14}) для изучения круговорота органических веществ в водоемах. В сб.: Изучение животного организма—Рыбное хозяйство—Пищевая промышленность, Изд. АН СССР, М., с. 188—193. Библиогр. 7 назв.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1958ж. The results and prospects of using

- isotopic carbon-14 for a study of organic matter cycle in water basins. *Radioisotopes Sci. Res. (Internat. Conf., Paris, 9—25 Sept. 1957)*, v. 4, Pergamon Press, pp. 633—650.
- Сорокин Ю. И. 1959а. Эволюция хемосинтеза. В кн.: Возникновение жизни на земле. Тр. Междунар. симп. 10—24 авг. 1957 г., М., Изд. АН СССР, с. 627—632. Библиогр. 44 назв.
- Сорокин Ю. И. 1959б. Биомасса бактерий и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 4, с. 3—6. Библиогр. 6 назв.
- Сорокин Ю. И. 1959в. Методика определения карбонатов, свободной углекислоты и органического углерода в грунтах. Бюлл. ИВВ, № 5, с. 48—50. Библиогр. 2 назв.
- Сорокин Ю. И. 1959г. О влиянии стратификации водных масс на первичную продукцию фотосинтеза в море. Журн. общ. биол., т. XX, № 6, с. 455—463. Библиогр. 16 назв.
- Сорокин Ю. И. 1959д. Определение величины изотопического эффекта при фотосинтезе в культурах *Scenedesmus quadricauda*. Бюлл. ИВВ, № 4, с. 7—9. Библиогр. 6 назв.
- Сорокин Ю. И. 1959е. Определение продуктивности фотосинтеза фитопланктона в водной толще с помощью C^{14} . Физиол. раст., т. 6, вып. 1, с. 118—125. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1959ж. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. IV. Питание водных беспозвоночных автотрофными бактериями, окисляющими метан и водород. Микробиология, т. XXVIII, вып. 6, с. 916—920. Библиогр. 5 назв.
- Сорокин Ю. И. 1959з. Определение продукции фотосинтеза фитопланктона в Рыбинском водохранилище при помощи C^{14} . В сб.: Проблемы фотосинтеза. Докл. на II Всес. конф. по фотосинтезу. Москва. 24—26 янв. 1957 г., Изд. АН СССР, М., с. 401—408. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960а. Бактериальное восстановление сульфатов в Куйбышевском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 36—49. Библиогр. 20 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960б. Ватометр для отбора проб воды на бактериологический анализ. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 53—54.
- Сорокин Ю. И. 1960в. Использование углерода CO_2 в процессе биосинтеза у *Vibrio desulfuricans* и некоторых гетеротрофных бактерий. ДАН СССР, т. 132, № 2, с. 464—466. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960г. Метан и водород в воде волжских водохранилищ. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 50—58. Библиогр. 26 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960д. О методике определения первичной продукции моря при помощи C^{14} . Тр. Всес. гидробиол. общ., т. 10, с. 235—254. Библиогр. 15 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960е. О методике определения сероводорода и сульфидов в иловых отложениях. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 50—52. Библиогр. 4 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960ж. О содержании сульфидов в грунтах Черемшанского и Сусканского заливов Куйбышевского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 3—6. Библиогр. 6 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960з. Определение изотопического эффекта при усвоении меченой углекислоты в процессе фотосинтеза и хемосинтеза. Микробиология, т. XXIX, вып. 2, с. 204—208. Библиогр. 7 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960и. Определение первичной продукции фотосинтеза в Атлантическом океане изотопным методом. ДАН СССР, т. 131, № 4, с. 941—944. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1960к. Самопоглощение излучения C^{14} в препаратах беспозвоночных. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 103—105. Библиогр. 11 назв.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1960л. Vertical distribution of phytoplankton and the primary organic production in the sea. *Journ. Conseil perman. internat. explorat. mer*, v. XXVI, № 1, pp. 49—56. Bibl. 14.
- Сорокин Ю. И. 1961а. Автотрофная бактерия, окисляющая муравьиную кислоту. Микробиология, т. XXX, вып. 3, с. 385—392. Библиогр. 16 назв.
- Сорокин Ю. И. 1961б. Влияние стратификации водных масс и подводн. освещенности на первичную продукцию в океане. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск, с. 32—39. Библиогр. 18 назв.
- Сорокин Ю. И. 1961в. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты микроорганизмами. Журн. общ. биол., т. XXII, № 4, с. 265—272. Библиогр. 24 назв.
- Сорокин Ю. И. 1961г. Использование CO_2 в биосинтезе у микроорганизмов. V Междунар. биохим. конгр., Москва, август 1961 г. Резюме секц. сообщ., т. II, сессия 14—28, Изд. АН СССР, М., с. 374.
- Сорокин Ю. И. 1961д. Продукция фотосинтеза в волжских водохранилищах в конце июня 1959 г. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 3—6. Библиогр. 7 назв.

- Сорокин Ю. И. 1961е. Процесс образования сероводорода в волжских водохранилищах и его влияние на кислородный режим. Ихтиол. комисс., Тр. совещ., вып. 41, с. 65—70. Библиогр. 18 назв.
- Сорокин Ю. И. 1961ж. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. V. Фотосинтез и хемосинтез в заливах Куйбышевского водохранилища. Микробиология, т. XXX, вып. 2, с. 289—293. Библиогр. 13 назв.
- Сорокин Ю. И. 1961з. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. Изучение продукции хемосинтеза в Куйбышевском водохранилище в 1958—1959 гг. Микробиология, т. XXX, вып. 5, с. 928—937. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1961и. Роль хемосинтеза в трофике водоемов. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Минск, с. 363—368. Библиогр. 24 назв.
- Сорокин Ю. И. 1961к. Содержание сульфидов и скорость их образования в плах волжских водохранилищ в 1959 г. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 44—48. Библиогр. 7 назв.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1961л. Assimilation of CO₂ by heterotrophic organisms and the evolution of photo- and Chemosynthesis. V Intern. Congr. of Biochem., v. III. Evolutionary Biochem., Pergamon Press, pp. 171—172. Bibl. 7.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1961м. Die Bildung organischer Substanz durch Chemosynthese in Stauseen. VI. Photosynthese und Chemosynthese in den Buchten des Stausees von Kuibyschew. Sowjetwissenschaft, Gesellschaftl. Beiträge, H. 11, S. 1209—1215. Bibl. 10.
- Сорокин Ю. И. 1962а. Вертикальное распределение сапрофитных бактерий в водной толще центральной части Тихого океана. ДАН СССР, т. 145, № 1, с. 192—194. Библиогр. 3 назв.
- Сорокин Ю. И. 1962б. Вопросы методики отбора проб при изучении морской микрофлоры. Океанология, т. II, вып. 5, с. 888—897. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1962в. Микробиологические исследования в Черном море; о методах отбора проб при изучении бактериального населения водной толщи. Микробиология, т. XXXI, вып. 4, с. 634—693. Библиогр. 10 назв.
- Сорокин Ю. И. 1962г. Микрофлора водной толщи центральной части Тихого океана. Океанология, т. II, вып. 5, с. 922—932. Библиогр. 18 назв.
- Сорокин Ю. И. 1962д. Микрофлора грунтов Черного моря. Микробиология, т. XXXI, вып. 5, с. 899—903. Библиогр. 6 назв.
- Сорокин Ю. И. 1962е. О статье В. О. Калининко «Атмосферное питание (аэротрофность) морских бактерий». Океанология, т. II, № 3, с. 561—562.
- Сорокин Ю. И. 1962ж. Определение поправочных коэффициентов на самопоглощение излучения C¹⁴ при определении продукции фотосинтеза и хемосинтеза в водоемах. Микробиология, т. XXXI, вып. 1, с. 121—128. Библиогр. 12 назв.
- Сорокин Ю. И. 1962з. Продукция фотосинтеза фитопланктона в Черном море. ДАН СССР, т. 144, № 4, с. 914—917. Библиогр. 16 назв.
- Сорокин Ю. И. 1962и. Экспериментальное исследование бактериальной редукции сульфатов в Черном море при помощи S³⁵. Микробиология, т. XXXI, вып. 3, с. 402—410. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1963а. Количественный учет микрофлоры грунтов центральной части Тихого океана. Океанология, т. III, вып. 3, с. 500—503. Библиогр. 5 назв.
- Сорокин Ю. И. 1963б. Об истинной природе нового класса микроорганизмов *Krassilnikoviae* (Крисе). Микробиология, т. XXXII, вып. 3, с. 425—433. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И. 1963в. Первичная продукция и ее утилизация в морских и пресных водоемах. Автореф. докт. дисс. Инст. океанологии АН СССР, М., 36с. Библиогр. 73 назв.
- Сорокин Ю. И. 1963г. Радиоактивный углерод в гидробиологических исследованиях. Вестн. АН СССР, № 6, с. 69—72.
- Сорокин Ю. И. 1963д. Радиоуглеродный метод изучения питания водных беспозвоночных. X Научн. конф. по внутр. вод. Прибалтики. Тез. докл., Минск, с. 40.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1963е. Primary organic production in the Atlantic Ocean. *Hydrobiologia*, v. 22, № 3—4, pp. 306—316. Bibl. 10.
- Сорокин Ю. И. 1963а. К вопросу о методике микробиологических работ в море в свете современных задач морской микробиологии. Океанология, т. IV, вып. 2, с. 349—353. Библиогр. 13 назв.
- Сорокин Ю. И. 1964б. Продукция фотосинтеза фитопланктона в Черном море. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, с. 749—759. Библиогр. 33 назв.

- Сорокин Ю. И. 1964а. Роль темновой бактериальной ассимиляции углекислоты в трофике водоемов. Микробиология, т. XXXIII, вып. 5, с. 880—886. Библиогр. 32 назв.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1964г. On the trophic role of chemosynthesis in water bodies. Int. Rev. ges. Hydrobiol., Bd. 49, H. 2, S. 307—324. Bibl. 34.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1964д. On the primary production and bacterial activities in the Black Sea. Journ. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 29, № 1, pp. 41—60. Bibl. 29.
- (Сорокин Ю. И.) Sorokin J. I. 1964е. A quantitative study of the microflora in the central Pacific Ocean. Journ. Conseil perman. internat. explorat. mer, v. 29, № 1, pp. 25—40. Bibl. 19.
- Сорокин Ю. И. и О. И. Коблиц - Мишке. 1958. Первичная продукция Японского моря и части Тихого океана, прилегающей к Японии весной 1957 г. ДАН СССР, т. 122, № 6, с. 1018—1020. Библиогр. 4 назв.
- Сорокин Ю. И. и М. В. Козляцинов. 1957. Определение зависимости фотосинтеза фитопланктона от освещенности подной толщи в Японском море и Тихом океане. ДАН СССР, т. 116, № 5, с. 863—865. Библиогр. 1 назв.
- Сорокин Ю. И. и Л. Б. Кляшторни. 1961. Первичная продукция в Атлантическом океане. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. XI, с. 265—284. Библиогр. 18 назв.
- Сорокин Ю. И. и А. Н. Мешков. 1958. Применение радиоактивного углерода C^{14} для определения усвояемости протококковых водорослей мотылем *Tendipes plumosus*. ДАН СССР, т. 118, № 1, с. 205—207. Библиогр. 4 назв.
- Сорокин Ю. И. и А. П. Мешков. 1959. О применении радиоактивного изотопа углерода для изучения питания водных беспозвоночных. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 7—14. Библиогр. 16 назв.
- Сорокин Ю. И. и Э. Д. Мордухай-Болтовская. 1962. Изучение питания коловраток *Asplanchna* с помощью C^{14} . Бюлл. ИВВ, № 12, с. 17—20. Библиогр. 8 назв.
- Сорокин Ю. И., Е. П. Розанова и Г. А. Соколова. 1959. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением C^{14} . Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IX, с. 351—359. Библиогр. 6 назв.
- Сорокин Ю. И., В. Г. Спирков и В. М. Грилберг. 1959. Определение зависимости фотосинтеза фитопланктона от подводной освещенности в водах центральной части Атлантического океана. ДАН СССР, т. 124, № 2, с. 432—435. Библиогр. 3 назв.
- Стройкина В. Г. 1960а. Некоторые замечания о причинах заболевания сазана *Syrpinus carpio* L. в дельте Волги. Вопр. ихтиол., т. 3, вып. 1 (26), с. 171—176. Библиогр. 12 назв.
- Стройкина В. Г. 1960б. Численность и биомасса синезеленых водорослей в поверхностном горизонте воды Куйбышевского водохранилища в период цветения 1957 и 1958 гг. Бюлл. ИВВ, № 8—9, с. 9—13. Библиогр. 2 назв.
- Стройкина В. Г. 1962а. О распределении синезеленых водорослей в нижней части волжского каскада водохранилищ. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 3—6. Библиогр. 7 назв.
- Стройкина В. Г. 1962б. Основные черты формирования фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Тр. Зональн. совещ. по титол. и биол. обоснов. рыбохоз. исполз. внутр. (пресноводн.) водоемов южн. зоны СССР, изд. «Штильница», Кишинев, с. 196—199.
- Стройкина В. Г. 1962в. Синезеленые водоросли в каскаде волжских водохранилищ. Синезел. водоросли и их роль во внутр. водоемах СССР. Тез. научн. совещ. 10—15 сент. 1962 г. Изд. АН УССР, Киев, с. 52—53.
- Стройкина В. Г. 1963. Сезонная динамика фитопланктона в Куйбышевском водохранилище. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 3, Куйбышев, с. 114—117. Библиогр. 10 назв.
- Трибуц Т. М. 1960. Некоторые наблюдения над коловратками семейства *Asplanchnidae* Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 18—19. Библиогр. 2 назв.
- Трифопова Н. А. 1958. Гидрохимическая характеристика Иваньковского водохранилища. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоен. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 20.
- Трифопова Н. А. 1960. О зимнем гидрохимическом режиме Иваньковского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 307—313. Библиогр. 3 назв.
- Трифопова Н. А. 1961а. Гидрохимический режим Иваньковского водохранилища. Ихтиол. комисс., Тр. совещ. вып. 11, с. 76—79.
- Трифопова Н. А. 1961б. Гидрохимическая характеристика Угличского водо-

- храпилища по материалам 1955—1958 гг. Тр. ИБВ, вып. 4 (7), с. 324—327. Библиогр. 5 назв.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1961в. Определение величины выделения общего и минерального азота грунтами Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИБВ, № 11, с. 49—52. Библиогр. 4 назв.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1963. Обмен растворимыми формами азота между грунтом и придонным слоем воды Рыбинского водохранилища. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 110—116. Библиогр. 3 назв.
- Т р и ф о н о в а Н. А. 1964. О накоплении соединений азота в донных отложениях Рыбинского водохранилища. Союз. по вопр. круговорота вещества и энергии в озери, водоемах. Тез. докл., СО АН СССР, пос. Лиственничное на Байкале, с. 54—55.
- Т р у х и н Н. В. 1960а. Оптимальные значения рН для роста некоторых синезеленых водорослей. Бюлл. ИБВ, № 6, с. 7—9. Библиогр. 7 назв.
- Т р у х и н Н. В. 1960б. Реакция планктонных видов синезеленых водорослей на длительное затенение. Бюлл. ИБВ, № 7, с. 10—13. Библиогр. 13 назв.
- Т р у х и н Н. В. 1963а. Влияние температуры на световой оптимум роста *Chlorella vulgaris*. ДАН СССР, т. 149, № 6, с. 1450—1452. Библиогр. 5 назв.
- Т р у х и н Н. В. 1963б. Сравнительная оценка приуроченности термофильных штаммов хлореллы и спиридезмуса к водоемам. Микробиология, т. XXXII, вып. 3, с. 513—520. Библиогр. 15 назв.
- Т р у х и н Н. В. 1964. Продуктивность протококковых водорослей, выделенных из различных географических районов. Автореф. канд. дисс. Бот. инст. АН СССР, М., 16с.
- Ф е н ю к В. Ф. 1958. Материалы по фауне отмирающей водной растительности в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИБВ, № 1, с. 31—35. Библиогр. 4 назв.
- Ф е н ю к В. Ф. 1959. Донная фауна Пьяньковского и Угличского водохранилищ. Тр. ИБВ, вып. 1 (4), с. 139—160. Библиогр. 15 назв.
- Ф е ц ю к В. Ф. 1960. Некоторые данные по питанию молоди рыб Куйбышевского водохранилища. Бюлл. ИБВ, № 8—9, с. 34—37. Библиогр. 4 назв.
- Ф е о к т и с т о в а О. И. 1959. Влияние длины светового дня на образование органического вещества и размножение водорослей. Тр. ИБВ, вып. 1 (4), с. 110—117. Библиогр. 5 назв.
- Ф е о к т и с т о в а О. И. 1960. Влияние отмерших водорослей на численность сапрофитов. Тр. ИБВ, вып. 3 (6), с. 87—91. Библиогр. 15 назв.
- Ф е о к т и с т о в а О. И. 1961. Влияние кобальта на численность планктонных синезеленых водорослей и на синтезирование ими витамина B_{12} . Бюлл. ИБВ, № 10, с. 3—6. Библиогр. 3 назв.
- Ф е о к т и с т о в а О. И. 1963. Содержание витамина B_{12} в фитопланктоне Рыбинского и Угличского водохранилищ. Тр. ИБВ, вып. 5 (8), с. 3—9. Библиогр. 20 назв.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1958а. О справочнике по водохранилищам Соединенных Штатов Америки (N. O. Thomas and G. K. Parbeck. Reservoirs in the United States. Geological Survey. Water supply paper 1360-A. Washington, 1956). Бюлл. ИБВ, № 1, с. 54—57.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1958б. Опыт применения самолета и вертолета для изучения Рыбинского водохранилища. Бюлл. ИБВ, № 2, с. 49—51. Библиогр. 3 назв.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1958в. Цветность и прозрачность вод Рыбинского водохранилища как признаки для его районирования и зонтировки. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоен. водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 26—28.
- Ф о р т у н а т о в М. А. [1959а]. Принципы зональности в типологии и значении цветности и прозрачности воды при классификации водохранилищ и прогнозировании. Тез. докл. XIII Всес. гидрохим. совещ. по вопр. разраб. методов прогноза качества воды в водохр., Новочеркасск, с. 50—51.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1959б. D. Evelyn Hutchinson. A Treatise on Limnology, vol. I (Geography, Physics and Chemistry). New York. John Wiley and sons inc., 1957, XIV+1015, bibl. 1489 (Д. Е. Хатчинсон. Трактат о лимнологии). [Рецензия]. Изв. Всес. Геогр. общ., т. 91, № 4, с. 367—370. Библиогр. 15 назв.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1959в. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 246—357. Библиогр. 143 назв.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1959г. Аэрометоды и их применение при лимнологическом изучении континентальных водоемов. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр.-вод. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 553—561. Библиогр. 45 назв.

- Ф о р т у н а т о в М. А. 1959д. Строительство водохранилища на реке Замбези. Изв. Всес. геогр. общ., т. 91, № 4, с. 358—360. Библиогр. 13 назв.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1961. Jared I. Davis. Dispersion of Radioactive Materials by Streams. Journ. American Water Works Association, vol. 50, № 11, pp. 1505—1515. New York, 1958 (Джерид Дэвис. Рассеяние радиоактивных веществ в реках. Журн. Америк. ассоциации предпринят. водоснабжен., т. 50, № 11, Нью-Йорк, 1958). [Рецензия]. Изв. Всес. геогр. общ., т. 93, № 3, с. 278—280.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1963а. Г. Ю. Верещагин — исследователь Байкальского озера и его роль в развитии нового направления в лимнологии. В кн.: Деятели советской гидробиологии — В. М. Рылов, Г. Ю. Верещагин, А. П. Венинг. Под общ. ред. проф. И. А. Киселева и проф. Б. Е. Райкова. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 50—75. Библиогр. 46 назв.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1963б. Проблема сооружения водохранилищ и предварительные итоги их учета в различных частях света. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 4, Куйбышев, с. 203—241. Библиогр. 5 назв.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1963в. А. Б. Авакян, В. А. Шаралов. Водоохранилища гидроэлектростанций СССР, Госэнергониздат, М.—Л., 1962, с. 2—151, библиогр. 143 назв. рис. 75. [Рецензия]. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 136—138.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1964а. О содержании, задачах и взаимосвязи балансового и ландшафтного направлений в лимнологии. Совещ. по вопр. круговорота вещества и энергии в озерах, водоемах. Тез. докл., СО АН СССР, пос. Лиственничное на Байкале, с. 7—8.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1964б. Некоторые новые вопросы лимнологии в связи с современным значением мировой водной проблемы. Совещ. по вопр. круговорота вещества и энергии в озерах, водоемах. Тез. докл., СО АН СССР, пос. Лиственничное на Байкале, с. 16.
- Ф о т и е в А. В. 1958. Газовый режим Горьковского водохранилища. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоен. водохр., Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 28—29.
- Ф о т и е в А. В. 1959а. Результаты гидрохимических исследований Горьковского водохранилища в первый год его становления. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 335—339. Библиогр. 6 назв.
- Ф о т и е в А. В. 1959б. Влияние заморной грунтовой воды на рыб. Бюлл. ИБВ, № 4, с. 44—45. Библиогр. 3 назв.
- Ф о т и е в А. В. 1964а. К методике выделения органического вещества в болотных водах. Матер. XVIII Гидрохим. совещ. Тез. докл., май 1964 г., Новочеркасск, с. 31—32.
- Ф о т и е в А. В. 1964б. К изучению гумуса болотных вод. Почвоведение, № 12, с. 95—96. Библиогр. 1 назв.
- Ц и х о п - Л у к а н и ц а Е. А. 1959. Питание бычков Северного Каспия. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IX, с. 214—239. Библиогр. 13 назв.
- Ц и х о п - Л у к а н и ц а Е. А. 1961а. К вопросу о фильтрационном способе питания у *Vithynia tentaculata* (L.) и *Valvata piscinalis* (Müller) (Gastropoda, Prosobranchia). Бюлл. ИБВ, № 10, с. 28—30. Библиогр. 9 назв.
- Ц и х о п - Л у к а н и ц а Е. А. 1961б. Зависимость скоростей питания и фильтрации у некоторых пресноводных брюхоногих моллюсков от концентрации пищевых частиц в среде. Бюлл. ИБВ, № 10, с. 31—34. Библиогр. 7 назв.
- Ц и х о п - Л у к а н и ц а И. А. 1963. О росте *Valvata pulchella* Studer (Gastropoda, Prosobranchia). В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 18—22. Библиогр. 4 назв.
- Ч и к о в а В. М. 1963а. Влияние гидрометеорологических условий на размножение промысловых рыб в Куйбышевском водохранилище. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 3, Куйбышев, с. 118—125. Библиогр. 3 назв.
- Ч и к о в а В. М. 1963б. Размножение основных промысловых рыб в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища в 1960 и 1961 гг. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 95—98. Библиогр. 4 назв.
- Ч и р к о в а З. Н. 1955. О распределении и росте сеголетков окуля в Рыбинском водохранилище. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 191—199. Библиогр. 6 назв.
- Ч и р к о в а З. Н. 1959. Материалы по биологии промысловых видов рыб Белого озера. Тр. ИБВ, вып. 2 (5), с. 159—173. Библиогр. 23 назв.
- Ч и р к о в а З. Н. 1960. Сметок в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Бюлл. ИБВ, № 8—9, с. 42—43. Библиогр. 5 назв.

- Чиркова З. Н. 1962. Особенности распределения рыбного судака в годы с различными условиями питания. *Вопр. экол.*, т. V, с. 243—244.
- Шаронов И. В. 1960а. Некоторые черты формирования ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. *Бюлл. ИВВ*, № 8—9, с. 38—41. Библиогр. 5 назв.
- Шаронов И. В. 1960б. О распределении снетка в Куйбышевском водохранилище. *Бюлл. ИВВ*, № 8—9, с. 44—45. Библиогр. 3 назв.
- Шаронов И. В. 1961а. Условия обитания и поведение рыб в нижнем бьефе Волжской ГЭС. Тез. докл. на Сов. по биол. основам рыбн. хоз. на внутр. вод. СССР, II, АН СССР, ГосНИОРХ, М., с. 34—36. (Ротатори).
- Шаронов И. В. 1961б. О роли щуки в формировании ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. *Рыбн. хоз.*, № 12, с. 30—33.
- Шаронов И. В. 1962. Некоторые закономерности в формировании ихтиофауны Куйбышевского водохранилища. Тр. Зоол. совещ. по типол. и биол. обоснов. рыбохоз. использ. внутр. (пресноводн.) водоемов южн. зоны СССР, изд. «Штильница», Куйбышев, с. 397—404.
- Шаронов И. В. 1963а. Влияние уровня режима на формирование стад рыб в Куйбышевском водохранилище. Матер. I Научно-техн. совещ. по науч. Куйбышевск. водохр., вып. 3, Куйбышев, с. 126—132. Библиогр. 9 назв.
- Шаронов И. В. 1963б. Динамика возрастного состава и роста судака в Куйбышевском водохранилище. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 201—216. Библиогр. 45 назв.
- Шаронов И. В. 1963в. Первое научно-техническое совещание по вопросам изучения Куйбышевского водохранилища. *Вопр. ихтиол.*, т. 3, вып. 2, с. 428—429.
- Шаронов И. В. 1963г. Условия обитания и поведения рыб в нижнем бьефе Волжской ГЭС им. В. И. Ленина. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 195—200. Библиогр. 3 назв.
- (Шентяков В. А.) Shentyakov V. A. 1958. Stern Trawling from russian prgse seiners. Method developed to get year-round production. *World fishing*, London, v. 7, № 8, pp. 63—67.
- Шентяков В. А. 1959а. К методике определения электропроводности тела рыб. *Бюлл. ИВВ*, № 3, с. 45—46. Библиогр. 4 назв.
- Шентяков В. А. 1959б. О реакциях рыб в электрических полях переменного тока. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 309—323. Библиогр. 29 назв.
- Шентяков В. А. 1959в. Способ направления движения рыбы в водоеме посредством электрического поля и устройство для осуществления способа. Описание изобретения к авторскому свидетельству № 125092. М.
- Шентяков В. А. 1960. О поведении рыбы перед тралом при воздействии на нее электрического поля переменного тока и механического раздражителя. *Бюлл. ИВВ*, № 8—9, с. 46—49. Библиогр. 12 назв.
- Шентяков В. А. 1961а. Влияние длины электроподборы на уловистость электрофицированного трала. *Рыбн. хоз.*, № 10, с. 37—41.
- Шентяков В. А. 1961б. О некоторых параметрах электроподбор для тралового электролова рыбы. *Рыбн. хоз.*, № 1, с. 32—38.
- Шентяков В. А. 1961в. О применении электрофицированного трала для селективности отлова рыб промысловых размеров. Тез. докл. на совещ. по биол. основам рыбн. хоз. на внутр. водоемах СССР, М., с. 18—19. (Ротатори).
- Шентяков В. А. 1961г. Действие электрического тока промышленной частоты на колонии *Dreissena polymorpha* Pall. *Бюлл. ИВВ*, № 10, с. 22—27. Библиогр. 6 назв.
- Шентяков В. А. 1962. Электротралы. *Рыбн. хоз.*, № 4, с. 47—55.
- Шентяков В. А. 1963. О параметрах реакций рыб в электрических полях переменного тока. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 224—229. Библиогр. 15 назв.
- Шентяков В. А. 1964а. Пресноводный электротраловый лов рыбы с применением переменного тока. Изд. «Ипп. пром.», М., 81с. Библиогр. 27 назв.
- Шентяков В. А. 1964б. Применение переменного тока для тралового электролова пресноводных рыб. Автореф. канд. дисс. Калининград, 18с.
- Шентяков В. А. и М. Р. Майзелъс. 1959. Использование электрических полей переменного тока при траловом лове рыбы. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 128—147. Библиогр. 18 назв.
- Шентяков В. А. и В. А. Страхов. 1958. Результаты электролова рыб в Рыбинском водохранилище. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоен. водохр. Ихтиол. и рыбопром. освоен. водохр., Л., с. 76—77.
- Шентяков В. А. и В. А. Страхов. 1959. Результаты электролова рыбы на Рыбинском водохранилище. *Рыбн. хоз.*, № 7, с. 59—65.
- Шентяков В. А., В. А. Страхов и Л. М. Нусебаум. 1959. Устрой-

- ство для электрического лова рыбы. Описание изобретения к авторскому свидетельству № 117000, М.
- Шендякова (Кополова) Л. Ф. 1959а. Некоторые особенности роста окуля. Тр. ИВВ, вып. 1 (4), с. 298—308. Библиогр. 22 назв.
- Шендякова Л. Ф. 1959б. Видовая специфика зависимости роста чешуи от роста рыбы. Тез. докл. II Совещ. по применению математ. методов в биологии, Изд. ЛГУ, с. 56—58.
- Шендякова Л. Ф. 1961а. Применение способа Чебышева к методике реконструкции роста рыб по чешуе. Тр. ИВВ, вып. 4 (7), с. 281—293. Библиогр. 26 назв.
- Шендякова Л. Ф. 1961б. Применение критерия несовпадения опытных кривых при изучении внутривидовых особенностей роста тела и чешуи рыб. Тез. докл. III Совещ. по применению математ. методов в биологии, Изд. ЛГУ, с. 90—91.
- Шендякова Л. Ф. 1962. О феномене Розы Ли. Вопр. прикл. биол., т. 2, вып. 3, с. 480—486. Библиогр. 24 назв.
- Шендякова Л. Ф. 1963. К вопросу о единой методике реконструкции роста рыб по чешуе. X Научн. конф. по внутр. вод. Прибалтики. Тез. докл., Минск, с. 118—119.
- Шендякова Л. Ф. 1964. Расчетные формулы и номограммы для реконструкции роста леща, плотвы и судака в различных условиях обитания. В сб.: Применение математических методов в биологии, сб. 3, Изд. ЛГУ, с. 95—99. Библиогр. 10 назв.
- Шигин А. А. 1955. О самостоятельности рода *Eristhimium* (Lühe, 1909) в связи с описанием нового вида *E. columbi* nov. sp. из большой пощипки. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 2, с. 327—334. Библиогр. 13 назв.
- Шилова А. И. 1955а. О фильтрационном способе питания мотыля (*Diptera*, *Tendipedidae*). ДАН СССР, т. 105, № 3, с. 596—598. Библиогр. 8 назв.
- Шилова А. И. 1955б. К вопросу о питании личинки *Cricotopus silvestris* F. в связи с характером строения ротового аппарата. ДАН СССР, т. 100, № 6, с. 1191—1193. Библиогр. 6 назв.
- Шилова А. И. 1957. Палеарктические виды подрода *Camptochironomus* Kieff. рода *Tendipes* Mg. (*Diptera*, *Tendipedidae*). Энтомол. обзор., т. XXXVI, вып. 1, с. 224—230. Библиогр. 12 назв.
- Шилова А. И. 1958а. Материалы по биологии мотыля (*Tendipes* Mg.) Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3, с. 250—258. Библиогр. 20 назв.
- Шилова А. И. 1958б. К систематике рода *Tendipes* Mg. (*Diptera*, *Tendipedidae*). Энтомол. обзор., т. XXXVII, вып. 2, с. 434—451. Библиогр. 35 назв.
- Шилова А. И. 1958в. Динамика популяции мотыля тендипес плумозус и тендипес теггане Рыбинского водохранилища. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр. Гидрол. и гидрохим., гидробиол., паразитол., Л., с. 64.
- Шилова А. И. 1958г. О сроках вылета и количестве генераций *Tendipes plumosus* L. в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 26—30. Библиогр. 8 назв.
- Шилова А. И. 1959. *Cryptochironomus ussouriensis* Goetgh (= *nigridens* Tschern.) и некоторые данные по его биологии. Тр. ИВВ, вып. 2 (5), с. 109—116. Библиогр. 10 назв.
- Шилова А. И. 1960а. К метаморфозу *Cryptochironomus burganadzec* Tschern. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 143—149. Библиогр. 10 назв.
- Шилова А. И. 1960б. О сезонном изменении популяции *Tendipes plumosus* L. и *T. tentans* F. в Рыбинском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 129—142. Библиогр. 34 назв.
- Шилова А. И. 1960в. О сезонных изменениях численности и биомассы тендипед в Рыбинском водохранилище. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 30—32. Библиогр. 12 назв.
- Шилова А. И. 1961. Новый род и вид тендипедид (*Diptera*, *Tendipedidae*) *Lipiniella* Shilova, gen. n. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 19—23. Библиогр. 3 назв.
- Шилова А. И. 1962. Динамика численности и биомассы *Tendipes plumosus* L. в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Вопр. экол., т. V, с. 246.
- Шилова А. И. 1963. Метаморфоз *Lipiniella arenicola* Shilova (*Diptera*, *Tendipedidae*). Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 71—80. Библиогр. 13 назв.
- Шилова А. И. 1964. О систематическом положении комара *Allochironomus crassiforceps* Kieff. (*Diptera*, *Tendipedidae*). Энтомол. обзор., т. XLIII, вып. 3, с. 731—736. Библиогр. 13 назв.
- Шмацев С. В. и В. И. Романико. 1963. Простой прибор для счета колоний бактерий на чашках Петри. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии водоемов водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 131—132.
- Штегман Б. К. 1959. Птицы как индикаторы биологических особенностей водоемов. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод., Изд. АН СССР, М.—Л., с. 610—614.

- Эдельштейн К. К. 1961. О влиянии уровня Рыбинского водохранилища на стоковые течения Моложского плёса. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 61—64. Библиогр. 1 назв.
- Эдельштейн К. К. 1963а. Измерение скоростей движения воды термогидрометром. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 127—131. Библиогр. 4 назв.
- Эдельштейн К. К. 1963б. О слое температурного скачка и его динамике в Рыбинском водохранилище. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 250—257. Библиогр. 5 назв.
- Эдельштейн К. К. 1963в. Уточнение метода расчета глубинного течения, измеренного двойными поплавками. Метеорол. и гидрол., № 10, с. 43—46. Библиогр. 8 назв.
- Эдельштейн К. К. 1964а. Процесс водообмена Горьковского водохранилища. Совет. по вопр. круговорота вещества и энергии в озери. водоемах. Тез. докл., СО АН СССР, пос. Листвяничное на Байкале, с. 24—25.
- Эдельштейн К. К. 1964б. Формирование, перемещение и трансформация водных масс в Горьковском водохранилище. Автореф. канд. дисс. МГУ, М., 16 с.
- Экзерцев В. А. 1958. Продукция прибрежно-водной растительности Ивановского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 1, с. 19—21. Библиогр. 4 назв.
- Экзерцев В. А. 1959. Некоторые закономерности в распределении зарослей гидроритов на мелководьях Куйбышевского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 4, с. 14—16. Библиогр. 2 назв.
- Экзерцев В. А. 1960а. Растительность зоны временного затопления южной части Куйбышевского водохранилища. Тр. ИВВ, вып. 3 (6), с. 92—102. Библиогр. 6 назв.
- Экзерцев В. А. 1960б. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 6, с. 10—13. Библиогр. 3 назв.
- Экзерцев В. А. 1961. Первые стадии зарастания мелководий волжских водохранилищ. Бюлл. ИВВ, № 10, с. 11—13. Библиогр. 4 назв.
- Экзерцев В. А. 1962. Растительность литорали Горьковского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 7—10.
- Экзерцев В. А. 1963а. Зарастание литорали волжских водохранилищ. Сб.: Биол. аспекты изуч. водохр., Изд. АН СССР, М.—Л., с. 15—29. Библиогр. 41 назв.
- Экзерцев В. А. 1963б. Формирование растительности зоны временного затопления Куйбышевского водохранилища. Матер. I Научно-техн. совещ. по изуч. Куйбышевск. водохр., вып. 3, Куйбышев, с. 133—135. Библиогр. 2 назв.
- Экзерцев В. А. 1964. Продукция прибрежной и водной растительности волжских водохранилищ. Совет. по вопр. круговорота вещества и энергии в озери. водоемах. Тез. докл., СО АН СССР, пос. Листвяничное на Байкале, с. 67—68.
- Экзерцев В. А., И. А. Губанов и П. И. Лябляков. 1963. О наличии сердечных гликозидов в прибрежных и водных растениях волжских водохранилищ. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 13. Библиогр. 2 назв.
- Экзерцев В. А. и М. А. Соколова. 1963. Сообщества хвоща приречного на Ивановском водохранилище. Тр. ИВВ, вып. 5 (8), с. 21—35. Библиогр. 3 назв.
- Экзерцев В. А. и И. О. Солнцева. 1962. Экологические ряды ассоциаций верховий Шопинского плёса Ивановского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 6—10. Библиогр. 8 назв.
- Экзерцев В. А. и Н. А. Трифонова. 1959. О связи некоторых растительных группировок Ивановского водохранилища с элементами окружающей среды. Бюлл. ИВВ, № 4, с. 17—20. Библиогр. 1 назв.
- Экзерцев В. А. и В. В. Экзерцева. 1962а. Продукция макрофитов в заливах Ивановского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 12, с. 11—15. Библиогр. 10 назв.
- Экзерцев В. А. и В. В. Экзерцева. 1962б. Зарастание мелководий Волгоградского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 13, с. 11—13. Библиогр. 5 назв.
- Экзерцев В. А. и В. В. Экзерцева. 1963а. К изучению флоры Ивановского водохранилища. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 6—10. Библиогр. 2 назв.
- Экзерцев В. А. и В. В. Экзерцева. 1963б. Прибрежно-водная и водная растительность Угличского водохранилища. В сб.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 30—50. Библиогр. 7 назв.
- Экзерцева В. В. 1961. Продукция прибрежно-водной растительности Угличского водохранилища. Бюлл. ИВВ, № 11, с. 7—9. Библиогр. 6 назв.

- Экзерцева В. В. 1964. К биологии манника водяного. Тез. докл. Межвед. совещ. по комби. использ. водн. и земельн. ресурсов, а также охр. природы на сов. участке Дуная, Инст. гидробиол. АН УССР, с. 103—105. (Ротапринт).
- Ю р о в и ц к и й Ю. Г. 1957. Некоторые особенности сища Рыбинского водохранилища в связи с факторами, определяющими его численность. Тр. VI Совещ. по проба. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 317—322. Библиогр. 26 назв.
- Ю р о в и ц к и й Ю. Г. 1958а. Некоторые вопросы методики изучения плодovitости рыб. Вопр. ихтиол., вып. 10, с. 12—28. Библиогр. 30 назв.
- Ю р о в и ц к и й Ю. Г. 1958б. Биология сища Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. М.

Н. В. Бодрова

РЕЦЕПТОРЫ ХИМИЧЕСКОГО ЧУВСТВА РЫБ

Изучение органов чувств рыб привлекает в настоящее время внимание исследователей в связи с той большой ролью, которую эти органы играют в поведении животных.

Наименее изучено в данный момент так называемое химическое чувство, к которому принято относить вкус и обоняние.

Наши знания по морфологии и физиологии органов чувств рыб недостаточны, особенно если принять во внимание большое многообразие видового состава и условий обитания этих животных.

Исследования строения органов химического чувства рыб и их иннервации начаты более 100 лет тому назад (Stannius, 1846; Leydig, 1851, и др.), но они, видимо из-за трудностей методического характера, появлялись эпизодически и проводились в очень небольшом числе и объеме. Однако несмотря на это, уже в то время в некоторых исследованиях обонятельного эпителия рыб были получены данные, не потерявшие своего значения и в настоящее время (Schultze, 1863; Бабухин, 1872; Сизов, 1874).

Несколько позже стали появляться физиологические работы о химическом чувстве у рыб и амфибий (Nagel, 1894; Uexküll, 1895).

Начиная с 30-х годов интерес к изучению функций органов химического чувства у рыб возрастает (Parker, 1922; Strieck, 1924; Herrick, 1924; Frisch, 1926; Wunder, 1927; Pipping, 1927a, 1927b; Trudel, 1929; Wrede, 1932; Krinner, 1934; Göz, 1942; Андрияшев, 1944a, 1944b, 1944в, 1955; Neugath, 1949; Абакумов, 1957; Аронов, 1959, 1960; Блашки и Забоева, 1960; Бианки, 1961; Konishi a. Zottermann, 1961a, 1961b). С этого же времени увеличивается число морфологических работ (Meng, 1923; Baekker, 1926; Liermann, 1933; Boeke, 1934; Sato, 1937; Горбачев, 1953; Kamrin a. Singer, 1953; Teichmann, 1954—1955; Gasser, 1956; Eaton, 1956; Sato a. Kapoor, 1957; Nagar a. Kahn, 1958, и др.).

Одной из первых капитальных сводок по морфологии органов чувств рыб является монография Д. К. Третьякова (1915). Однако в ней отсутствуют данные по органам вкуса рыб.

Из числа же капитальных работ, вышедших за последнее время, следует отметить монографию Я. А. Винникова и Л. К. Титовой (1957), посвященную морфологии органа обоняния в сравнительном аспекте. Однако несмотря на общее увеличение работ (особенно за последние годы), посвященных морфологии органов обоняния и вкуса животных, строение и иннервация этих органов у большинства видов рыб остаются пока еще неисследованными. Особенно слабо изучены афферентные окончания, или рецепторы органов чувств рыб, являющиеся аппаратами, воспринимающими раздражения. Между тем их изучение представляет большой интерес в связи с исследованием физиологических основ поведения рыб. Известно,

что И. П. Павлов придавал исключительное значение воспринимающим аппаратам органов чувств — рецепторам. Он считал, что рецепторные элементы сенсорных систем являются основой прогрессивного развития центральной нервной системы млекопитающих.

Некоторые исследователи органов чувств беспозвоночных также приходят к заключению, что эти органы «создали нервную систему» (Hansström, 1928, стр. 1).

О том, какое влияние оказывает степень развития того или иного органа чувств на строение головного мозга рыб, в литературе имеются некоторые данные. В анатомических исследованиях ряда авторов (Брагинская, 1948; Павловский и Курепина, 1953; Бодрова, 1960а, 1962) показано, что отдельные части головного мозга рыб различных экологических групп развиты неодинаково. Так, например, найдено, что у карпа и карася наиболее развит продолговатый мозг, в котором помещаются центры вкуса и боковой линии (Брагинская, 1948). У щуки и плотвы, у которых зрение играет большую роль в их пищевом поведении, хорошо развит средний мозг (Науек, 1958; Кирка, 1959а).

Эти анатомические данные при сопоставлении их с биологическими, экологическими и физиологическими показателями, характеризующими данный вид рыбы, дают основание думать, что различия в степени развития отдельных частей мозга в значительной степени обусловлены той ролью, какую играет тот или иной орган чувств в жизнедеятельности определенного вида.

Нельзя не отметить, что в настоящее время далеко еще не ясен механизм восприятия животными и особенно рыбами вкусовых и обонятельных раздражителей. Еще не известно, какие процессы в этом механизме являются ведущими — биофизические или биохимические, какова взаимосвязь этих процессов и т. п. (Delhler, 1956; Розанцев, 1962, и др.). Для решения этого сложного и важного в теоретическом и практическом отношении вопроса, особенно для выяснения физических процессов, протекающих в этих органах, необходимо знание их детального строения и иннервации. Здесь уместно напомнить слова А. В. Леонтовича (1944), что физиология без знания морфологии повисает в воздухе, так как она должна выяснить реальную деятельность определенных конкретных образований.

Для новой отрасли науки — бионики не менее важное значение имеет изучение тонкого строения органов чувств. Органы чувств вообще и рецепторные нейроны обоняния в частности являются механизмами (генераторами), воспринимающими специфические раздражители внешней среды, перерабатывающими их и передающими импульсы (сигналы) по соответствующим нервным волокнам в центральную нервную систему. Очень важно при этом выяснить структурные, количественные и некоторые другие особенности, свойственные отдельным видам рыб с различной биологией и экологией.

Старые данные о строении органов химического чувства рыб за последнее время несколько дополнены, а исследования, проведенные на более высоком методическом уровне с учетом физиологических характеристик отдельных видов рыб и их экологии, выдвинули новые проблемы. Так, внимание исследователей за последнее время привлекают такие вопросы, как значение органов чувств в пищевом поведении рыб, в их миграциях и т. п. (Wunder, 1927; Hasler, 1957; Gunling, 1959; Grimm, 1960).

В настоящей статье, наряду с литературными данными, обобщаются фактические материалы о строении рецепторов химического чувства рыб, полученные автором за последние годы (Бодрова, 1958, 1960а, 1960б, 1962; Бать и Бодрова, 1963).

ХИМИЧЕСКОЕ ЧУВСТВО РЫБ И ЕГО КЛАССИФИКАЦИЯ

Одни из первых исследователей-физиологов химического чувства рыб относили к нему обоняние и вкус (Uexküll, 1895; Zwaardemaker, 1895). В то же время наличие обоняния у рыб некоторыми физиологами отрицалось (Nagel, 1894, и др.).

В более поздних работах высказывается мнение, что, помимо обоняния и вкуса, к химическому чувству функционально принадлежит еще так называемое общее химическое чувство (Parker, 1908, 1912; Sheldon, 1912; Herrick, 1924; Hanström, 1926; Buddenbrock, 1952; Healey, 1957). Сторонники этой точки зрения предполагают, что рыбы осязают и воспринимают грубые химические изменения водной среды. По их мнению, общее химическое чувство существует у рыб наряду с обонянием и вкусом. Морфологическим субстратом этого чувства предположительно считают чувствительные окончания спинозных нервов, окончания *n. trigeminus*, *n. vagus*, *n. terminalis* (Sneldon, 1911; Parker, 1912, 1922; Herrick, 1924).

Таким образом, если согласиться с мнением Паркера, Шелдона, Херрика и других физиологов, то под химическим чувством рыб следует понимать вкус, обоняние и общее химическое чувство. Однако если об органах вкуса и обоняния имеются данные, хотя и очень небольшие и разрозненные, то вопрос о морфологическом субстрате общего химического чувства пока еще остается открытым.

Рецепторы обоняния

Основной частью всех органов чувств, в том числе органа обоняния, являются первые элементы. Наиболее ответственную функцию восприятия раздражения из внешней среды выполняют афферентные окончания — рецепторы. Исследование микроанатомии рецепторов, их размеров, примерного количества и локализации в органе позволяет в определенной степени представить себе роль и значение этого органа чувства в жизнедеятельности данного вида рыбы. В то же время необходимо знать, хотя бы в основных чертах, общее строение органа обоняния, тем более, что он варьируется и у большинства рыб не описан.

Если у круглоротых орган обоняния непарный (Wiedersheim, 1907; Третьяков, 1915; Шимкевич, 1923; Ihle *u. oth.*, 1927; Викшиков и Титова, 1957), то у костистых рыб он лежит в парных углублениях головы в виде складчатых соединительнотканых мешков, или розеток. Снаружи каждое углубление покрыто эпидермальной крышечкой с вводным и выводным отверстиями. Ток воды во время движения рыбы непрерывно обновляется в органе. Вода поступает через вводное и удалится через выводное отверстие, омывая таким образом рецепторный эпителий, покрывающий складки обонятельного мешка.

У отдельных видов рыб наблюдаются некоторые различия в количестве складок, т. е. эффективной площади рецепторного эпителия, а также в характере локализации рецепторов и в расположении вводного и выводного отверстий органа. Например, у половозрелой миноги размер обонятельного органа имеет длину 2,8 мм, ширину 4 мм, высоту 3 мм. Число складок равно 14—15 (Третьяков, 1915). У ганцидных рыб (*Acipenser ruthenus* L. и *A. güldenstädti* B.) округленные костяные углубления покрыты с наружной стороны головы эпидермальной, а иногда хрящевой крышечкой. Довольно глубокий соединительнотканый обонятельный мешок, расположенный в этом углублении, имеет от 20 до 24 складок, направленных ра-

диально к его центру. На боковых поверхностях этих первичных складок имеются вторичные (Stannius, 1846; Догель, 1886). У щуки по сравнению с ганглиозными обонятельный орган отличается своей относительно большей длиной и уплощенной формой. Число редких складок, лежащих на этой площади, не превышает 24—28. Они расходятся лучеобразно от средней линии обонятельного мешка (Schultze, 1863; Blaue, 1884). Обонятельный орган окуня имеет 10—11 складок, а угря (*Anguilla vulgaris*), известного как рыба с хорошо развитым обонянием, — свыше 50 (Liermann, 1933).

Вводное отверстие обонятельного органа налимка имеет желобообразный кожный вырост (высотой до 0.5 см у рыбы длиной 40—45 см), обычно вертикально стоящий при движении рыбы. Оно лежит на некотором расстоянии от выводного отверстия. Удлиненной формы орган содержит свыше 50 складок (Teichmann, 1954—1955; Бодрова, 1960б). В обонятельном органе у Чаппа из сем. *Ophiocephalidae* насчитывается 15—18 складок, а у японского угря (*Anguilla japonica*) — 88—90 (Shibuya, 1960). По нашим данным, у леща оба отверстия расположены рядом, их разделяет невысокий (1.5—2 мм у рыбы длиной 35—40 см) кожный вырост, опускающийся дистальным своим концом внутрь обонятельного мешка. Число складок колеблется от 34 до 36. У судака их насчитывается 27—30, причем отверстия органа расположены на некотором расстоянии друг от друга.

У некоторых видов рыб имеются так называемые аксессуарные, или дополнительные, мешки. Они представляют собой парные резервуары, открывающиеся в каждый обонятельный мешок. Их обнаружили у *Gasterosteus aculeatus* L., *Perca fluviatilis* L., *Pleuronectes flesus* L., пеламиды, представители сем. *Centroarchidae*, у судака и некоторых других рыб (Переяславцева, 1878; Solger, 1893; Burne, 1909; Liermann, 1933; Третьяков, 1939; Eaton, 1956; Бать и Бодрова, 1963). Большинство авторов придерживается мнения, что дополнительные мешки лишены рецепторов и их основная функция состоит в насасывании и выбрасывании поступающей в орган воды. Мы также не обнаружили в аксессуарных мешках судака обонятельных нейронов.

Каждая складка обонятельного органа покрыта эпителием, состоящим из эпителиальных поддерживающих клеток и нервных элементов, в числе которых имеются рецепторные клетки. Высота эпителия составляет примерно 40 мк у Чаппа, 25 мк у японского угря и около 65 мк у миноги (Shibuya, 1960).

По нашим наблюдениям, высота обонятельного эпителия леща на вершине складки равняется 30—36 мк, а на ее боковой поверхности — 96—108 мк, соответственно, у налима — 38—48 мк и 60—132 мк, а у судака — 24—29 и 108—134 мк.

Рецепторные нейроны круглоротых описаны в форме нитевидных, палочковидных и грушевидных образований, лежащих у поверхности эпителия или на уровне ядер поддерживающих эпителиальных клеток или у основания последних. Две формы нейронов (палочковидные и грушевидные) преобладают в организме половозрелой миноги. Протоплазматический периферический отросток, или дендрит, нейрона заканчивается довольно значительным расширением, несущим большое количество волосков. Нейроны группируются в виде полос по боковым поверхностям складок обонятельного органа (Pogojeff, 1887—1888; Ballowitz, 1905; Третьяков, 1915).

Такие же нейроны нитевидной, цилиндрической и конической формы описаны у осетровых (вид не указывается). Они отличаются тем, что каждый отросток на периферии заканчивается единственным волоском (Гримм, 1873).

Размеры рецепторов, например у *Acipenser ruthenus* L. и *A. güldenstädti* V., таковы: палочковидных $50-70 \times 10-12$ мк, колбовидных $30-47 \times 8-15$ мк. От периферического отростка этих нейронов отходит пучок очень тонких обонятельных волосков, длина которых меньше длины мерцательных ресничек эпителиальных клеток. Нейроны располагаются небольшими группами, названными в свое время Блау (Blau, 1882) «обонятельными почками», у основания складок органа (Догель, 1886). Подобная же форма обонятельных рецепторных клеток позднее описана у представителя сем. *Vleppiiidae* (Morrill, 1898).

Нейроны такой же формы, как описаны у осетров, найдены у щуки, но их размеры несколько меньше: палочковидных — $35-37 \times 5-7$ мк, колбовидных клеток — $27-37 \times 8-125$ мк. Обонятельные рецепторы щуки, в отличие от осетра, локализируются среди эпителиальных клеток в нижней трети складки и несут более длинные одиночные волоски (Догель, 1886; Retzius, 1892; Jagadowski, 1901).

У налима, по нашим данным, преобладают палочковидные и колбовидные нейроны. Размеры первых нередко составляют 6.0×21.6 мк, а вторых — 8.4×14.4 мк и больше. Нейроны нитевидной формы встречаются редко, их размер 3.6×12.0 мк.

Протоплазматические отростки, или дендриты, обонятельных нейронов рыб встречаются короткие и длинные. Последние нередко превышают длину клетки в 3—5 раз. Возможно, что отростки обладают подвижностью подобно обонятельным дендритам млекопитающих. У последних благодаря наличию в них так называемого мюида они способны сокращаться и в зависимости от функционального состояния находятся или у поверхности, или в толще эпителиального слоя (Винников и Титова, 1957). Протоплазматический отросток, или тело, нейрона (в случае отсутствия отростка) в апикальной части несет пучок тончайших обонятельных волосков. Для налима характерно большое количество волосков, нередко достигающее $14-16$ мк и больше. Апикальная часть эпителиальных клеток налима покрыта ресничками, подобно тому, как это наблюдается у карася (Винников и Титова, 1957).

Очевидно, реснички способствуют продвижению водной струи и освобождению эпителия от посторонних частиц, попадающих в орган. Центральная часть обонятельного нейрона, или нейрит, у налима, как и у всех до сих пор исследованных рыб, представляет собой безмякотное варикозное волокно. Нейриты идут в эпителий по направлению к основной мембране и далее в подстилающую соединительную ткань. Здесь они вначале группируются в небольшие нервы, а в дальнейшем сливаются в крупный нервный ствол. Последний у налима очень короткий, поскольку он вскоре после его выхода из обонятельного мешка вступает в обонятельную луковичку.

Обонятельные нейроны леща имеют некоторые специфические черты в структуре и локализации в органе. По нашим данным, преобладающей формой их являются палочковидные. Изредка встречаются ните- и колбовидные. Соответственно их размеры составляют 2.4×1.8 мк, 1.2×0.9 мк и 3.0×2.1 мк. Периферические протоплазматические отростки имеются не у всех клеток, и они не длинные. Для леща характерно наличие единственного обонятельного волоска, больше похожего на вырост, который локализуется на конце протоплазматического отростка (если таковой имеется) или на теле нейрона. Он значительно короче, чем у судака, налима и щуки (Retzius, 1892) и несколько толще. У леща обычно концы этих выростов крючкообразно загнуты и иногда раздвоены. Рецепторные элементы, чередуясь с поддерживающими клетками, локализируются у поверхности

эпителиального слоя, подобно тому как это наблюдается в обонятельном органе речной миноги (Ballowitz, 1905) и у налима.

В обонятельном органе судака, по нашим данным, преобладают палочковидные нейроны. По размеру они несколько крупнее, чем у леща, достигая нередко 4.8×6.0 мк. Их длинные протоплазматические отростки заканчиваются тонким прямым волоском. Для судака характерно, что у него обонятельные рецепторы локализируются в основном в нижней трети складки.

В литературе имеются описания тончайших чувствительных окончаний, локализующихся в обонятельном эпителии рыб и млекопитающих (Бабухин, 1872; Exner, 1872; Wright, 1884; Рубашкин, 1903). Предполагается, что они принадлежат тройничному нерву.

Наши экспериментальные данные показали, что при перерезке некоторых корешков тройничного нерва в обонятельном эпителии леща, налима, судака встречаются распадающиеся чувствительные окончания. Количество их примерно такое же, как и ольфакторных рецепторов. Форма их очень проста. Чаще всего каждое окончание состоит из 1—2 волокон. Конечные образования их находятся на том же уровне эпителия, на каком лежат обонятельные волоски.

Электрофизиологическое изучение обонятельных рецепторов некоторых видов рыб, амфибий, млекопитающих и человека подтвердило данные, установленные под световым микроскопом, как об общем строении их (Gasser, 1956; Lorenzo, de, 1957), так и о структуре отдельных частей их, например обонятельных волосков (Bloom, 1954—1955; Trujillo-Cenoz, 1964).

Суммируя сказанное выше, следует подчеркнуть, что наряду с общими признаками в строении органа обоняния и его рецепторов имеются особенности, свойственные отдельным видам рыб. Для всех рыб типично, что строение их органа обоняния довольно простое. Орган имеет вид слепого мешка, выстланного эпителием, в котором локализуется то или иное количество рецепторов. Однако обонятельный эпителий занимает не у всех рыб одинаковую площадь в органе и неодинаково насыщен рецепторами. Последние к тому же различаются по количеству отдельных форм (колбочко-, палочко- и нитевидных), строению и количеству рецепторных волосков, а также по размерам и характеру их локализации в складках органа.

Для обонятельного эпителия исследованных рыб характерно наличие двух видов рецепторов, принадлежащих ольфакторному и тройничному нервам.

Анатомической особенностью органа обоняния некоторых видов рыб является наличие аксессуарных мешков. У судака нами обнаружены два аксессуарных мешка. У леща и налима они отсутствуют.

Для рыб с развитым обонянием (макросматиков) типичен наиболее крупный орган, наибольшая площадь эпителия и его большая насыщенность рецепторами. Для рыб со слабо развитым обонянием (микросматиков) характерны меньшая величина органа, меньшая площадь эпителия и незначительное количество рецепторов.

Наши исследования показали, что налим принадлежит к макросматикам, а судак — к микросматикам. Лещ занимает среднее положение.

Рецепторы вкуса

Изучение в самом общем виде самой вкусовой почки, ее размеров, примерного количества и локализации в организме позволяет также предста-

вить себе развитые вкусовой рецепции у данного вида рыбы и в целом оценить роль этого органа чувств в ее жизнедеятельности.

Известно, что орган вкуса, или вкусовые почки (луковица, розетка, рюмка), у рыб в отличие от млекопитающих имеются не только в ротовой полости, но и по всему телу. Распределение их неодинаково у разных видов рыб (Jobert, 1872; Leydig, 1879; Herrick, 1901; Landacre, 1907; Meng, 1923; Pfaffen-zeller, 1923; Baecker, 1926; Sató, 1937; Curry, 1939; Днелер, 1949, 1953; Pillay, 1953; Sató a. Kapoor, 1957; Nagar a. Mathur, 1958; Бодрова, 1958, 1960б, 1962; Аронов, 1959; Majumdar, Saxena, 1961).

Вкусовые почки обнаружены в ротовой полости карася, щуки, горбыля (*Umbrina cirtosa* L.), на губах у рыб из рода ельцов (*Leuciscus*), на усе налима, усах и губах у представителей ганюидных (*Acipenser ruthenus* L., *A. güldenstädti* B.) (Leydig, 1851, 1879; Афанасьев, 1874; Догель, 1897).

Проведенное нами обследование распределения вкусовых почек у леща, налима, судака показало, что они имеются у них в коже головы и туловища, в ротовой полости, на губах, в жабрах, в глотке, на спинном и грудном плавниках и, кроме того, на усе (налим), на хвостовом плавнике (лещ) и на брюшных плавниках (лещ, налим).

Общий вид вкусовой почки у ганюидных рыб, по описанию Догеля (1897), напоминает форму бокала или колбы с более или менее вытянутой верхней частью. Основание почки несколько сужено, ее верхняя часть — вкусовая пора еще более сужена, средняя часть — расширена. Обычно вкусовая пора находится на уровне или несколько ниже поверхности эпителия или эпидермиса.

Общий вид вкусовой почки костистых рыб, по нашим наблюдениям, не отличается от описанной Догелем. Каждая вкусовая почка костистых рыб состоит из эпителиальных клеток неправильной цилиндрической формы и нервных элементов. Подобная же структура вкусового органа (как в световом, так и в электронном микроскопе) наблюдается у млекопитающих (Engström a. Rytznor, 1956; Lorenzo, de, 1958; Matsumoto, 1959; Takata, 1961).

Размеры вкусовых почек как у разных видов рыб, так и у одного вида неодинаковы. Так, например, размеры почек варьируют в следующих пределах на губах у леща — от 28×37 до 60×210 мк, у налима — от 48×72 до 38×192 мк и у судака — от 22×60 до 48×50 мк.

Вкусовая почка независимо от ее размеров и локализации (слизистой или эпидермальной слой) обильно снабжена нервными элементами.

Иннервация вкусового органа исследована (Schulze, 1863; Retzius, 1892; Lenhossek, 1892, 1893, 1894) у линя (*Tinca tinca* L.), речного угря (*Anguilla vulgaris*), морского угря (*Conger vulgaris*) и усача (*Barbus vulgaris*). Найдено, что нервные волокна располагаются по отношению к органу пери-, суб- и интрагеммально. Чаще несколько пучков волокон поднимаются из нервного сплетения соединительнотканной папиллы к основанию вкусовой почки. Здесь они образуют довольно сложное сплетение, от которого часть волокон проникает внутрь почки и оканчивается в области вкусовой поры. Другая часть волокон обвивает почку и ее отдельные эпителиальные клетки с поверхности и, кроме этого, нервные волокна проходят между почками и образуют свободные окончания у поверхности слизистого или эпидермального слоя.

Вкусовой орган иннервируется мягкотными и безмякотными волокнами, как это наблюдали на личинке (*Ammocoetes*) рыб из семейства миноговых и на бычковых рыбах (*Gobius*) (Retzius, 1893; Ritter, 1893).

Для выяснения связи вкусовых рецепторов с центральной нервной системой пока, как известно, единственным и вполне достоверным является

экспериментально-морфологический метод — метод перерезок. Первые попытки применения этого метода были сделаны при изучении иннервации вкусовых почек у карликового сомка (*Aminus nebulosus* Le Sueur) (Olmsted, 1920; May, 1925). После перерезки нервов у основания уса вкусовые почки полностью исчезают на 11—13-е сутки. Дегенеративные изменения нервных элементов наступают на 8-е сутки (при температуре воды 22°) или через несколько больший или меньший срок в зависимости от температуры воды в аквариуме. Регенерация нервных волокон начинается на 19-е сутки, и к концу 40-х суток орган структурно и функционально полностью восстанавливается.

Опыты с перерезкой нерва у основания уса не позволили указанным авторам выяснить участие лицевого нерва в иннервации вкусового органа (хотя Ольмстед нашел возможным сделать такой вывод), так как перерезаемый нерв является смешанным. В его составе имеются волокна не только лицевого, но и языкоглоточного, тройничного и вегетативных нервов.

Лишь позднее в опытах, проведенных методически более тщательно, было установлено на соме и карликовом сомке, что лицевой нерв принимает участие в иннервации вкусовой почки (Kamrin a. Singer, 1953). Камрином и Сингером проводились две серии опытов. В первой серии — при перерезке нервов у основания уса — дегенерации подвергались не только рецепторы, но и нервные волокна, иннервирующие опорные клетки. Во второй серии — при перерезке только корешков лицевого нерва — наблюдался распад лишь отдельных нервных волокон вкусового органа. Этими опытами доказано, что орган вкуса рыбы иннервируется и связан с центральной нервной системой одним из черепномозговых нервов — лицевым.

Полученные Камрином и Сингером результаты в известной степени согласуются с наблюдениями над развитием и иннервацией органа вкуса у личинок островых, у которых лицевой нерв также принимает участие в иннервации вкусовых почек (Драгомиров, 1954).

Проведенное нами экспериментально-морфологическое изучение с использованием современных нейрогистологических методов импрегнации серебром по Рэнсону (Ромейс, 1954) и окраски метиленовым синим по Леонтовичу (1939) в модификации автора (Бодрова, 1957), показало, что иннервация органа вкуса исследованных рыб сложнее и его связь с центральной нервной системой осуществляется не только лицевым нервом.

Нами была обследована анатомия корешков тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов с целью проведения их перерезок для изучения источников иннервации вкусовой почки. Изучение корешков этих черепномозговых нервов было вызвано еще тем, что в литературе имеются указания на различную их локализацию и некоторые анатомические особенности у отдельных видов рыб (Stannius, 1846; Girgensohn, 1846; Goronowitsch, 1897; Wiedersheim, 1907; Hallerstein, 1934; Kamrin a. Singer, 1953). Препарирование показало, что тройничный и лицевой нервы у леща, налима и судака отходят от среднего мозга в виде нескольких корешков, они более обособлены с дорсальной стороны, а следовательно, и более доступны для операции, и нечетко разделены с вентральной стороны мозга. Помимо этого, у всех трех видов рыб одна из ветвей лицевого нерва (в состав которой, вероятно, входят волокна языкоглоточного и тройничного нервов) идет по направлению к туловищу, по пути соединяется с ветвью блуждающего нерва и далее входит в состав так называемого блуждающего нерва боковой линии. Языкоглоточный нерв у всех исследованных рыб отходит от латеральной стороны продолговатого

мозга единственным корешком, причем он больше по калибру у леща, налима и меньше у судака.

Выяснив анатомические особенности расположения корешков указанных нервов, мы смогли осуществить соответствующие перерезки и установить участие лицевого и языкоглоточного нервов в иннервации вкусовой почки.

Нами установлено, что миелиновые волокна лицевого нерва проходят в центральной части вкусовой почки. Они подвергаются дегенерации у налима на 5-е сутки после операции (при температуре воды 9—12° С), а у леща и судака при той же температуре — на 10—11-е сутки. Окончания лицевого нерва, обычно концентрирующиеся во вкусовой поре, имеют на колках небольшие расширения, очевидно аналогичные отросткам таковых во вкусовой почке некоторых млекопитающих (Matsumoto, 1959). Результаты наших опытов с перерезкой корешков лицевого нерва показали, что вкусовые почки леща, налима, судака снабжаются волокнами этого нерва подобно тому, как это наблюдали Камрин и Сиггер на соме и карликовым сомиком.

Нами также установлено, очевидно впервые, что, кроме лицевого нерва, в иннервации органа вкуса рыб принимают участие волокна языкоглоточного нерва. Безмиелиновые волокна этого нерва образуют обильные разветвления вокруг и в толще всего органа, подобно тому, как это наблюдал К. А. Аринштейн (1893) на вкусовом органе кролика. После перерезки корешков языкоглоточного нерва их распад наступает на 4-е сутки у леща и судака (при температуре воды 15—16°), а у налима в эти же сроки, но при более низкой температуре (6—8°). Окончания языкоглоточного нерва также имеют вид расширений, но более мелких, чем окончания лицевого нерва. Мы наблюдали также окончания лицевого нерва во вкусовом органе леща. Возможно, что волокна языкоглоточного нерва контактируют с лицевым нервом, как это отмечено некоторыми авторами у рыб и млекопитающих (Lenhossek, 1893; May, 1925; Takata, 1961).

Следовательно, вкусовые рецепторы рыб принадлежат двум системам черепномозговых нервов — лицевому и языкоглоточному. Таким образом, при необходимости выключения вкусового анализатора, например при изучении его роли в поведении рыб, необходимо перерезать корешки обоих этих нервов.

Характерно, что вкусовые рецепторные элементы, как и обонятельные, обычно расположены среди поддерживающих клеток, видимо, представляя вместе с ними структурно-функциональную единицу органа (Хрущев и Бродский, 1961). Резюмируя изложенное следует отметить, что степень развития чувства вкуса у разных рыб определяется строением и иннервацией самого органа вкуса, количеством вкусовых почек, их расположением и, по-видимому, соответствующим развитием центральной части вкусового анализатора.

Из обследованных нами рыб наибольшее количество вкусовых почек имеют лещ и налим.

Нами экспериментально установлено, что орган вкуса рыб, как и у высших животных, иннервируется наряду с лицевым также и языкоглоточным нервом.

Рецепторы блуждающего и тройничного нервов

При обследовании вкусовых и обонятельных рецепторов мы обнаружили у леща, налима и судака большое количество чувствительных окончаний двух видов. Одни из них состоят из разного количества сложно переплетен-

ных конечных петель и по форме напоминают клубок (клубковидные); другие представляют собой свободные окончания с различной степенью сложности стрессия (кустикovidные). Оба вида рецепторов образованы типичными мякотными волокнами с перехватами Ранвье. Локализуются они в слизистом и эпидермальном покровах и легко обнаруживаются в слизистой рта, глотки, на губах, в жаберной полости, на плавниках, в коже головы и туловища.

С целью выяснения принадлежности этих рецепторов нами были проведены перерезки корешков блуждающего и тройничного нервов. Необходимо отметить, что центральная часть блуждающего нерва особенно отличается размером у леща по сравнению с налимом и судаком: его большие доли (*Lobii n. vagi*) покрывают почти всю поверхность продолговатого мозга, и многочисленные корешки идут к внутренним органам, к жабрам, в кожные и слизистые покровы (Павловский и Куренина, 1953; Kírka, 1959b). Блуждающий нерв у налима и судака менее развит, чем у леща: он отходит также от латеральной стороны продолговатого мозга, но лишь двумя корешками, долей не имеет, и корешки, как и периферические нервные ветви, значительно мельче, чем у леща.

При перерезке корешков блуждающего нерва оказалось, что распад клубковидных рецепторов наблюдается у леща на 7-е сутки (при температуре воды 7.5—8.5°), у налима — на 6-е сутки (при 8—9°) и у судака — на 4-е сутки (при 6—7°). Рецепторы блуждающего нерва особенно развиты у леща. Они занимают значительные пространства в ротовой полости, на губах и в кожных покровах. В других наших исследованиях мы наблюдали, что подобные рецепторы блуждающего нерва широко распространены также в сердечно-сосудистой и пищеварительной системах (Бодрова, 1950, 1957; Бодрова и Краюхин, 1952; Краюхин, 1959). При перерезке корешков тройничного нерва дегенерация кустикавидных рецепторов наступает у леща нередко на 6-е сутки (при температуре воды 5—6°), а у налима на 5-е сутки (при 9—10°), у судака — на 3-и сутки (при 6—8°). В наиболее поздние сроки дегенерации оба вида рецепторов подвергаются полной деструкции. Рецепторы тройничного нерва также широко распространены в обонятельном эпителии.

На основании полученного нами экспериментального материала можно заключить, что у исследованных рыб, помимо вкусовых и ольфакторных рецепторов, имеются еще два вида, принадлежащих блуждающему и тройничному нервам. Подобно первым они локализуются в слизистых и эпидермальных покровах.

Количество рецепторов блуждающего и тройничного нервов также неодинаково у разных рыб. Так, по числу рецепторов блуждающего нерва на первом месте следует поставить леща, на втором — судака и на третьем — налима. Наибольшее количество рецепторов блуждающего нерва у леща находится в полном соответствии с развитой центральной частью этого анализатора и в первую очередь с наличием долей (*Lobii n. vagi*). Рецепторы тройничного нерва в наибольшем числе встречаются у леща, в несколько меньшем — у налима и еще меньшем — у судака.

Обнаруженные нами оба вида рецепторов (блуждающего и тройничного нервов), возможно, являются морфологическим субстратом общего химического чувства, наличие которого предполагали указанные выше физиологи (Паркер, Шелдон, Херрик и др.).

Можно допустить, что они участвуют также в обонятельном и вкусовом восприятии. Однако окончательный ответ на это может быть получен в физиологическом эксперименте.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Абакумов В. А. 1957. Биология размножения и ориентация во время перестойных миграций речной миноги. Сб. работ студент. научн. общ. Моск. техн. инст. рыбн. промысл. и хоц. вл. А. Н. Миколова, М.
- Андряшев А. П. 1944а. Роль органов чувств в отыскании пищи у морского паппа. Журн. общ. биол., т. V, № 2.
- Андряшев А. П. 1944б. Способы добывания пищи у морского ерша (*Scorpaena roscus L.*). Журн. общ. биол., т. V, № 1.
- Андряшев А. П. 1944в. Способы отыскания пищи у султанки (*Mullus barbatus ponticus Essip.*). Журн. общ. биол., т. V, № 3.
- Андряшев А. П. 1955. Роль органов чувств в отыскании пищи у рыб. Тр. совещ. по методике науч. кормов. базы и питания рыб. Изд. АН СССР, М.
- Ариштейн К. А. 1893. Кошечные аппараты вкусового нерва. Изд. Казанск. унив., Казань.
- Аронов М. И. 1959. О паружном вкусовом аппарате морского паппа. Научн. докл. Высш. школы, № 4.
- Аронов М. И. 1960. Роль органов чувств в отыскании пищи у кефали (*Mugil auratus Risso.*). Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., т. 65, № 4.
- Афанасьев М. 1874. Об окончании нервов в органах осязания у рыб. Зап. Акад. наук, т. 25, вып. 1.
- (Бабухин А.) Babuchin A. 1872. Das Geruchsorgan. Strickers Handb. d. Lehre v. d. Geweben d. Mensch. u. d. Thiere, Bd. 2, Leipzig.
- Бать М. М. и Н. В. Бодрова. 1963. К морфологии обонятельного анализатора судака. В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Бнанки В. Л. 1961. Пространственный анализ и билатеральная симметрия головного мозга рыб. Вестн. ЛГУ, № 15.
- Бнанки В. Л. и Н. В. Забоева. 1960. К характеристике обонятельного и зрительного анализатора рыб. В сб.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов, Л.
- Бодрова Н. В. 1950. Материалы по экспериментальной морфологии нервного аппарата сердца рыб и рептилий. Тр. Инст. зоол. АН УССР, т. 3.
- Бодрова Н. В. 1957. Сравнительные данные по иннервации сердечно-сосудистой системы лаптевика, рыб, амфибий и рептилий. Автореф. докт. дисс., Инст. морфологии животных АН СССР, М.
- Бодрова Н. В. 1958. К морфологии вкусового и обонятельного анализаторов некоторых костистых рыб. Тез. докл. VI Всес. съезда анат., гистол. и эмбриол., Харьков.
- Бодрова Н. В. 1960а. Строение органа обоняния у некоторых пресловодных рыб. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Бодрова Н. В. 1960б. Периферические нервные аппараты химического чувства паппа. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Бодрова Н. В. 1962. Рецепторы химического чувства паппа. Вопр. ихтиол., № 4.
- Бодрова Н. В. и Б. В. Краюхин. 1952. К методике применения хронических фикула на пищеварительном тракте рыб. Физиол. журн. СССР, т. 38, вып. 5.
- Брагинская Р. Я. 1948. Строение мозга различных рыб в связи с их способом питания. ДАН СССР, т. 59, № 6.
- Винников Я. А. и Л. К. Титова. 1957. Морфология органа обоняния. Медгиз, М.
- Грбачек Я. 1953. Химические вещества как возбудители реакции бегства у головастика жабы (*Bufo bufo L.*) и у плотвы (*Rutilus rutilus L.*). Зоол. журн., т. 32, вып. 2.
- Гримм О. 1873. Об окончании нервных волокон в органе обоняния осетровых рыб. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. 4, вып. 1.
- Дислер Н. Н. 1949. Развитие кожных органов чувств латеральной системы севрюги — *Acipenser stellatus*. Тр. Инст. морфол. животных АН СССР, вып. 1.
- Дислер Н. Н. 1953. Эколого-морфологические особенности развития органов чувств системы боковой линии ессык-кульского чебака и верховки. Тр. Инст. морфол. животных АН СССР, вып. 10.
- Догель А. С. 1886. Строение обонятельного органа у ганюидных, костистых рыб и амфибий. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., т. 16, вып. 1.
- (Догель А. С.) Dogiel A. S. 1897. Ueber die Nervenendigungen in den Geschmacksknospen der Ganoiden. Arch. mikr. Anat., Bd. 49.
- Драгомиров Н. И. 1954. Развитие кожных рецепторов на нижней стороне головы у личинок осетра, переходящих к придонному образу жизни. ДАН СССР, т. 97, № 1.

- К р а ю х и н Б. В. 1959. Экспериментальное исследование физиологии пищеварения костистых пресноводных рыб с применением хронологической фистульной методики. Автореф. докт. дисс., МГУ, М.
- Л е о п т о в и ч А. В. 1939. Сучасна методика заживиттального фарбування перших металоною смілкою і іншими фарбниками. Вид. АН УРСР, Київ.
- Л е о п т о в и ч А. В. 1944. Структура перщелюлюарів, як показник імовірності проблеми «нейрон як апарат коливального струму». Юбілейн. збірник АН УРСР, присв. XXV рок. Жовтня, Куйбишев.
- П а в л о в И. И. 1951 (изд.). О пищевом центре. Полн. собр. соч., т. 3, кн. 1, изд. 2-е.
- П а в л о в с к и й Е. П. и М. Н. К у р е л и н а. 1953. Стросние мозга рыб в связи с условиями их обитания. В сб.: Очерки по общим вопросам ихтиологии, Изд. АН СССР, М.—Л.
- П е р е я с л а в ц е в С. М. 1878. О строснии и форме органа обоняния у рыб. Тр. СПб. общ. естествоисп., вып. 1.
- Р о з а н ц е в Э. Г. 1962. Химия и вкус. Природа, № 5.
- Р о м е й с Б. 1954. Микроскопическая техника. Пер. с немецк., ИЛ, М.
- (Р у б а ш к и н В.) R u b a s c h k i n W. 1903. Ueber die Beziehungen des Nervus trigeminus zur Riechschleimhaut. Anat. Anz., Bd. 22.
- (С и з о в А.) S i s o w A. 1874. Zur Kenntnis der Regio olfactoria. Centralbl. f. med. Wiss., Bd. 12, № 44.
- Т р е т ь я к о в Д. К. 1915. Органы чувств речной миноги. Одесса.
- Т р е т ь я к о в Д. К. 1939. Обонятельный орган пелагиды. ДАН СССР, т. 32, № 4.
- Х р у щ о в Г. К. и В. Я. Б р о д с к и й. 1961. Орган и клетка. (Некоторые проблемы цитологии и гистологии). Усп. совр. биол., т. 52, вып. 2 (5).
- Ш и м к е в и ч В. 1923. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. Госпедат. М.—Игр.
- B a e c k e r R. 1926. Beiträge zur Histologie der Barteln der Fische. Zeitschr. mikr. anat. Forsch., Bd. 6.
- B a l l o w i t z E. 1905. Die Riechzellen des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis* L.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 65.
- B l a u e J. 1832. Ueber den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Zool. Anz., Bd. 5.
- B l a u e J. 1884. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Anat. Abt., Bd. 7.
- B l o o m G. 1954--1955. Studies on the olfactory epithelium of the frog and the toad with the aid of light and electron microscopy. Zeitschr. Zellforsch., Bd. 41.
- B o e k e I. 1934. Organe mit Endknospen und Endhügeln nebst eingesenkten Organen. In: B o l k L., E. G ö r p e r t, E. K a l l i u s, W. L u b o s c h. Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Berlin u. Wien, Bd. 2.
- B u d d e n b r o c k W. 1952. Vergleichende Physiologie. Bd. 1. Sinnesphysiologie, Basel.
- B u r n e R. 1909. The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. Proc. Zool. Soc., v. 2.
- C u r r y E. 1939. The histology of the digestive tube of the carp. (*Cyprinus carpio communis*). Journ. of Morphol., v. 65, № 1.
- D e t h i e r V. G. 1956. Chemoreceptor mechanisms. In: Molecular structure and Funct. Activ. o. nerve cells. Ed. Grenell a. Mullius, Washington.
- E a t o n T. H. 1956. Notes on the olfactory organs in Centrarchidae. Copeia, № 3.
- E n g s t r ö m H. a. C. R y t z n e r. 1956. The fine structure of taste buds and taste fibres. Ann. Otol., Rhinol. a. Laryngol., v. 65, № 2.
- E x n e r S. 1872. Weitere Studien über die Structure der Riechschleimhaut bei Wirbelthieren. Sitzungsher. d. Akad. d. Wissenschaft., Bd. 65, Abt. 3.
- F r i s c h K. 1926. Vergleichende Physiologie des Geruchs- und Geschmackssinnes. In: Handb. d. norm. u. pathol. Physiol., Bd. 11, Leipzig.
- G a s s e r H. S. 1956. Olfactory nerve fibres. Journ. Gen. Physiol., v. 39, № 4.
- G i r g e n s o h n O. 1846. Anatomie und Physiologie des Fisch-Nervensystems. Mém. L'Acad. Sci., t. 5.
- G o r o n o w i t s c h N. 1897. Der Trigemino-facialis-Complex von *Lota vulgaris*. Festschr. f. Gebenbaur. Leipzig, Bd. 3.
- G ö z H. 1942. Ueber den Art- und Individualgeruch bei Fischen. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 29, H. 1/2.
- G r i m m R. J. Feeding behaviour and electrical stimulation of the brain of *Carassius auratus*. Science, v. 131, № 3394.
- G u n n i n g G. E. 1959. The Sensory basis for homing in the Longear Sunfish *Lepomis megalotis megalotis* (Rafinesque). Investig. o. Ind. Lakes a. Streams. Bloomington, v. 5.

- Hallerstein H. 1934. Kranialnerven. In: Bolk L., E. Göppert, E. Kallius, W. Lubosch. Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere. Berlin, Wien., Bd. 2.
- Hanström B. 1926. Einige Experimente und Reflexionen über Geruch, Geschmack und den allgemeinen chemischen Sinn. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 4, H. 4.
- Hanström B. 1928. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Thiere. Berlin.
- Hasler A. D. 1957. Olfactory and Gustatory senses of Fishes. In: The Physiol. o. Fishes. Ed. M. Brown. New York, v. 2.
- Hayek H. 1958. Form und Bau des Gehirnes in Beziehung zur Ausbildung anderer Organe des Körpers. Anz. Österr. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss Kl., Bd. 95.
- Healey E. G. 1957. The nervous systems. In: The Physiol. o. Fishes. Ed. M. Brown. New York, v. 2.
- Herrick C. J. 1901. The cranial nerves and cutaneous sense organs of the North American silurid fishes. Journ. Compar. Neurol., v. 11, № 1, № 3.
- Herrick C. J. 1924. Neurological foundations of animal behaviour. New York.
- Hertter K. 1953. Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin.
- Ihle J. H., P. N. Kampen, H. F. Nierstrasz und Verluys. 1927. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin.
- Jagórowski K. P. 1901. Zur Frage nach der Endigung des Geruchsnerve bei den Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. 19, № 11.
- Jobert M. 1872. Etudes d'anatomie comparée sur les organes du toucher chez divers mammifères, oiseaux, poissons et insectes. Ann. sci. natur., Zool. et. pal., sér. 5, t. 10.
- Kamrin R. P. a. M. Sinegr. 1953. Influence of sensory neurons isolated from central nervous system on maintenance of taste buds and regeneration of barbels in the catfish *Ameiurus nebulosus*. Amer. Journ. Physiol., v. 174, № 1.
- Kirka A. 1959a. Starba mozgu pleskáčov (*Abramis brama*, *Ab. ballerus* a. *Ab. sapa*) so zreteľom na ich ekológiu. Českosl. Norfol., 7, № 4.
- Kirka A. 1959b. Tvar mozgu našich plôtíc so zreteľom na spôsob ich života. Českosl. rybářství, № 12.
- Konishi J. a. G. Zotterman. 1961a. Function of taste fibres in the carp. Nature, v. 191, № 4783.
- Konishi J. a. G. Zotterman. 1961b. Taste functions in the carp. An. electrophysiological study on gustatory fibres. Acta physiol. Scand., Bd. 52, № 2.
- Krinner M. 1934. Ueber die Geschmacksempfindlichkeit der Elritze. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 21, H. 2.
- Landaere F. L. 1907. On the place and origin and method of distribution of taste-buds in *Ameiurus melas*. Journ. Compar. Neurol., v. 17, № 1.
- Lenhossék M. 1892. Die Nervenendigungen in den Endknospen der Mundschleimhaut der Fische. Verhandl. Naturforsch. Ges., Basel. Bd. 10, II. 1.
- Lenhossék M. 1893. Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Anat. Anz., Jahrg. 8.
- Lenhossék M. 1894. Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden.
- Leydig F. 1851. Ueber die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 3.
- Leydig F. 1879. Neue Beiträge zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschr. zu 100-jährig. Best. d. Naturf. Ges. zu Halle.
- Liermann V. 1933. Über den Bau das Geruchsorgans der Teleostier. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 100, H. 1.
- Lorenzo A. J., de. 1957. Electron microscopic observations of the Olfactory mucosa and olfactory nerve. Journ. Biophys. a. Biochem. Cytol., v. 3, № 6.
- Lorenzo A. J., de. 1958. Electron microscopic observations on the taste buds of the rabbit. Journ. Biophys. a. Biochem. Cytol., v. 4, № 2.
- Majumdar N. N. B. P. Saxena. 1961. On the palatal organs of *Labao dero* (Hamilton). Proc. Nat. Acad. Sci. India, Ser. B, v. 31, № 1.
- Matsumoto A. 1959. Libi-inkoka rinsyo. Oto-Rhino- and Laryngol. Clin, v. 52, Suppl.
- May R. M. 1925. The relation of nerves to degenerating and regenerating taste buds. Journ. Exper. Zool., v. 42.
- Meng F. 1923. Beiträge zur Kenntniss der Morphologie der Barteln einiger Fische. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog., Bd. 45, H. 2.
- Morrill A. D. 1898. Innervation of the olfactory epithelium. Journ. Compar. Neurol., v. 8, № 1.

- Nagar S. K. a. W. M. Kahn. 1958. The anatomy and histology of the alimentary canal of *Mastacembelus armatus* (Lacep.). Proc. Indian. Acad. Sci., v. 47, № 3.
- Nagar S. K. a. R. P. Mathur. 1958. Morphological and histological observations on the barbels of a few Indian fresh-water teleosts. Proc. Zool. Soc. (India), v. 11.
- Nagel W. A. 1894. Ergebnisse vergleichend-physiologischer und anatomischer Untersuchungen über den Geruchs, Geschmackssinn und ihre Organe. Biol. Zentralbl., Bd. 14.
- Neurath H. 1949. Ueber die Leistung des Geruchssinnes bei Elritzen. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 31, H. 6.
- Olmsted J. M. 1920. The results of cutting the seventh cranial nerve in *Amiurus nebulosus* (Las.). Journ. Exper. Zool., v. 31, № 4.
- Parker G. H. 1908. The sense of taste in fishes. Science, v. 27.
- Parker G. H. 1912. The relation of smell, taste and the common chemical sense in vertebrates. Journ. Acad. Nat. Sci. Philad., v. 15.
- Parker G. H. 1922. Smell, taste and allied senses in the vertebrates. Philadelphia—London.
- Pfaffenzeller F. 1923. Über Sinnesorgane am Reusenapparat verschiedener Fische. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 44, H. 4.
- Pillay T. V. 1953. Studies on the food, feeding habits and alimentary tract of grey mullet *Mugil tade* Forskal. Proc. Nat. Inst. Sci. India, v. 19, № 6.
- Pipping M. 1927a. Ergänzende Beobachtungen über den Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das aufsuchen des Futters. Soc. Sci. fen. comm. biol., Bd. 2, № 10.
- Pipping M. 1927b. Der Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das aufsuchen des Futters. Soc. Sci. fen. comm. biol., Bd. 2, № 4.
- Pogojeff L. 1887—1888. Ueber die feinere structur des Geruchsorgans des Neunauges. Arch. mikr. Anat., v. 31.
- Retzius G. 1892. Ueber die sensiblen Nervenendigungen in dem Epithelium bei den Wirbelthieren. Biol. Untersuch., Neue Folge, Bd. 4.
- Retzius G. 1893. Ueber Geschmacksknospen bei *Petromyzon*. Biol. Untersuch., Neue Folge, Bd. 5.
- Ritter W. E. 1893. On the Eyes, the Integumentary Sense papillae, and the Integument of the San Diego blind fish (*Typhlogobius californiensis*, Steinbacher). Bull. Museum Compar. Zool. Harvard college, v. 24, № 3.
- Satō M. 1937. Preliminary report on the barbels of a Japanese goadfish *Upeneides beusasi*. (T. a. S.). Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Biol., v. 11, № 3.
- Satō M. A. a. B. G. Kapoor. 1957. Histological observations on the barbels of Indian fresh-water fishes, Alaska codfish and *Podothecus acipenserinus*. Ann. Zool. Japon., v. 30, № 1.
- Schultze M. 1863. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimbaut bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle., Bd. 7, H. 1.
- Schulze F. E. 1863. Ueber die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 12, H. 2.
- Sheldon R. E. 1911. The sense of smell in selachians. Journ. Exper. Zool., v. 10, № 1.
- Sheldon R. E. 1912. The olfactory tracts and centers in teleosts. Journ. Compar. Neurol., v. 22, № 3.
- Shibuya T. 1960. The electrical responses of the olfactory epithelium of some fishes. Japan. Journ. Physiol., v. 10, № 3.
- Solger B. 1893. Notiz über die Nebenhöhle des Geruchsorgans von *Gasterosteus aculatus* L. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 57.
- Stannius H. 1846. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin.
- Strieck F. 1924. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Elritze (*Phoxinus laevis*). Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 2, H. 2.
- Takata A. 1961. Electron microscope studies on the fine structure of the taste buds. Journ. Nara. Med. Assoc., v. 12, № 1.
- Teichmann H. 1954—1955. Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 43, H. 2.
- Trudel P. I. 1929. Untersuchungen über Geschmacksreaktionen der Fische auf «süsse» Stoffe. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 10, H. 3.
- Trujillo-Cenoz O. 1961. Electron microscope observation on chemo- and mechano-receptor cells of fishes. Zeitschr. f. Zellforsch., Bd. 54, № 5.
- Uexküll 1895. Vergleichend-sinnesphysiologische Untersuchungen. Zeitschr. Biol., Bd. 32.
- Wiedersheim R. 1907. Einführung in die vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Jena.

- W r e d e W. 1932. Versuche über den Artduft der Elritzen. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 17, H. 3.
- W r i g h t R. 1884. On the nervous system and sense organs of Amiurus. Proc. Canad. Inst. Toronto, n. ser., v. 2, № 3.
- W u n d e r W. 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Zeitschr. f. vergl. Physiol., Bd. 6, H. 1.
- Z w a r d e m a k e r H. 1895. Physiologie des Geruchs. Leipzig.
-

СТРОЕНИЕ ЛИЧИНОК ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (HYDRACHNELLAE)

Сравнительно-морфологическое изучение личинок водяных клещей восходит к работам Крамера (Kramer, 1891, 1893), который впервые свел воедино накопившиеся к тому времени немногочисленные сведения о личинках и удачно обобщил их, установив основные типы развития клещей (1891) и основные типы строения личинок гидрахнелл (1893). С тех пор вышли всего две сводных работы по этому вопросу: Фитса (Viets, 1936) и Спаринг (Spräng, 1959). В первой из них в форме определительной таблицы даются довольно подробные описания 30 видов личинок и упоминаются еще несколько видов, отличительные признаки которых автору установить не удалось. Во вторую наряду с определительными таблицами включены описания, морфологический и экологический очерки, охватывающие личинок 74 видов клещей. Между тем в каталоге водяных клещей Фитса (Viets, 1956) содержатся⁵ указания на 2800 видов. Следовательно, число известных личинок составляет менее 3% от числа известных видов. Объясняется это слабой изученностью морфологии личинок, настолько слабой, что виды многих родов (*Arrenurus*, *Lebertia*, *Feltia* и др.) при современном уровне знаний остаются практически неразличимыми. А это в свою очередь тормозит изучение биологии водяных клещей и построение их естественной системы.

В настоящей работе выясняются некоторые детали строения личинок, выведенных из кладок яиц, полученных в лаборатории. Для сравнения нами использованы представители разных семейств и подсемейств гидрахнелл, а именно: *Hydrachna cruenta* Müll. (*Hydrachnidae*), *Limnochares aquatica* L. (*Limnocharidae*), *Eylais* sp. sp. (*Eylaidae*), *Thyas bruzelii* Lundb., *Euthyas truncata* (Neuman) (*Thyasinae*, *Hydryphantidae*), *Hydryphantes placationis* Thon, *H. ruber* (Geer) (*Hydryphantinae*, *Hydryphantidae*), *Hydrodroma despiciens* (Müll.) (*Hydrodrominae*, *Hydryphantidae*), *Hygrobatas foreli* (Lebert) (*Hygrobatinae*, *Hygrobatidae*), *Limnesia maculata* (Müll.) (*Limnesiinae*, *Hygrobatidae*), *Piona coccinea* (Koch), *P. rotunda* (Kramer), *Pionopsis lutescens* (Hermann), *Hydrochoreutes krameri* Piers, *Forelia variegator* (Koch) (*Pioninae*, *Hygrobatidae*), *Unionicola crassipes* (Müll.), *Neumania litosa* (Koch) (*Unionicolinae*, *Hygrobatidae*), *Lebertia densa* Koen., *L. schmidtii* Thor (*Lebertiidae*), *Arrenurus maculator* (Müll.), *Arr. papillator* (Müll.) (*Arrenuridae*), *Mideopsis orbicularis* (Müll.) (*Mideopsidae*). Семейства и подсемейства принимаются здесь в объеме, указанном нами ранее (Вайнштейн, 1965а).

ГНАТОСОМА

Строение гнатосомы клещей, или гнатемы (термин А. Б. Ланге), в общих чертах описано (Snodgrass, 1948; Ланге, 1962). Однако у личинок водяных клещей нами обнаружены некоторые ранее неизвестные детали.

Коксальные членики педицалы (глатококс), всегда сросшиеся между собой, образуют общий выступ, выдающийся вперед, за места прикрепления педицалы. Этот выступ, именуемый гипостомом, представляет собой нижнюю часть ротового аппарата (рис. 1, 2), верхняя часть которого составлена хелицерами. Передняя часть гипостома двулопастная. Лопастей эти (лацинии) не всегда хорошо различимы, так как выемка между ними может быть сглажена. Край лопастей почти всегда с бахромой, которая может быть очень разнообразной. Боковые края гипостома образуют крылоподобные лопасти, направленные вверх (галеа). Они в большей или меньшей степени охватывают хелицеры сверху. На верхней поверхности гипостома открывается глотка. На вершинах галеа расположена пара галеальных щетинок. У основания лациний — пара гипостомальных.

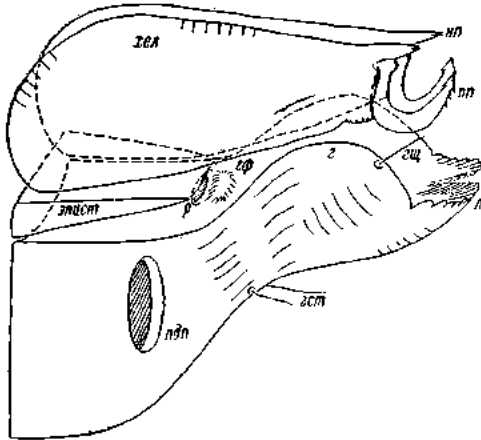


Рис. 1. Строение ротового аппарата (схема).

g — галеа; л — лациния; гщ — галеальная щетинка; гст — гипостомальная щетинка; пдп — место прикрепления педицалы; эпист — эпистом; р — ротовое отверстие; гф — гиллофаринкс; хел — хелицера; нп — неподвижный палец; пв — подвижный палец.

Хелицеры двучлениковые. В них можно различать основание — наибольшая часть хелицеры, в которой находятся мышцы,двигающие второй членик — хелу, или подвижный палец. Небольшая часть основания хелицеры, выступающая над хелой вперед, называется неподвижным пальцем.

Лацинии всегда слабо хитинизированы. Они могут несколько растягиваться и раздвигаться. В промежутке между ними в этом случае выдвигаются хелы. Бахрома эластичная, способна легко изгибаться и менять форму, что

позволяет ей плотно прилегать к субстрату (к коже жертвы) и предотвращать просачивание воды или воздуха в промежутке между хелицерами и гипостомом. Такова, видимо, первичная и основная функция бахромы лациний. Однако у низших водяных клещей (надсем. Hydrogastroidea и Hydrophantoidea s. mihl) бахрома нередко приобретает дополнительные функции. У *Thyas*, *Euthyas* и *Hydrodroma* (рис. 3) отдельные бахромки различаются по форме, но в основном они листовидные и лишь самые медиальные узкие, пальцевидные. В последних можно заметить уплотненную сердцевину, а это позволяет предположить, что бахромки могут сокращаться и таким образом выполнять начальные функции присасывания: плотно прикладываясь вершиной к субстрату, они затем несколько укорачиваются, утолщаются и таким образом в какой-то мере присасываются. У *Hydrodroma gibber* бахромки расположены в три неправильных ряда (рис. 3, А): внутренние листовидные, внешние чешуевидные и промежуточные червеобразные с уплотненной серединой, выполняющие функцию присосок. Хотя присоски эти очень несовершенны, их многочисленность несколько компенсирует их слабую присасываемость. Гораздо большего совершенства достигли бахромки-присоски у *H. placentis* (рис. 3, Б). Они устроены так же, как у предыдущего вида, но форма их не червеобразная, а булавовидная. Сильно вздутая вершина представляет собой присоску. При сокращении внутреннего тельца присоски часть головки не только уплощается, но и вгибается, благодаря чему между субстратом и вогнувшейся частью присоски образуется полость

позволяет ей плотно прилегать к субстрату (к коже жертвы) и предотвращать просачивание воды или воздуха в промежутке между хелицерами и гипостомом. Такова, видимо, первичная и основная функция бахромы лациний. Однако у низших водяных клещей (надсем. Hydrogastroidea и Hydrophantoidea s. mihl) бахрома нередко приобретает дополнительные функции. У *Thyas*, *Euthyas* и *Hydrodroma* (рис. 3) отдельные бахромки различаются по форме, но в основном они листовидные и лишь самые медиальные узкие, пальцевидные. В последних можно заметить уплотненную сердцевину, а это позволяет предположить, что бахромки могут сокращаться и таким образом выполнять начальные функции присасывания: плотно прикладываясь вершиной к субстрату, они затем несколько укорачиваются, утолщаются и таким образом в какой-то мере присасываются. У *Hydrodroma gibber* бахромки расположены в три неправильных ряда (рис. 3, А): внутренние листовидные, внешние чешуевидные и промежуточные червеобразные с уплотненной серединой, выполняющие функцию присосок. Хотя присоски эти очень несовершенны, их многочисленность несколько компенсирует их слабую присасываемость. Гораздо большего совершенства достигли бахромки-присоски у *H. placentis* (рис. 3, Б). Они устроены так же, как у предыдущего вида, но форма их не червеобразная, а булавовидная. Сильно вздутая вершина представляет собой присоску. При сокращении внутреннего тельца присоски часть головки не только уплощается, но и вгибается, благодаря чему между субстратом и вогнувшейся частью присоски образуется полость

с пониженным давлением. Такие частично вогнувшиеся головки присосок изредка попадают на препараты. Способны ли вгибаться вершины червеобразных бахромок у *H. ruber*, выяснить не удалось.

У видов *Eulais* бахромки претерпели дальнейшее изменение. Число их у большинства видов резко уменьшилось, форма уложились. Каждая присоска представляет собой чашу или бокал с упругими стенками и с подвижным дном, которое сначала выдвигается и прикладывается к субстрату, затем втягивается и вызывает присасывание (рис. 3, *Е, Ж*). Форма и число присосок разнообразны у разных видов, что позволяет использовать их для целей систематики (Вайнштейн, 1963).

У *Limnochares* бахромки узкие уплощенные или червеобразные. Сократительная и присасывательная способность каждой из них, видимо, невелика. Но совместно они образуют единую мощную присоску (рис. 4, *Б*). Достигается это тем, что бахромки располагаются по нижней — передней поверхности гипостома по замкнутой линии, ограничивающей овальную полость. Дном этой полости служит кожа жертвы, крышей — нижняя поверхность гипостома. Последняя, прогибаясь, создает необходимое для присасывания пониженное давление.

Иное устройство лациний у *Hydrachna* (рис. 4, *А*). Выемка между ними и бахромы отсутствуют. Передний край лациний гофрирован, что позволяет ему растягиваться и обеспечивать таким образом выход хел через замкнутое кольцо, образованное снизу лациниями, с боков и сверху — сросшимися друг с другом галеа. Присоска гидрахны устроена в принципе так же, как у *Limnochares*, но отсутствующую бахрому здесь заменяет кожная складка на нижней поверхности гипостома (Вайнштейн, 1965б).

У высших клещей (надсем. *Hygrobatoidea*) лацинии разделены слабо, бахромы развиты мало и состоят из небольшого числа листовидных бахромок. Лишь вдоль медиального края лациний бывают немногочисленные пальцевидные бахромки. Такие различия в строении присасывательного аппарата, возможно, объясняются тем, что *Hygrobatoidea* и *Hydrphantidae* паразитируют преимущественно на наземных насекомых (стрекозах, комарах и т. д.) или в двустворчатых моллюсках или вообще не паразитируют, а *Hydrachnidae*, *Eulaidae* и *Limnocharidae* паразитируют на водных насекомых (жуках, клопах). По-видимому, герметизация соеющего ротового аппарата в водной среде требует более сложных приспособлений, чем в воздушной.

Строение галеа менее разнообразно, чем строение лациний. Различаются они у разных гидрахнелл в первую очередь по величине. У *Hygrobatoidea* и у *Hydrphantidae* галеа развиты слабо. Они охватывают хелиперы по бокам, лишь частично заходя на их дорсальную сторону. При

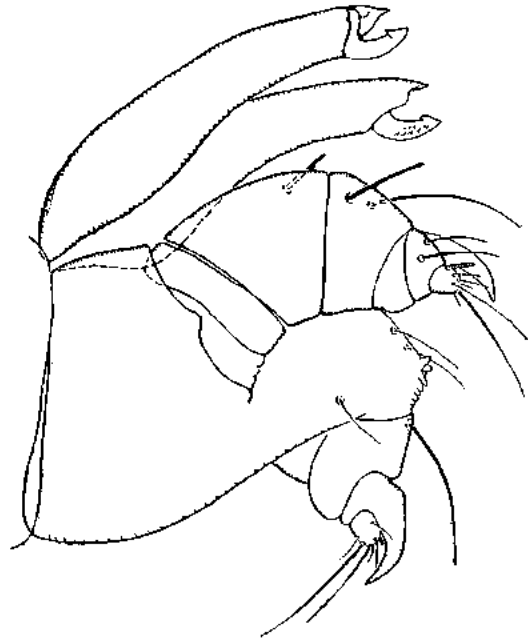


Рис. 2. Гнатосома *Limnesia maculata*.

этом у *Hydrphantidae* галеа длинные — они покрывают большую часть хелицеры. У *Hugrobatoidea* галеа защищают только дистальную часть хелицер.

У *Limnochares* галеа прикрывают менее половины длин хелицер, но они мощно развиты сверху и плотно прилегают друг к другу, образуя канал, по которому движутся хелицеры. Наконец, у *Hydrachna* галеа дорсально срастаются между собой и хелицеральный канал оказывается полностью замкнутым.

Граница между лацинией и галеа выражена плохо. И та и другая являются выростами гипостома: лацинии — медиальными, галеа — лате-

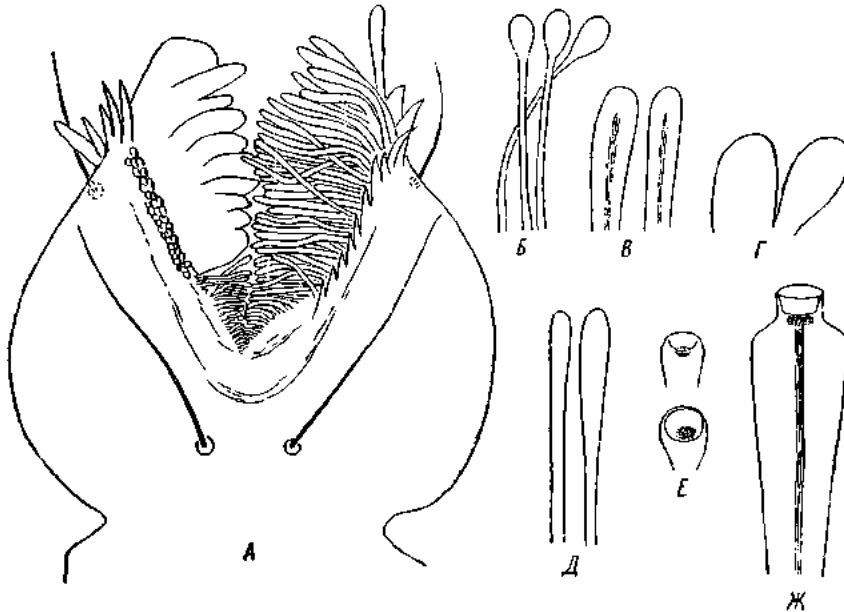


Рис. 3. Строение присосок.

А — гипостом *Hydrphantus ruber*; В — соски *H. placationis*; В—Д — соски *Hugrobatoidea despicens*: В — внешние боковые, Г — внутренние боковые, Д — медиальные; Е — соски *Eylais extendens*; Ж — сосок *Eylais lamata*.

ральными. Обычно между ними имеется узкая выемка. Галеа более склеротизированы и иногда не несут бахромы. Лацинии менее склеротизированы, обычно бахромчатые. Однако у гидрахны, у которой галеа дорсально срастаются, благодаря чему образуется вторичное круглое ротовое отверстие, границы между галеа и лациния отсутствуют. Присоски *Eylais* расположены по всей вентральной поверхности гипостома. Граница между галеа и лацинией выражена не всегда и имеет вид неглубокой, узкой выемки.

Гипостомальные и галеальные щетинки помещаются на нижних поверхностях, но так как галеа изогнуты вверх и частично внутрь, то галеальные щетинки обычно оказываются направленными вверх и вперед. Они всегда твердые щетинковидные. Гипостомальные щетинки бывают разной формы — бичевидные, веретеновидные, конические или обычные.

На дорсальной поверхности гипостома открывается глотка (рис. 1). Сверху глоточное отверстие частично прикрыто эпистомом. Он имеет форму небольшой хитинизированной пластинки, расположенной между поверхностью гипостома и хелицерами. Перед глоточным отверстием находится гифофаринкс (рис. 1, *гф*). Это — мягкая, слабо развитая и потому плохо

заметная выпуклость дорсальной поверхности гипостома. По происхождению она представляет собой, очевидно, выступ глотки. Эпистом и гипофаринкс, смыкаясь, запирают глоточное отверстие.

По сторонам от гипостома прикреплены пятичлениковые педипальпы.

Первый членик — вертлуг — всегда сильно укорочен, дисковидный, иногда трудно различим, но никогда не исчезает полностью и не сливается с бедром или с гнатокочками. Щетинки на нем отсутствуют.

Бедро крупное цилиндрическое или изогнутое, его внутренний край обычно короче внешнего. Всегда несет одну щетинку.

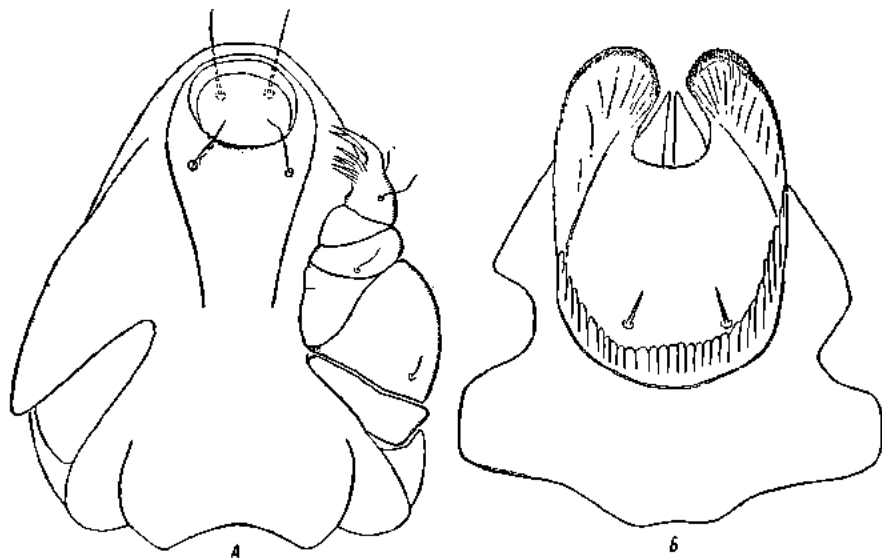


Рис. 4. Строение присосок.

А — *Hydrachna*; Б — *Limnochares*.

Колено — самый крупный членик педипальпы. Всегда несет 2 щетинки и только у некоторых видов рода *Eulais* (подрод *Meteylais*) коленных щетинок 3. У личинок *Eulais* с хорошо развитой, крупной присоской на коленном членике развивается выступ, защищающий присоску сверху. Выступ этот может иметь форму шипа, кля или крыла (рис. 5, А, Б), и его размеры обычно соответствуют размерам присоски.

Голень короткая, изогнутая. Лапка к ней причленяется не терминально, а с внутренней стороны снизу. С наружно-дорсальной стороны на голени имеется очень крупная специализированная щетинка, защищающая лапку. У *Eulais* это так называемая вильчатая щетинка (рис. 5, А), которая, однако, у *E. hamata* утратила свою вильчатость и превратилась в крылатую щетинку (рис. 5, Б). У *E. infundibulifera* эта щетинка вообще отсутствует. У всех остальных гидрахнелл на месте вильчатой щетинки расположен голенный коготь, который у *Hydrphantidae* на вершине расщеплен (рис. 5, В), у *Limnocharidae* и *Hydrachnidae* (рис. 5, Г; 4, А) двойной, а у высших клещей (*Hugrobatoidea*) простой гладкий (рис. 2). В последнем случае коготь, очевидно, служит для прикрепления к хозяину. У *Eulais*, кроме вильчатой щетинки, на голени педипальпы всегда имеется короткая эпитида. У всех остальных гидрахнелл эпитида на голени не обнаружена, но всегда имеется несколько тактильных щетинок: у *Hydrachna* и *Mideopsis* по 1, у остальных родов по 3.

Лапка подпальпы у *Eulais* всегда несет 3 щетинки: 1 соленидий и 2 тактильных. У *Limnoshares* одной тактильной щетинкой больше и, кроме того, имеется короткая коническая эпатида. Хорошо развитая эпатида имеется также у *Thyas* и *Hydrodroma*. У остальных *Hydruphantidae*, так же как и у всех исследованных *Hygrobatoidae*, эпатиды обнаружить не удалось. Видимо, она превратилась в тактильную щетинку. Таких щетинок обычно 7, в частности их 7 у *Hydruphantes* и у *Euthyas*, в то время как у видов, имеющих эпатиду, тактильных щетинок на лапке всего 6. Столько же тарзальных тактильных щетинок у *Limnesia* и *Unionicola*, у *Forelia* и *Hygrobates* их по 5, у *Mideopsis* 4, у всех остальных *Hygrobatoidae* по 7.

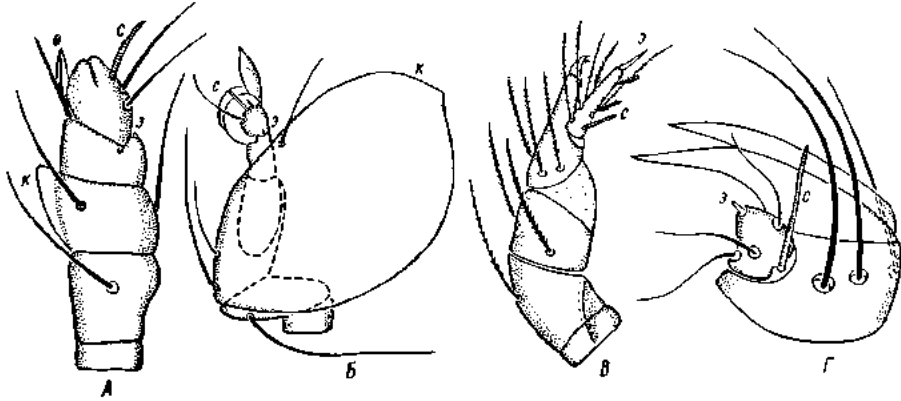


Рис. 5. Педипальпы.

А — *Eulais extends*; Б — *E. hamata*; В — *Thyas bruzeli*; Г — лапка и голень *Limnoshares aquatica*; 4 — вильчатая щетинка; 5 — коленный выступ; 6 — соленидий; 7 — эпатида.

Хелицеры режуще-колющие. Основание цилиндрическое или коническое, несколько уплощенное с вентральной стороны, прилегающей к гипостому, и с внутренней стороны, где хелицеры прилегают друг к другу. У *Hydrachnidae*, у *Hydruphantoidae* (кроме *Eulais*), у *Mideopsis*, *Arrenurus* и у *Limnesia* хелицеры раздельны; у *Lebertia* и у всех *Hygrobatidae* (кроме *Limnesia*) хелицеры срослись между собой; у *Eulais* они полностью слились, образуя единый стилофор. Подвижный палец мягкий, обычно дольчатый. По-видимому, он, примыкая во время питания к коже хозяина, закрывает верхнюю часть той полости, которую снизу и с боков ограничивает бахрома гипостома. Благодаря этому предротовой канал оказывается полностью замкнутым. У *Eulais* неподвижные пальцы слиты между собой в единый козырек, нависающий над хелами.

Хелы серповидные, изогнуты вверх, на их режущей части расположены зубцы разного размера и формы. Только у гидрахны хелы изогнуты вверх и в стороны и форма их несколько необычная — чашевидная.

Таким образом, у личинок водяных клещей имеется ложное или предротовое отверстие, которое полностью замкнуто у *Hydrachna* благодаря срастанию галеа; почти полностью замкнуто у *Limnoshares* благодаря смыканию галеа, и замыкается только во время питания у остальных клещей. В замкнутом виде оно ограничено снизу и с боков бахромой гипостома, сверху — неподвижными пальцами хелицер.

Истинное ротовое отверстие находится на верхней поверхности гипостома и защищено спереди и снизу гипофаринксом, сзади и сверху — эпистомом. Глотка залегает в толще гипостома. Его довольно плотные стенки хорошо просвечивают на многих препаратах.

ИДИОСОМА

Идиосома не подразделена поперечными бороздами на отдельные тагмы и судить о их границах можно только по щетинкам. Поэтому прежде всего рассмотрим номенклатуру щетинок, в основу которой здесь положена номенклатура, применявшаяся мною ранее для тетрапиховых клещей (Вайнштейн, 1956), но несколько усовершенствованная. Удобство ее заключается в том, что она основана на учете сегментального расположения щетинок.

На протеросоме расположено 2 поперечных ряда щетинок (рис. 6): теменные (внутренние *ТВ*, внешние *ТН*) и затылочные (*ЗВ*, *ЗН*). Внутренние щетинки в этих рядах почти всегда — сенсиллы, внешние — тактильные. Все остальные туловищные щетинки также тактильные. На метаподосоме 2 ряда: плечевые (*ПЛВ*, *ПЛН*) и лопаточные (*ЛВ*, *ЛН*) и на опистосоме 6 рядов: предпоясничные (*ППВ*, *ППН*), поясничные (*ПВ*, *ПН*) и крестцовые (*КР*). Последние находятся на заднем скате тела. За ними следуют щетинки, по происхождению дорсальные, но смещенные на вентральную поверхность тела в связи с перемещением вперед анального отверстия: хвостовые (*ХВ*, *ХН*), постаанальные (*ПАНВ*, *ПАНН*) и анальные (*АН*). Истинно вентральных щетинок одна пара (*АВД*). Но сюда же мы относим и эпимеральные, или тазиковые, расположенные на тазиках: передние (*ПТВ*, *ПТН*), средние (*СТВ*, *СТН*) и задние (*ЗТВ*, *ЗТН*). В каждом ряду щетинок, кроме абдоминальных, крестцовых и анальных, различается внутренняя пара (*В*) и внешняя (*Н*). Абдоминальных и крестцовых больше одной пары не бывает. Среди анальных различаются передние и задние (*АНУ*, *АНЗ*).

Протеросома почти всегда покрыта хорошо выраженным дорсальным щитом. Только у *Hydrogroma* он едва намечен уплотнением кожи.

У *Eulais* и *Hydrachna* этот щит полностью слился с гистеросомальным дорсальным щитом, образуя единый дорсальный щит, на котором, кроме протеросомальных щетинок, расположено и несколько пар внутренних гистеросомальных. Гомологизация этих щетинок сильно затруднена.

Можно полагать, что дорсальные поры *Hydrachna* — это следы исчезнувших сенсилл — внутренних затылочных щетинок (рис. 7, *Б*, *ЗВ*). Передние две пары щетинок — это несомненно теменные, затем следуют плечевая, внешняя затылочная и внутренние лопаточная, предпоясничная и поясничная. Крестцовые оказываются за пределами щита, что вполне вероятно, так как эти щетинки почти всегда располагаются на заднем скате тела.

Гомологизация дорсальных щетинок *Eulais* еще сложнее, так как обычно они расположены двумя параллельными рядами (исключением составляет *E. hamata*), и у большинства видов (кроме подрода *Metoeulais*)

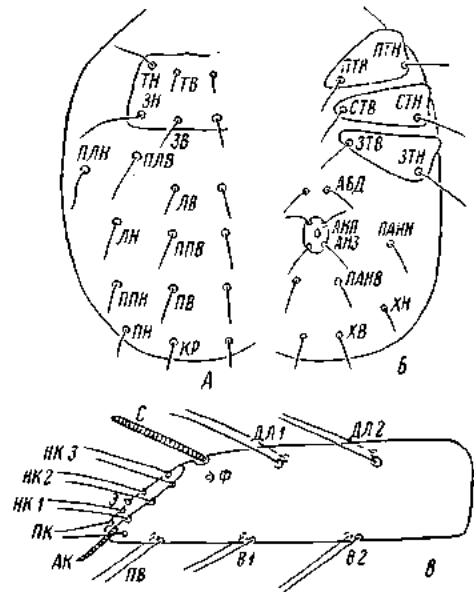


Рис. 6. Схема расположения щетинок.

А — дорсальные щетинки туловища; Б — вентральные щетинки туловища; В — щетинки передней лапки. Обозначения щетинок см. в тексте.

на щите сохраняется лишь одна пара щетинок, остальные представлены порами (рис. 7, В). Если предположить, что у *Eulais*, как и у *Hydrachna*, исчезли внутренние затылочные щетинки, то придется принять, что на щите, кроме протеросомальных, расположены и все внутренние гистеросомальные щетинки, включая крестцовые. Более правдоподобно предположение, что у *Eulais*, как и у *Limnochares*, все протеросомальные щетинки тактильные и все сохранились. Тогда крестцовые расположены на заднебоковых щитках или отсутствуют вовсе.

У *Limnochares* протеросомальный щит несет все четыре пары щетинок, все тактильные. Очень полно у него представлены гетеросомальные

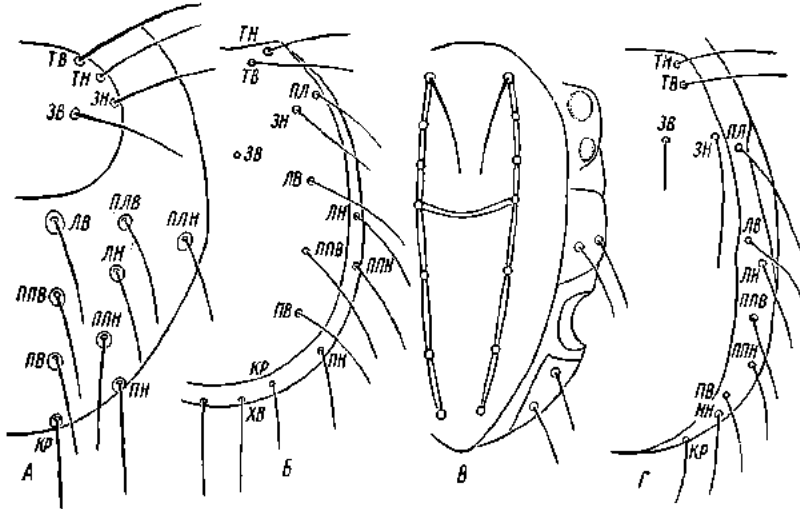


Рис. 7. Дорсальный хетом туловища.

А — *Limnochares*; Б — *Hydrachna*; В — *Eulais*; Г — *Forelia*. Обозначения щетинок см. в тексте.

щетинки: только у *Limnochares* сохранились обе пары плечевых щетинок (рис. 7, А).

У всех остальных клещей на протеросомальном щите всегда 4 пары щетинок и всегда обе внутренние пары — сенсиллы. У *Hydryphantidae* этот щит не выдается за пределы проподосомы и несет в центральной части теменной глаз. У *Hygrobatoidae* теменной глаз нет, протеросомальный щит сильно разрастается назад и закрывает собой всю дорсальную поверхность туловища (рис. 7, Г). Однако это все же вырост протеросомального щита, а не гистеросомальный щит, так как на нем отсутствуют гистеросомальные щетинки. Только у *Mideopsis* и *Argemirus* внутренняя пара лопаточных щетинок оказывается на щите. Все остальные гистеросомальные щетинки отснесены на узкую интерскутальную мембрану между дорсальным и коксальными щитами.

Число дорсальных онистосомальных щетинок у всех клещей одинаково. На вентральной поверхности есть некоторые различия.

Анальные щетинки полностью отсутствуют у *Hydrachna*. У *Eulais* вместо них имеется лишь одна пара пор. У *Limnochares*, *Thyas* и *Hydryphantes* только по 1 паре анальных щетинок. У *Euthyas* и у всех *Hygrobatoidae* их по 2 пары.

Только у *Euthyas* и *Hydryphantes* имеется по 2 пары хвостовых щетинок. У всех остальных личинок внешняя пара отсутствует. У *Limnochares*, кроме того, отсутствует и внешняя пара постаанальных щетинок.

Абдоминальная пара щетинок имеется у всех клещей, кроме *Hydrachna*, *Eulais* и *Limnochares*.

Все тазиковые щетинки (т. е. по 2 пары на каждом тазике) сохранились только у *Eulais*. У всех остальных видов утрачена внешняя щетинка треть-

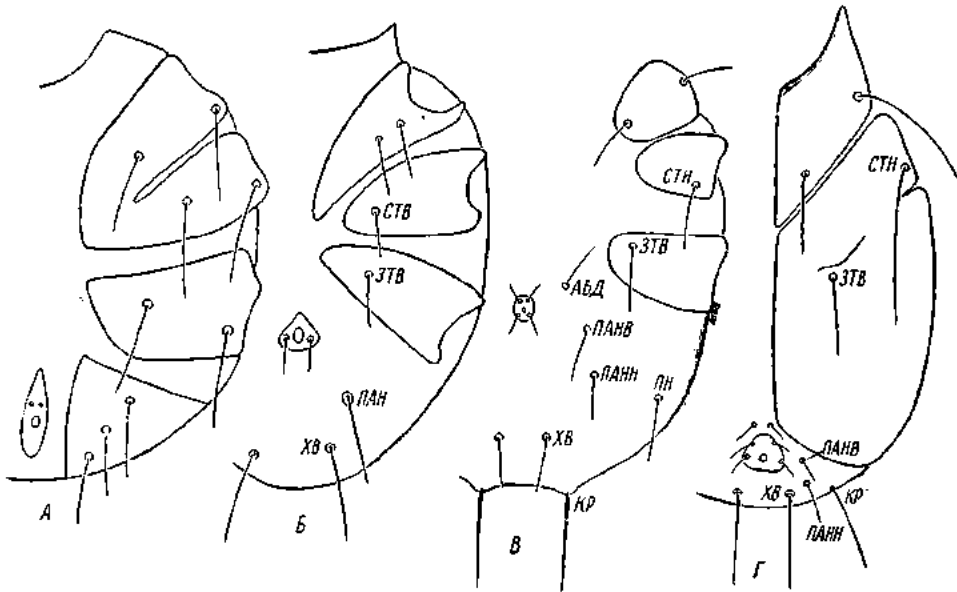


Рис. 8. Вентральный хетом туловища.

А — *Eulais*; Б — *Limnochares*; В — *Euthyas*; Г — *Forella*. Обозначения щетинок см. в тексте.

его тазика. На втором тазике у *Limnochares* сохранилась только внутренняя щетинка, у остальных видов, если сохранилась, только внешняя. У *Hydrachna*, *Hydrphantas* и *Limnesia* на этом тазике щетинок нет.

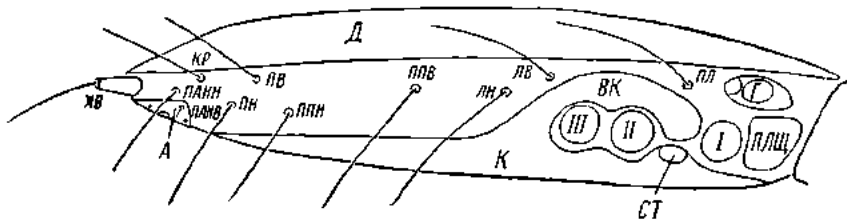


Рис. 9. Схема личинки *Hygrobatas sibiricus*.

Д — дорсальный щет; К — коксальный щет; А — анальный щет; ВК — дорсальный щет коксального щита; ЛЛВ — латеральный щет; ЛН — латеральный щет с глазами; СТ — стигма; I-III — места прикрепления ног. Обозначения щетинок см. в тексте.

У *Hydrachna* сквозь кожные покровы видны три пары коксальных желез, выводные протоки которых открываются в теках коксальных щетинок.

Итак, туловищный хетом личинок довольно постоянный. Наиболее полно он выражен у представителей низших клещей — *Limnochares* и *Euthyas*.

Коксальные членики ног, или эпимеры, неподвижно приросли к туловищу. У *Hydrachna* они имеют форму небольших, почти четырехугольных пластинок. У *Hydrphantoides* эпимеры более или менее треуголь-

ные, раздельные. Только у *Eulais* они частично срастаются внутренними вершинами (рис. 8, А).

У всех *Hugrobatoidea* эпимеры очень крупные, покрывающие почти всю вентральную поверхность тела. Нередко они полностью срастаются между собой с каждой стороны туловища. Тазик III обычно образует длинный плевральный вырост, который тянется вперед до глаз между дорсальным щитом и конечностями (рис. 9). У *Argemulus* разрастание эпимер так велико, что доплаточные щетинки оказываются вытесненными с узкой интерскутальной мембраны: внутренние доплаточная оказывается на дорсальном щите, а внешняя — на боковом крае тазика III. На заднем крае тазика III у *Hugrobates* и *Lebertia* располагаются абдоминальные щетинки, а у последнего рода, кроме того, и внутренние постанальные.

Глаза расположены у *Hydrachna* на переднебоковых выростах дорсального щита. У *Eulais* — на особых небольших щитках, расположенных по сторонам дорсального щита. У остальных *Hydruphantoidea* глаза расположены там же, но у *Hydruphantidae* специальные щитки не развиты, а у *Limnochares* развиты очень слабо. У *Hugrobatoidea* глаза расположены на небольших щитках, но не на дорсальной, а на переднебоковой поверхности тела. Таким образом, у *Hydruphantoidea*, паразитирующих на летающих насекомых, глаза направлены вверх, у *Hydrachna* и *Hugrobatoidea*, паразитирующих на водных, глаза направлены вперед и вниз.

Крупные плевральные щитки со щетинками имеются только у *Eulais*. Их 2 пары: переднебоковые, несущие по 2 щетинки, и заднебоковые, несущие по 6 щетинок. У *Hugrobatoidea* роль плеврального щитка выполняет вырост тазика III, у остальных клещей плевры не защищены. Иногда малые плевральные щитки без щетинок располагаются в передней части плевры, перед ногой первой пары под глазным щитком (рис. 9).

Анальный щиток отсутствует только у *Hydrachna*. Здесь от него осталось лишь узкое хитиновое кольцо без щетинок. У *Eulais* на анальном щитке одна пара пор — следы анальных щетинок. У *Limnochares*, *Thyas* и *Hydruphantes* по 1 паре анальных щетинок, у *Euthyas* и у всех *Hugrobatoidea* — по 2 пары. Но у *Hugrobates* сами щетинки отсутствуют, сохранились только поры. Обычно анальный щиток невелик. Форма его разнообразна и может содействовать определению. У *Hugrobates* он сильно разросся, закрывает заднюю часть тела и на нем помещаются внутренние постанальные щетинки.

Все туловищные щетинки, за исключением одной пары у *Mideopsis*, бичевидные или щетинковидные, гладкие или опушенные. Сенсиллы обычно слабонервные. Задние сенсиллы (ЗВ) у *Hydruphantes* и *Thyas* очень малы. Теки щетинок, кроме расположенных на щитах, находятся прямо на коже. Исключений два: у *Limnochares* все щетинки располагаются на особых хитиновых бляшках, и у всех *Hugrobatoidea* единственная пара хвостовых щетинок, обычно выделяющаяся своей большой длиной, помещается на особых хитинизированных конических подставках, которые особенно сильно развиты у *Hugrobates* (рис. 9). У *Mideopsis* внутренние постанальные щетинки веретеновидные, грубо опушенные.

Поверхность склеритов всегда мелко пунктирована и у *Hugrobatoidea* покрыта скульптурным рисунком в виде сети многоугольников или в виде чешуи. У *Eulais*, *Limnochares* и у *Thyasinae* дорсальные щиты гладкие, коксальные могут быть частично покрыты морщинками. У *Hydruphantes* дорсальные щиты морщинистые, причем рисунок морщин продолжает рисунок кожной складчатости, коксальные — гладкие или морщинистые. Характерной скульптурой покрыты также членики конечностей и основания хелицер. Мембрана, располагающаяся между щитами, всегда с мелкими

складками, благодаря которым кожные покровы клеща могут очень сильно растягиваться. У *Hydrachna* пунктировка щитов довольно крупная, а места она переходит в ячеистость.

Между первым и вторым тазиком находится уростигма. У *Eylais* их 2 (рис. 10, Б), у *Limnochares* 1, но двойная (рис. 10, А), у *Limnesia* уростигм также 2, но они закрыты общей удлиненной защитной крышечкой (рис. 10, В).

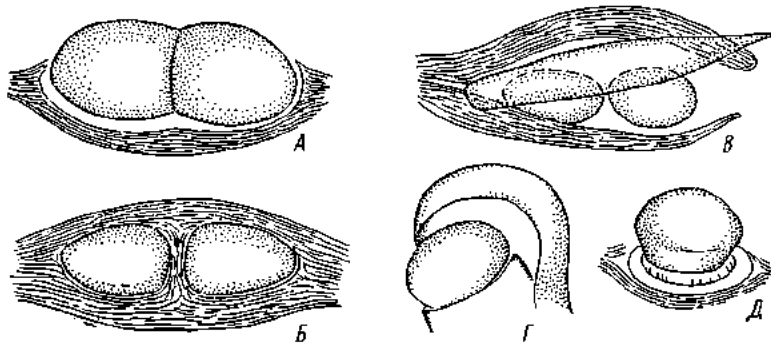


Рис. 10. Уростигмы.

А — *Limnochares aquatica*; Б — *Eylais extendsens*; В — *Limnesia maculata* (об-
щая крышка единства); Г — *Lebertia schmidti*; Д — *Thyas bruzeli*.

У всех остальных личинок уростигма одна. Она всегда закрыта выпуклой округлой крышечкой, замыкающей уростигму (рис. 10, Д). У *Hugrobatoidea*, кроме этой собственной крышки, нередко имеется и вторая защитная крышка, не прирастающая к уростигме, а нависающая над ней (рис. 10, Г). В других случаях уростигма защищена снаружи выростами тазиков. У *Hydryphantoidea* никаких специальных защитных приспособлений для уростигмы нет, и размещена она не между тазиками, которые у этих видов свободны, не срастаются между собой, а на передней поверхности тазика II. Очевидно, уростигма всегда связана с тазиком II, но у *Hugrobatoidea*, у которых тазики срастаются между собой или сильно облизаны, создается впечатление, что она расположена между тазиками.

КОНЕЧНОСТИ

Свободная конечность состоит у *Hugrobatoidea* и у *Hydrachna* из 5 члеников: вертлуг, бедро, колено, голень, лапка. У *Hydryphantoidea* бедро подразделено на две части: *basifemur* и *telofemur*.

Щетинки на конечностях могут быть двух типов: тактильные и сенсорные.

Тактильные щетинки самой разнообразной формы: мечевидные, шпательные, шиловидные и щетинковидные. Обычно они более или менее явно опушенные. К тактильным щетинкам относятся и плавательные, которые представляют собой обычные щетинковидные хеты, опушенность которых стала очень редкой, но крупной и перистой. Иногда грубая опушенность превращает дистальные щетинки лапок в расщепленные (рис. 11, Г). Среди тактильных щетинок следует выделить бедренную бо-
ридинальную, прикрепленную в особом углублении на дорсальной поверхности бедра. У *Eylais* и *Limnochares* это очень длинная бичевидная щетинка, у *Hydryphantidae* она ничем не выделяется из остальных щетинок, у *Hug-*

gobatoidea она мельче других бедренных щетинок и плотно прилегает к поверхности бедра.

Среди сенсилл следует различать следующие. Соленидии — щетинковидные сенсиллы с заостренной или притупленной вершиной, поперечно исчерченные, располагающиеся на дорсальной поверхности колена, голени и лапки. Акантоид — прикованная сенсилла щетинковидная, коническая или изогнутая.

Эпатиды — сильно укороченные сенсиллы, располагаются на дистальном конце дорсальной поверхности колена и голени, где они называются вестигиальными щетинками (коленную щетинку иногда называют спинальной), дистальной тарзальной соленидией (здесь эпатиду называют фамулус), на вершине или у основания лапки.

На всех вертлугах всегда по 1 щетинке. Если бедро разделено на два, то на телефемур всегда 5 щетинок. На базифемур I у *Eulais* по 1 щетинке, у всех остальных видов по 2; на базифемур II у *Eulais* и *Hydryphantes* по 1 щетинке, у всех остальных клещей по 2; на базифемур III у всех клещей по 1 щетинке. На неподразделенном бедре *Hygrobatoides* число щетинок от 5 до 7. У *Mideopsis* на всех бедрах по 5, у *Argenurus* 5 щетинок только на бедре III, а на бедрах I и II по 6, у *Limnesia* и *Pionopsis* на всех

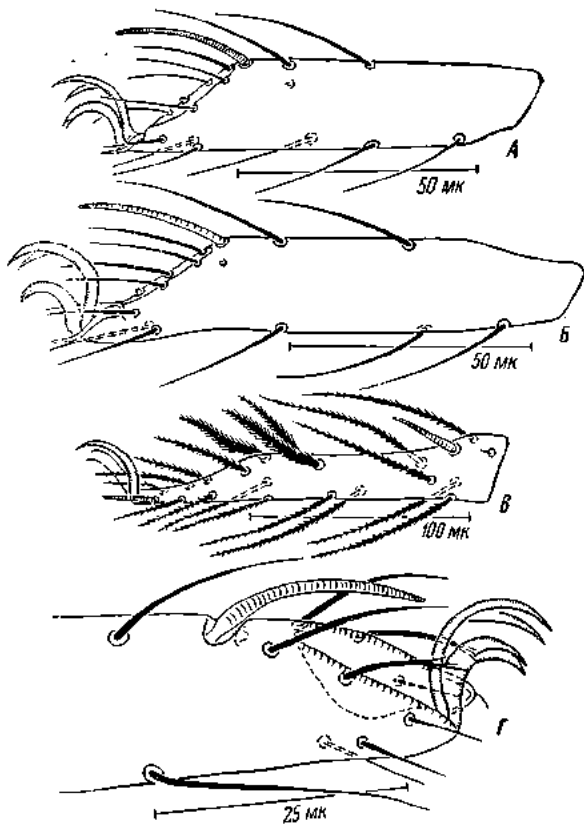


Рис. 11. Левая передняя лапка.

A — *Lebertia densa*; B — *L. schmidti*; B' — *Euthyas truncata*; C — *Limnesia maculata*.

бедрах по 6 щетинок. У всех остальных *Hygrobatoides* на бедре III по 6 щетинок, на бедрах I и II по 7. Все бедренные щетинки тактильные.

На коленях *Hydrachna* по 6 тактильных щетинок, сенсиллы отсутствуют. На коленях остальных родов по 4 тактильных щетинки и всегда имеются сенсиллы. У *Limnochares* и *Eulais* на коленях I, II по 2 соленидии, у *Eulais*, кроме того, на коленях I и II по 1 эпатиде, на колене III сенсилл нет. У всех остальных клещей на каждом колене по одному соленидию. Кроме того, на коленях I и II у всех родов, за исключением *Mideopsis*, *Unionicola* и *Lebertia* имеется по одной вестигиальной щетинке, и лишь у *Hydrochoreutes*, эта щетинка обнаружена только на колене I.

Число тактильных щетинок на голени колеблется у разных видов и на разных ногах от 7 до 10. Кроме того, на голени I и II у *Hydrachna* расположено по 1 соленидию, а у всех остальных видов по 2, на голени III у всех личинок, кроме *Hydrachna*, *Limnochares* и *Eulais*, по одному со-

ленидию. Вестигиальная щетинка имеется только на голени I у всех *Hygrobatoidea* и *Hydryphantidae*.

На лапках *Hygrobatoidea* число тактильных щетинок изменяется от 9 до 13, у *Hydryphantidae* 19—20; у *Hydrachna* 15—17, у *Limnochares* 16—17, у *Eulais* 17—18. На лапках I и II у всех клещей по 1 соленидию, на лапке III соленидиев нет. У *Hydrachna* эпатид нет. У *Limnochares* на лапке I фамулюс и вершинная эпатид, на лапке II только вершинная эпатид. У всех остальных личинок на лапке I фамулюс, иногда, кроме того, и вершинная эпатид (у *Hygrobatoidea*), на лапке II (кроме *Hydrochoreutes* и *Hygrobates*) вершинная эпатид, на лапке III вершинная эпатид обнаружена только у некоторых *Hygrobatoidea*. Акантоид на лапке всегда один. Расположен сзади онихиума (заднюю и переднюю поверхность следует различать на ногах, вытянутых в стороны). На лапке I он имеется у всех видов, на лапке II отсутствует только у *Hydrachna*, на лапке III имеется у части *Hygrobatoidea*. Форма акантоида весьма разнообразна. Обычно (рис. 11, B) он щетинковидный, притупленный, но у *Lebertia* он коленовидно изогнут (рис. 12, E), а у *Limnesia* очень мал, нитевидный и расположен на крупном округлом, по-видимому полой, выступе (рис. 12, Г).

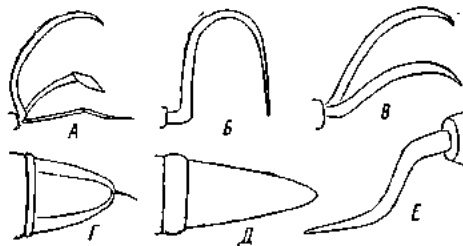


Рис. 12. Вооружение лапки.

A — онихиум *Eulais*, B — то же *Hydrachna*; C — то же *Limnochares*, Г — акантоид *Limnesia*; Д — то же *Hydrachna*; E — то же *Lebertia*.

Большое значение в диагностике клещей имеет не только присутствие той или иной щетинки, но и их взаимное расположение. Наиболее сложно расположение щетинок на лапках. Здесь следует различать следующие щетинки (рис. 6, B): *ПК* — прикоготковые, задняя из которых прикрывает акантоид (*АК*); *НК* — надкоготковые, их обычно три пары, и располагаются они по краям дорсальной выемки на лапке; *ПВ* — предвентральные — первая пара нижних щетинок, располагающихся под выемкой; *В* — вентральные, число их у разных видов различное; *ДЛ* — дорсо-латеральные, несколько пар; *С* — соленидий; *Ф* — фамулюс; *Э* — эпатид. У высших клещей парность тактильных щетинок выражена отчетливо, у высших она нарушена, особенно в базальной части лапки, но парность *НК*, *ПК* и *ПВ* всегда отчетливо видна, и если одна из надкоготковых щетинок редуцирована, легко определить, какая именно. На рис. 11 в одном и том же масштабе изображена лапка I двух видов рода *Lebertia*: *L. densa* и *L. schmidtii*. Легко видеть, что состав их хетона одинаков: сохранились все 3 пары *НК*, *ПК* и *ПВ*; *ДЛ* — только 2 щетинки, и парность их нарушена, *В* — 3 щетинки также с нарушенной парностью. Соленидий расположен у вершины выемки, эпатид — на ее переднем крае между *НК1* и *НК2*. Но расположение фамулюса различно: у *L. densa* он находится рядом с соленидием, у *L. schmidtii* — рядом с передней дорсо-латеральной щетинкой.

Для сравнения приводим также рисунок лапки I *Euthyas* (рис. 11, B). Щетинок здесь больше, их парность выражена отчетливее, но дистальной выемки нет, эпатид отсутствует, фамулюс расположен в базальной половине членика. У *Limnesia* (рис. 11, Г) выемка выражена отчетливо, но эпатиды нет, и первая пара *НК* редуцирована. Онихиум большинства личинок состоит из трех коготков, но у *Hydrachna* амбулакры полностью редуцированы, и сохранился только один когтевидный эмподий (рис. 12, B).

У *Limnochares* наоборот: эмподий отсутствует, амбулакры крупные, когтевидные (рис. 12, В). Лапки всех остальных личинок вооружены тремя коготками каждая. Эмподий всегда развит сильнее амбулакров. У *Eulais* амбулакры узкие плоские, изогнутые, передний всегда крупнее заднего (рис. 12, А). У *Hydrachnidae* амбулакры слабо развиты, тонкие, изогнутые на вершине (рис. 11), иногда китевидные, очень длинные. У *Hugrobatoidea* амбулакры и эмподий когтевидные. При этом эмподий часто бывает расщеплен на вершине или почти до основания. Амбулакры обычно простые, но у *Lebertia* они также расщеплены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологическое изучение личинок водяных клещей выявило у них наличие ротовой присоски и гипофаринкса — органов, ранее у клещей неизвестных.

Строение присоски, стигм, характер склеротизации туловища и особенности хетона позволяют разобраться в систематических взаимоотношениях отдельных групп водяных клещей и выяснить положение водяных клещей в системе *Trombidiformes*. Такая система предложена нами (Вайнштейн, 1965а). Однако следует внести в нее одно небольшое исправление. Мы принимаем семейство *Hugrobatidae* Koch в объеме надсемейства *Hugrobatoidea sensu Viets*. В связи с этим семейство *Limnesiidae* Thor мы свела в ранг подсемейства и ввели его в семейство *Hugrobatidae* наряду с *Hugrobatinae*, *Pioninae*, *Unionicolinae* и т. д. Теперь же выяснилось, что у *Limnesia*, во-первых, отсутствует щетинка на тазике II, во-вторых, имеется не одна, а 2 пары уростигм (рис. 10, В) и, наконец, акантоид устроен очень своеобразно. Все это ставит ее в исключительное положение в надсемействе *Hugrobatoidea* и позволяет нам вновь выделить *Limnesiidae* в самостоятельное семейство.

Наконец, детальный анализ признаков помогает разобраться в диагностике видов, что, собственно, и было нашей первоначальной задачей. Так, например, Спаринг (Sparing, 1959, стр. 29) пишет, что виды рода *Lebertia* пока неразличимы. Однако достаточно посмотреть только на лапку I, чтобы увидеть отчетливые признаки, различающие два изученных нами вида: лапка *L. schmidtii* в 1.5 раза длиннее, чем у *L. densa* (не считая коготков), и расположение фамулюс у них различное.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайнштейн В. А. 1956. Хетон и сегментальный состав тела тетраниховых клещей. Зоол. журн., т. 35, вып. 5.
- Вайнштейн В. А. 1963. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (*Hydrachnellae*). III. Описание нескольких личинок рода *Eulais* Latr., 1796. В сб.: Биологические аспекты изучения подошрашниц, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Вайнштейн В. А. 1965а. О системе водяных клещей и их месте в подотряде *Trombidiformes*. В сб.: Пресноводные беспозвоночные (экология, жизненный цикл, питание, систематика), изд. «Наука», М.—Л.
- Вайнштейн В. А. 1965б. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (*Hydrachnellae*). IV. Личинка *Hydrachna cruenta* Müller, 1776. В сб.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных, изд. «Наука», М.—Л.
- Данге А. В. 1962. Строение ротовых органов и система клещеобразных *Chelicerata*. В сб.: Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии, Гос. изд. мед. лит., М.
- Krämer P. M. 1891. Über die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden. Arch. Naturg., 57, 1.

- Kr à m e r P. M. 1893. Über die verschiedenen Typen der sechsfüssigen Larven bei den Süßwassermilben. Arch. Naturg., 59, 1.
- S n o d g r a s s R. E. 1948. The feeding organs of Arachnida including mites and ticks. Smiths. Miscel. Collect., 110 (10).
- S p a r i n g I. 1959. Die Larven der Hydrachnellae, ihre parasitische Entwicklung und ihre Systematik. Parasitol. Schriftenreihe, № 10, G. Fischer Verlag, Jena.
- V i e t s K. 1936. Wassermilben oder Hydracarina (Hydrachnellae und Halacaridae). Tierwelt Deutschlands, T. 31—32, G. Fischer Verlag, Jena.
- V i e t s K. 1956. Die Milben des Süßwassers und des Meeres, T. 2—3, G. Fischer Verlag, Jena.

**ПИТАНИЕ CHAETOGASTER DIAPHANUS GRUIT.¹
(NAIDIDAE, OLIGOSHAETA) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

Хищные беспозвоночные и в первую очередь их массовые виды образуют, как показал Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1963), мощное дополнительное звено в круговороте веществ между рыбами и мирными беспозвоночными. Знание трофических связей беспозвоночных позволяет оценить возможность продуцирования ими органического вещества, используемого на высших звеньях круговорота молодью и взрослыми рыбами. Рядом работ (Мордухай-Болтовская, 1958; Монаков, 1958; Луферов, 1958) уже было показано, что многие хищные клadoцеры, копеподы и тендилиды способны значительно выедать популяции бактерио- и детритоидных беспозвоночных. Поэтому нами было рассмотрено питание еще одного хищника — *Chaetogaster diaphanus* Gruit. из сем. Naididae, обитающего в прибрежной зоне волжских водохранилищ. Для вскрытия трофических связей между хищной наидидой и зоопланктоном очень важно знать качественные и количественные характеристики питания червей-хищников. Нами рассматриваются состав пищи, способ питания и дается количественная оценка потребления пищи. Эти данные позволяют оценить степень воздействия на ряд ракообразных, обитающих в зарослях прибрежной водной растительности.

Наидиды по численности и биомассе составляют до 40% от фауны зарослей (исключая моллюсков) и уступают по массовости только дафнидам и хидоридам. *Ch. diaphanus* занимает ведущее место среди наидид как по встречаемости, так и по численности и биомассе. От других наидид он отличается сравнительно крупными размерами (длина цепочки особей 2.5—25 мм, вес до 3.5 мг), мощной, хорошо развитой глоткой и питанием животной пищей. Как и некоторые другие наидиды, *Ch. diaphanus* способен размножаться бесполом и половым путем. Бесполое размножение (паротомия) наблюдается в летние месяцы, образующиеся цепочки могут иметь до 10 зоондов. Половозрелые особи начинают встречаться в водоеме в первой половине сентября. Живет *Ch. diaphanus* преимущественно среди зарослей водяной гречишки, осоки, тростника, рдестов. Довольно часто он встречается также среди фауны затопленных деревьев, кустарников. Самым излюбленным субстратом для хетогастера являются личинки

¹ Рассматриваемая форма отличается от типичного *Ch. diaphanus* Gruit. щелевидной вырезкой на головной лопасти по средней линии и наличием хорошо различимого, по ее длинному пищеводу. Эти признаки характерны для другого вида из рода *Chaetogaster* — *Ch. crystallinus* Veid. Однако анализ других морфологических признаков нашей формы — щетинкового аппарата, строения половой системы и других органов, имеющих систематическое значение, дает все основания отнести ее к *Ch. diaphanus*. Вероятно, это географическая вариация. В настоящее время систематическое положение нашей формы еще не вполне выяснено.

и протококковые водоросли — водяная сеточка (*Hydrodictyon reticulatum*). Основная масса *Ch. diaphanus* обитает в толще воды, т. е. там, где сосредоточены водоросли, но встречается и у дна до глубины 3 м.

Способ и механизм питания. Наши наблюдения за поведением и способом питания *Ch. diaphanus* показали, что в поисках добычи он производит своеобразные «поисковые» движения передней частью тела, которую периодически поднимает над субстратом и, двигая ею в разных направлениях, «исследует» доступное ему пространство. Приближение добычи улавливается по токам воды, исходящим от проплывающих мимо орга-

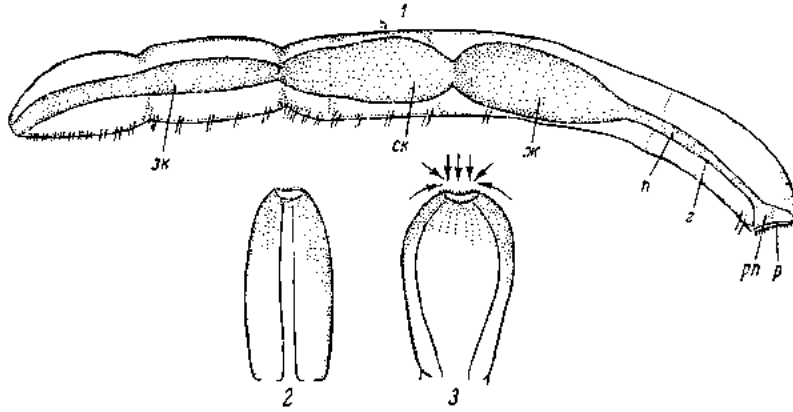


Схема строения пищеварительной системы *Ch. diaphanus* (1); глотка в спокойном состоянии (2) и глотка в момент всасывания добычи (3).
 р — рот; рп — ротовая полость; з — глотка; п — пищевод; ж — желудок; ск — средняя кишка; зк — задняя кишка.

низмов, с помощью осязательных волосков, густо покрывающих кожный эпителий головной лопасти червя. Органом захвата добычи служит хорошо развитая мускулистая глотка, которая представляет собой мощный всасывающий аппарат. Всасывание происходит за счет очень сильных движений мышц глотки. Мышцы переднего отдела тела (в районе глотки) у *Ch. diaphanus*, как установила Н. Л. Сокольская (1951), очень сильно развиты. Они состоят из очень толстого слоя (33% толщиной всей мускулатуры) кольцевых мышц, следующего за ним слоя диагональных мышц и слоя продольных мышц. Сжатие кольцевой мускулатуры и одновременное расслабление продольной мускулатуры не только обеспечивает вытягивание переднего конца тела, но и одновременно дает возможность глотке сильно расширяться. В это время объем полости глотки увеличивается, и за счет уменьшения давления в ней по сравнению с давлением в окружающей среде добыча вместе со струей воды попадает в глотку (см. рисунок). Проведенные нами элементарные гидродинамические расчеты показали, что объем полости глотки в момент всасывания жертвы увеличивается в 5 раз и составляет для червя размером 10 мм 0.502 мм^3 . Скорость потока воды, создающаяся около ротового отверстия, равняется 1.45 мм/сек. Она достаточна, чтобы всосать жертву размером 7 мм и весом 0.9 мг с расстояния 8 мм. Движения передней части тела червя при этом очень быстры и активны.

Всасывает *Ch. diaphanus* только движущихся беспозвоночных и никогда не преследует добычи, если ему не удастся захватить ее сразу. Чаще захватываются планктонные рачки, передвигающиеся сравнительно равномерно, без скачков, — это босмины, цернодафнии и хидориды.

Т а б л и ц а 1

Соотношение отдельных видов животных в кишечниках *Chaetogaster diaphanus* (экз.) и в пробах зарослечерпателя (экз./м³)

Пищевые организмы	Июль		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	в кишечниках	в пробах	в кишечниках	в пробах	в кишечниках	в пробах	в кишечниках	в пробах	в кишечниках	в пробах
<i>Brachionus</i> sp. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Euchlanis</i> sp. . .	800	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Keratella cochlearis</i> (Ehrb) . .	560	—	160	—	80	—	—	—	—	—
<i>Asplanchna</i> sp. . .	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего Rotatoria . .	1400	—	160	—	80	—	—	—	—	—
<i>Stylaria lacustris</i> Linn. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nais barbata</i> Müll. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>N. variabilis</i> Fig. . .	—	—	80	—	—	—	—	—	—	—
<i>Haemonais waldvogeli</i> Bret. . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chaetogaster</i> sp. . .	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего Naididae . .	40	10640	80	3460	—	1718	—	4720	—	—
<i>Sida crystallina</i> Müll.	—	80	40	400	—	14000	—	—	—	—
<i>Daphnia magna</i> Straus.	—	—	40	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars. . . .	1760	9600	80	2000	—	1560	—	8640	—	800
<i>Scapholeberis kingi</i> Sars.	—	800	—	—	—	500	—	—	—	—
<i>Simocephalus</i> sp.	40	3200	—	2680	—	10600	—	20000	—	3200
<i>Bosmina longirostris</i> Müll. . . .	—	—	160	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eurycerus lamellatus</i> Müll. . . .	—	3200	160	1600	400	10000	—	12000	—	2600
<i>Acroperus harpae</i> Baird.	—	1600	480	600	1520	720	600	5500	—	700
<i>Graptoleberis testudinaria</i> Tisch. . . .	720	360	360	400	240	400	800	—	—	—
<i>Peracanta truncata</i> Müll.	200	1200	400	700	720	310	880	1600	—	400
<i>Pleuroxus trigonellus</i> Müll.	—	—	80	900	400	400	1080	2100	—	—
<i>Alona affinis</i> Leydig.	440	2200	80	400	40	800	640	10000	720	8000
<i>Allonella nana</i> Baird.	560	1600	240	4000	480	800	600	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i> Müll.	600	5200	440	5000	4960	18000	1920	8000	480	2000
<i>Ch. globosus</i> Baird.	40	80	400	800	1160	400	40	—	—	—
<i>Leptodora kindtii</i> Focke.	80	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего Cladocera . .	4440	29120	2960	19480	9920	55490	6560	67840	1200	17700

Таблица 1 (продолжение)

Пищевые организмы	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	в кишеч- никах	в пробах	в кишеч- никах	в пробах	в кишеч- никах	в пробах	в кишеч- никах	в пробах	в кишеч- никах	в пробах
<i>Eucyclops</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cyclops</i> sp.	40	—	120	—	—	—	—	—	80	—
Науплиусы	120	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Колеподиты цик- лопов	160	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего Copepoda	320	3200	120	3000	—	4000	—	15000	80	12000
Ostracoda	40	8000	1000	3000	320	18000	120	12000	—	1500
Tendipedidae	40	1600	—	900	—	400	40	2500	—	400
Hydracarina	40	400	40	400	—	—	—	—	—	—

Рачки,двигающиеся скачкообразно, с помощью ударов плавательных ног (Copepoda) или антенн (Cladocera), улавливаются реже. Так, дафнии (*Daphnia longispina*) захватываются в момент парения, которое наступает у рачков после стремительного скачка. Диатомусы (*Diaptomus gracilis*) захватываются во время плавного движения вперед. Труднее всего улавливаются циклопы, так как они передвигаются быстрыми скачками, следующими один за другим, которые сменяются состоянием покоя. Циклопы захватываются в момент быстрых скачков.

Пределы колебаний диаметра (толщина тела) жертвы, которую может захватить червь, — 0.1—2.5 мм, т. е. в 10 раз больше диаметра нерасширенной глотки (0.25 мм).

Состав пищи и избирательность. Сбор материала для анализа содержимого кишечника *Ch. diaphanus* производился нами в летние месяцы 1962—1963 гг. в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Черви собирались скребком и сачком (газ № 32), фиксировались 4%-м раствором формалина и вскрывались под бинокляром МБС-1. Пищевые объекты, находящиеся в кишечнике, подсчитывались и измерялись, а под микроскопом устанавливалась их видовая принадлежность. Всего было проанализировано 152 кишечника, из которых 100 из сборов 1962 г. и 52 из сборов 1963 г. Одновременно в местах сбора червей зарослечерпачелем Бута брались пробы зоопланктона для сравнения состава и количества фауны в окружающей среде и в кишечниках. Определения этой фауны (кроме наидид) были выполнены Н. Н. Смирновым. Можно видеть (табл. 1), что фауна зарослей представлена в основном кладоцерами. Из них массовыми являются дафнии и хидориды. В кишечниках *Ch. diaphanus* были встречены 4 вида коловраток, 5 видов наидид, 16 видов кладоцер, в том числе 10 видов хидорид. Единично встречались также циклопы, ракушковые рачки, крикотопусы и водяные клещи. Основной пищей червям на протяжении почти всего периода активного питания служат хидориды. Только в июне, когда они еще не достигли высокой численности, в кишечниках преобладают цериодафнии. Позднее хидориды предпочитают всем другим массовым формам беспозвоночных. Резкое преобладание хидорид над другими видами пищи установил также и Грий (Green, 1954) для *Chaetogaster diaphanus* Gruit.

Причиной активного потребления хидорид, несмотря на их прочный панцирь и в целом меньшую пищевую ценность, является их большая доступность хищникам: и у хидорид излюбленным местом обитания являются нитчатые и протоккокковые водоросли. Это подтверждается и экспериментальными данными. В сосуды с профильтрованной водой емкостью 100—200 мл вносили корм с таким расчетом, чтобы его плотность была по возможности близка к плотности этих же организмов в естественных условиях. Затем в каждый сосуд помещали по 5 червей одного размера. В качестве корма были предложены *Scapholeberis kingi*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Ch. globosus*, *Acroperus harpae*, *Peracanta truncata*, *Ostracoda*, *Nais barbata*. Через сутки производился подсчет оставшихся в живых организмов. Оказалось, что черви питались (табл. 2)

Таблица 2

Состав пищи *Chaetogaster diaphanus* в сосудах без водорослей

Пищевые организмы	Число особей в каждом опыте	Из них съедено				
		1-й опыт	2-й опыт	3-й опыт	4-й опыт	5-й опыт
<i>Scapholeberis</i> sp.	20	—	1	—	2	—
<i>Bosmina longirostris</i>	20	15	20	18	10	12
<i>Chydorus sphaericus</i>	20	5	6	8	3	2
<i>Ch. globosus</i>	20	10	7	5	4	3
<i>Acroperus harpae</i>	20	4	5	9	2	5
<i>Peracanta truncata</i>	20	15	12	10	9	11
<i>Ostracoda</i>	20	1	5	8	12	13
<i>Nais barbata</i>	10	1	—	—	1	—

босминами, которые образовывали стайки в наиболее освещенной части сосуда и становились легкой добычей. Хидориды же (*Chydorus sphaericus*, *Ch. globosus*, *Acroperus harpae*, *Peracanta truncata*) из-за отсутствия естественного субстрата собирались на стенках сосуда или в поверхностной пленке воды (*Scapholeberis kingi*). В сосудах с растительностью и плесенью черви концентрировались на поверхности растений, где были

Таблица 3

Состав пищи *Chaetogaster diaphanus* в сосудах с водорослями

Пищевые организмы	Число особей в каждом опыте	Из них съедено				
		1-й опыт	2-й опыт	3-й опыт	4-й опыт	5-й опыт
<i>Scapholeberis</i> sp.	20	—	—	—	—	—
<i>Bosmina longirostris</i>	20	2	3	1	5	—
<i>Chydorus sphaericus</i>	20	10	8	11	7	6
<i>Ch. globosus</i>	20	20	18	15	14	19
<i>Acroperus harpae</i>	20	15	20	18	14	15
<i>Peracanta truncata</i>	20	16	18	17	13	12
<i>Ostracoda</i>	20	10	8	12	10	11
<i>Nais barbata</i>	10	—	—	1	—	—

сосредоточены все хидориды. Состав пищи *Ch. diaphanus* не отличался от наблюдаемого в естественных условиях.

Для того чтобы оценить ущерб, наносимый червями популяциям «мирных» беспозвоночных, необходимо иметь, кроме величин разового потребления, еще и данные о суточных и сезонных рационах хищников, т. е. более детально исследовать процесс их питания.

Прохождение пищи по кишечнику, скорость и степень переваривания. Пищеварительный тракт *Ch. diaphanus* начинается ротовым отверстием, находящимся на брюшной стороне первого сегмента. Оно имеет форму полусферической впадины. Губы образованы плотным эпидермисом благодаря присутствию кольцевой мускулатуры. Ротовое отверстие ведет в ротовую полость незначительных размеров. Далее идет мощная мускулистая глотка (длина 2 мм при длине червя 20 мм), занимающая 2—3-й сегменты. Стенки глотки очень сильно утолщены. Глотка впадает в узкий, резко ограниченный пищевод (4-й сегмент), составляющий $\frac{1}{3}$ часть длины глотки (длина 0.25 мм). За пищеводом начинается пищеварительный отдел кишечного тракта — желудок, самая широкая часть в пищеварительном тракте. Желудок находится в 5—6-м сегментах, его стенка тонкая, без мышечных утолщений. За желудком следует кишечник. Передний отдел кишечника заметно расширен. Это расширение занимает три сегмента (7—9-й). У одиночных особей далее следует узкая кишка. В цепочках, т. е. у особей, размножающихся бесполом путем, вслед за расширением переднего отдела кишечника материнской особи (1-го зооида) (9-й сегмент) следует зона почкования, или зона регенерации, но кишечник далее на всем своем протяжении представляет собой цилиндрическую трубку, которая слегка расширена в месте начала нового зооида. Цепочка зоондов представляет собой одно целое: волны сокращений мускулатуры стенки тела пробегают через границы между особями так, как если бы их не было; ротовое отверстие и желудок переднего зооида обеспечивают всю цепочку питанием, нервная система цепочки реагирует как единое целое.

Процесс питания наблюдался в эксперименте на одиночных особях и цепочках, состоящих из нескольких зоондов. Для определения скорости переваривания пищи пойманные в природе черви в течение двух суток выдерживались без пищи в профильтрованной воде. Перед началом опыта они отсаживались в отдельные сосуды емкостью 10 см³ каждый, куда раскладывались кусочки нитчатки и давалась пища — различные кладочеры (по 50 экз. на сосуд из расчета их естественной концентрации в зарослях).

Черви питались в течение часа, а затем отсаживались в сосуд с профильтрованной водой без корма. Прохождение пищи по кишечнику червя наблюдалось под бинокляром МБС-1 и микроскопом МБИ с момента начала питания до окончания всего цикла пищеварения. Голодные хищники сразу начинают захватывать проплывающих мимо рачков. Захваченный рачок благодаря сокращению мышц глотки проталкивается в желудок. Первые 10—15 сек. рачки, попавшие в желудок, еще живы и двигаются. В течение часа червь всасывает от 10 до 30 рачков (в среднем 14). Пища в желудке не подвергается видимым изменениям, не задерживается там дольше 20 мин. и поступает в передний отдел кишечника порциями по 2—3 рачка. Наблюдения показывают, что пища в желудке не переваривается, а только убивается. Относительно переваривания пищи в желудке существует два мнения. Симм (Simm, 1913) и Шарский (Szarski, 1936), использовавшие в качестве пищи искусственно приготовленные белки, углеводы (в виде куриного желтка, зерен крахмала) и различные эмульсии с капельками жира, отмечали кислую реакцию в желудке и переваривание белков. Однако, по данным Ниренштейна (Nirenstein, 1922), кислый желу-

Таблица 4

Время прохождения пищи по пищеварительному тракту Chaetogaster diaphanus при температуре 18—20°

Пищевые организмы	Число особей	Время нахождения пищи в желудке, мин.	Время нахождения пищи в переднем отделе кишечника, час.	Время от заглывания пищи до выделения каловых масс, час.	Время от заглывания пищи до появления каловых масс, час.	Степень перевариваемости пищи
<i>Sida crystallina</i>	5	2—5	1.5	5.5	11	Остается светлый хитиновый покров, сплошная коричневая масса.
<i>Daphnia magna</i>	6	3—10	1.45—2	6—7	13	Светлый хитиновый покров.
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	3	2—5	2	6	12.5	То же.
<i>Bosmina longirostris</i>	10	2—30	1—1.5	0.5	14	Светлый хитиновый покров, сохраняются контуры кишки.
<i>Eurycerus lamellatus</i>	10	5—7	1—1.5	6	16	Светлый хитиновый покров, сохраняются контуры кишки и лимфатическое пятно.
<i>Pleuroxus trigonellus</i>	10	10—15	1.5—2	7	17	То же.
<i>Chydorus sphaericus</i>	10	5—10	1.5—2	7	17	Желтый гомогенизи масса.
<i>Polyphemus pediculus</i>	5	5—10	0.50—1	4.5	14	Хитиновый покров светлый, сохраняются контуры кишки.
<i>Cyclops</i> sp.	5	0—3	0.40—1	5	14	Хитиновый покров оранжевого цвета, глазное пятно красного цвета.
<i>Diaptomus</i> sp.	5	0—5	0.30—1.5	5—6	13	

дочный сок только убивает проглоченную пищу, а переваривания здесь не происходит. Это подтверждается и нашими наблюдениями.

В переднем отделе кишечника пища под воздействием секрета, который имеет щелочную реакцию (Simm, 1913; Nirenstein, 1922; Szarski, 1936), начинает изменять свою окраску и деформироваться. У одиночных особей пища в переднем отделе кишечника находится 1—2 часа. У червей, образовавших цепочку, пища в кишечном расширении отдельных зоондов также находится от 1 до 2 час. Пища из переднего отдела кишечника 1-го зоонда поступает в кишечное расширение 2-го зоонда, спустя 1—2 часа в кишечное расширение 3-го зоонда и т. д. Если в желудке и кишечном расширении 1-го зоонда скапливается очень много рачков (30—50), то часть пищи сразу, не задерживаясь, следует в кишечное расширение 2-го зоонда, 3-го и т. д. и там переваривается и усваивается 1—2 часа. По данным Симма (Simm, 1913), в кишечнике у почкующихся особей секрет имеет щелочную реакцию. Химическое превращение щелочного секрета в кислый в желудочном отделе дочерней особи происходит только перед самым отделением от материнского организма. Что касается гистологии пищеварительного отдела кишечника тракта, то эпителиальные клетки желудка отличаются от таковых переднего отдела кишечника. Ниренштейн (Nirenstein, 1922) и Спербер (Sperber, 1948) указывали на наличие двух типов клеток в переднем отделе кишечника: резорбирующих клеток с ре-

спичками, содержащих гранулы, наполненные вакуолями и жировыми каплями, и железистых клеток с ацидофильными гранулами и базофильной плазмой.

Таким образом, основное переваривание и усвоение пищи происходит в переднем отделе кишечника.

В заднем отделе кишечника пища находится также от 1 до 2 час. Вероятно, здесь еще происходит всасывание. Фекального комка не образуется. Рачки, переваренные в разной степени, выбрасываются слегка склеенными по 2—3 экз.

Таким образом, промежуток времени от заглатывания пищи до начала выбрасывания пищевого остатка при температуре 18—20° колеблется от 4.5 до 7 час. (табл. 4). Максимальная продолжительность нахождения пищи в пищеварительном тракте — 11—16 час.

Продвижение пищи в пищеварительном тракте, переваривание ее у одиночных особей и у особей, состоящих из нескольких зоондов, при указанной плотности пищи в сосуде происходит сходным образом.

При повышении температуры до 28—30° скорость прохождения пищи увеличивается, процесс переваривания сокращается до 2.5 часа, а время максимального пребывания пищи в кишечнике — до 6—7 час. (табл. 5). При низкой температуре (10°) скорость переваривания замедляется и пища задерживается в пищеварительном тракте в течение 30—34 час.

Степень переваривания определялась визуально по состоянию пищевых остатков. Если пищевые остатки совершенно прозрачны и состоят из одних скелетных образований, то переваривание можно считать полным. Если пищевые остатки окрашены, то переваривание частичное. В этом случае в панцирях рачков могут сохраниться контуры кишки, иногда с внутренним содержимым, и глазной пигмент. В среднем эти включения могут составлять 1/2, чаще 1/4 всего содержимого панциря.

Таблица 5

Время прохождения пищи по пищеварительному тракту Chaetogaster diaphanus при температуре 28—30° и 10°

Пищевые организмы	Число особей	Время нахождения пищи в желудке, мин.	Время нахождения пищи в переднем отделе кишечника *	Время от заглатывания пищи до выбрасывания пищевого остатка, час.	Время от заглатывания пищи до полного освобождения кишечника, час.	Степень перевариваемости пищи
<i>Pleuroxus trigonellus</i>	7	0—5	30—50	2.5	6	Сохраняется хитиновый покров желтого цвета, контуры кишечника, контуры глазного пигмента.
	8	2—3	40—60	2.5	7	
	7	0—5	30—40	2.5	6	
<i>Pleuroxus trigonellus</i>	8	50—60	2—3	48	33	Сохраняется хитиновый покров желтого цвета, контуры кишки, глазное пятно.
	7	30—60	2—3	46	30	
	8	40—60	2—3	48	34	

* Дано в минутах для опыта при 28—30° и в часах для опыта при 10°.

Наблюдения за степенью переваривания различных ракообразных показали, что сиды, босмины, цериодафнии перевариваются *Ch. diaphanus* полностью. После них остаются одни скелетные образования. Довольно полно перевариваются дафнии и полифемусы. От них остается лишь светлая, слегка окрашенная гомогенная масса. Циклопы и диаптомусы перевариваются примерно на $\frac{2}{3}$. Пищевые остатки имеют слегка окрашенный хитиновый покров, сохраняются контуры кишки, очень редко с внутренним содержанием. Хуже всего перевариваются хидориды, хитиновый покров их остается окрашенным (только несколько светлее основного прижизненного тона), сохраняются контуры кишки с внутренним содержанием и глазной пигмент. Можно считать, что усваиваются хидориды примерно на $\frac{1}{2}$. Как повышение, так и понижение температуры не оказывает влияния на степень перевариваемости.

Интенсивность питания. Для того чтобы от показателей количества животных, заглоченных за 1 час, и скорости переваривания пищи перейти к величинам потребления ее за сутки, мы воспользовались формулой Байкова (Baikov, 1935), обычно применяемой для расчета суточных рационов рыб: $D = A \frac{24}{n}$, где D — суточное потребление пищи; A — напол-

нение кишечника в естественных условиях; n — скорость переваривания (число часов). Наполнение кишечника бралось нами в двух вариантах — для естественных условий, по данным вскрытия живых особей из водоема, и для подопытных червей, находившихся в условиях, близких к естественным, но накормленных после голодания. Среднее число организмов (хидорид), встречаемых в кишечниках *Ch. diaphanus* из водоема в июньских пробах в пересчете на одного червя размером 7 мм и весом 1.5 мг, равняется 4. Скорость переваривания *Ch. diaphanus* пищи при температуре воды в это время 18—20° составляет 16 час. В этом случае суточный рацион червя $D = 4 \frac{24}{16} = 6$ экз. Среднее число животных, съеденных одним

червем того же размера и веса за 1 час в эксперименте, — 14 экз., скорость переваривания прежняя — 16 час.; для второго варианта суточный рацион $D = 14 \frac{24}{16} = 21$ экз. С помощью аналогично вычисленных рационов

можно установить количество съеденных разноразмерными червями рачков в разные сезоны года. Однако прежде чем проводить эти расчеты, необходимо убедиться в достоверности самих рационов, вычисленных указанным способом по разовому содержанию кишечника. Контролем может служить подсчет фактического потребления пищи в течение суток. Для этой цели использовались те же сосуды с субстратом и кормом, что и в первом опыте. Хидориды *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus trigonellus*, *Acroporus harpae*, а также другие беспозвоночные — *Bosmina longirostris*, *Diaptomus* sp., *Stylaria lacustris* и *Nais barbata* — давались по счету в количестве, соответствующем естественным концентрациям этих видов в водоеме. По истечении суток подсчитывался остаток корма, определялось число съеденных особей каждого вида и по таблицам стандартных весов (Мордухай-Болтовской, 1954) восстанавливался их вес. Вес наидид определялся взвешиванием на торсионных весах после подсушивания их на фильтровальной бумаге до исчезновения влажных пятен. Фактические суточные пищевые рационы червей на разных стадиях развития при питании хидоридами представлены на табл. 6. Из этой таблицы видно, что у молодых особей, которые только что отрываются от материнского организма, суточное потребление пищи невелико, в среднем оно составляет 0.055 мг, или 9.4% от веса тела. Это объясняется тем, что черви не сразу

Таблица 6

Суточный рацион *Chaetogaster diaphanus*
при температуре 20°
[пища — хидориды: 0.2—0.4 мм для молодых (0.005 мг) и
0.3—0.7 мм для цепочек (0.02 мг)]

Длина червей, мм	Вес, мг	Суточный рацион		
		инд.	мг	% к весу тела (от- носительный су- точный рацион)
Одиночные особи				
3.5	0.40	9	0.045	11.2
3.5	0.45	11	0.055	12.2
3.5	0.50	8	0.040	8.0
4	0.58	12	0.060	10.3
4	0.62	9	0.045	7.2
4.5	0.65	8	0.040	6.0
5	0.60	10	0.050	7.3
5	0.68	14	0.070	11.6
5	0.67	14	0.070	10.4
5.5	0.70	15	0.075	10.7
Среднее	0.58	11	0.055	9.4
Цепочки				
7 (3 зооида).	1.5	25	0.50	30.3
7.5 (5 зооидов)	1.7	28	0.56	30.2
8 (4 зооида).	1.9	20	0.40	20.1
8.5 (5 зооидов)	1.75	23	0.46	26.2
8.5 (6 зооидов)	1.95	21	0.42	21.5
9 (5 зооидов)	2.0	26	0.52	26.0
9.5 (6 зооидов)	2.2	35	0.70	31.8
9.5 (6 зооидов)	2.4	28	0.56	23.3
10 (6 зооидов).	2.6	32	0.64	26.6
Среднее	1.99	27.8	0.536	26.7
Цепочки				
14 (6 зооидов).	2.9	38	0.75	26
14 (5 зооидов).	3.0	32	0.64	21
15 (6 зооидов).	2.8	35	0.70	25
15 (5 зооидов).	2.9	35	0.70	24
16 (8 зооидов).	3.0	28	0.56	18
16 (8 зооидов).	3.1	30	0.60	19
16 (8 зооидов).	3.2	27	0.54	17
17 (7 зооидов).	3.0	27	0.54	18
18 (10 зооидов)	3.3	24	0.48	14
18 (9 зооидов).	3.3	20	0.58	17
Среднее	3.05	30.5	0.61	19.9

начинают активно хищничать и им не всегда удается быстро захватывать рачков. С увеличением размера и веса червей в период их интенсивного роста количество потребляемой за сутки пищи увеличивается. Так, для цепочек, состоящих из 5—6 зооидов, количество съеденной за сутки пищи составляет 26.7% от их веса. Но чем крупнее и взрослее организм (цепочки, состоящие из 8—10 зооидов), тем относительно меньше (19.9%) требуется ему пищи (в процентах от собственного веса). Иначе говоря,

суточное потребление пищи, отнесенное к весу червя, падает с возрастом этого веса. Молодые одиночные особи съедают за сутки 8—15 экз. рачков. Потребление пищи цепочками резко возрастает. Червь, имеющий 3 зооида, длину 7 мм и вес 1.5 мг, съедает уже в 2—3 раза больше рачков, чем одиночная особь. Максимальное потребление наблюдается у цепочек длиной 10—15 мм и весом 2.6—3 мг. У более крупных цепочек с числом зооидов от 7 до 10 оно оказывается несколько ниже.

Таблица 7

Суточный рацион *Chaetogaster diaphanus* при кормлении различными видами пищи (длина червей 10—15 мм, вес 2.2—2.6 мг)

Пищевые организмы	Количество зооидов	Суточный рацион		
		экз.	мг	% к весу тела (относительный суточный рацион)
Босмины	10	103	0.704	27.8
Диантомусы	5	6	0.660	23.5
Наидиды	5	4	0.600	25.0

Максимальное потребление наблюдается у цепочек длиной 10—15 мм и весом 2.6—3 мг. У более крупных цепочек с числом зооидов от 7 до 10 оно оказывается несколько ниже.

Если сопоставить суточные рационы, вычисленные по содержанию кишечника червей из водоема и подопытных с фактическим рационом, то можно видеть, что показатели у одноразмерных особей из водоема значительно ниже. Это кажущееся противоречие сравнительно

легко объяснимо. Дело в том, что при фиксации цепочки разрываются на отдельные зооиды. А если посмотреть, какая часть суточного рациона цепочки приходится на один составляющей ее зооид, то окажется, что эта величина равна 6 экз.

Примерно такие же относительные суточные рационы (23.5—27.8%) были получены нами при кормлении червей другими видами животных (табл. 7).

Довольно большое влияние на интенсивность питания оказывает температура (табл. 8).

Как видно из табл. 8, с повышением температуры интенсивность питания увеличивается, но максимальный рацион наблюдается при температуре 20°. Дальнейшее повышение температуры снижает интенсивность питания.

Аналогичное явление наблюдалось и в опытах Э. Д. Мордухай-Болтовской (1958), В. П. Луферова (1958) и А. В. Монакова (1958).

Основная масса *Ch. diaphanus* в период интенсивного питания и максимального развития в водоеме представлена делящимися особями длиной 7—10 мм, поэтому можно считать суточное потребление ими 21—25 экз. хидорид величиной допустимой. Зная численность хищника и жертвы в водоеме, можно с известной степенью приближения оценить фактический ущерб, ежедневно наносимый кладоцерам хищными червями. Так, в июне *Ch. diaphanus*, имеющие среднюю численность 3853 экз./м³, способны уничтожить за сутки 88000 хидорид, т. е. 1926 мг на 1 м³. Численность хидорид в тех же пробах в это время 94 100 экз./м³. Таким образом, воздействие *Ch. diaphanus* на рачков этого семейства очень велико. Во второй половине лета (август) и осенью численность хищников снижается, суточные пищевые рационы их уменьшаются, и,

Таблица 8

Суточный рацион *Chaetogaster diaphanus* при разной температуре (пища — хидориды)

Температура, °С	Число экзemplаров	Вес, мг
10—12	9	0.180
18—20	27	0.540
28—29	22	0.440

естественно, снижается ущерб, наносимый ими хидоридам. Вполне возможно, что уменьшение влияния хищников в августе—сентябре способствует вспышке численности этих рачков.

ВЫВОДЫ

Ch. diaphanus по способу питания можно отнести к активным хватателям. Они захватывают только движущихся беспозвоночных и никогда не преследуют добычи.

Органом захвата добычи служит хорошо развитая мускулистая глотка, которая действует по принципу насоса, быстро расширяясь и засасывая воду вместе с жертвой.

В естественных условиях пищей *Ch. diaphanus* являются многие виды коловраток, кладоцер, копепод, наидид и тендипедид. Основными объектами питания являются хидориды.

Избирательность, которую проявляет *Ch. diaphanus* к различным видам корма, определяется доступностью добычи, размерами ее тела и подвижностью.

Пределы колебаний диаметра (толщина тела) жертвы, которую может захватить червь, — 0.1—2.5 мм, т. е. в 10 раз больше диаметра его нерасширенной глотки (0.25 мм).

Скорость прохождения пищи по пищеварительному тракту у всех возрастных групп почти одинакова. Весь процесс пищеварения (нахождения пищи в пищеварительном тракте) при температуре воды 20° длится в среднем 14 час.

Суточные пищевые рационы у различных возрастных групп червей колеблются в пределах от 9.4 до 26.7% от веса тела. С возрастом организма количество съеденной за сутки пищи в процентах от веса тела червя падает.

Воздействие, оказываемое хищными червями *Ch. diaphanus* на популяцию «мирных» беспозвоночных, очень велико в июне и июле (1 экз. съедает около 2 мг в сутки), поедаются в основном мелкие особи. В августе—сентябре численность *Ch. diaphanus* падает и воздействие их снижается.

ЛИТЕРАТУРА

- Н у ф е р о в В. П. 1958. О пищевых связях хищных тендипедид в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- М о н а к о в А. В. 1958. Основные черты биологии циклопов *Acanthocyclops virdis* и *Mesocyclops leuckarti*. Автореф. дисс., Зоол. инст. АН СССР, Л.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1958. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes* Рыбинского водохранилища. ДАН СССР, т. 122, № 4.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. пробл. и темат. совещ. ЗНИ, вып. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1963. Основные трофические связи в Волжских водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- С в е т л о в П. С. 1924. Наблюдения над *Oligochaeta* Пермской губернии. II. К фауне и экологии сем. *Aeolosomatidae* и *Naididae*. Изв. Биол. н.-п. инст. при Пермск. гос. унив., т. III, вып. 5.
- С о к о л ь с к а я Н. Л. 1951. Двигательный аппарат олигохет. Зоол. журн., т. XXX, вып. 6.
- В а й к о в А. D. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. Trans. Amer. Fish. Soc., v. LXV.
- D e h o r n e A. 1916. Observations sur *Chaetogaster diaphanus* Gruit. a maturité sexuelle. C. r. Soc. biol. Paris, 88.
- G r e e n G. 1954. A note on the food of *Chaetogaster diaphanus* Gruit. Ann. a. Mag. Nat. History, № 83.

- Nirenstein E. 1922. Über das Vorkommen freier Säure im Verdauungstrakt von Oligochaeten. Arch. Physiol., Bd. 196.
- Sim m K. 1913. Verdauungsvorgänge bei reifen und knospenden Würmern aus der Gattung Chaetogaster. Bull. int. Acad. Cracovie. (B) S.
- Sperber Ch. 1948. A Taxonomical Study of the Naididae. Zool. Bidrag fran Uppsala, Bd. 28.
- Szarski H. 1936. Contribution to the physiology of Oligochaeta belonging to the genus Chaetogaster. Bull. Acad. Polon. Sci. et Lettr. Ser. B, № 4—10.

ПИТАНИЕ И РОСТ ПРЕСНОВОДНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Брюхоногие моллюски (Gastropoda) являются одной из обычных групп донных животных, населяющих наши пресные водоемы в больших количествах. Однако биология этих животных изучена слабо. Между тем не вызывает сомнения необходимость изучения биологии брюхоногих моллюсков, которые играют большую роль в пищевых взаимосвязях и балансе органического вещества пресных водоемов. Изучение гастропод важно не только с теоретической, но и с практической точки зрения, поскольку ими питаются многие виды рыб. В настоящей работе изучение питания и роста брюхоногих моллюсков проводилось как полевым, так и экспериментальными методами. Параллельное применение этих двух методов позволяет наиболее правильно и полно осветить биологию животного.

Основные усилия были направлены на экспериментальное изучение питания моллюсков. Мы не стремились приближать условия опытов к природным, ибо придерживаемся мнения, что стандартных природных условий нет и результаты, полученные в одних природных условиях, не могут быть перенесены в другие. Обстановка в водоеме настолько сложна, что если бы и удалось ее воспроизвести в опыте, то мы полностью бы лишили себя возможности изучить влияние какого-либо фактора на биологию подопытного животного.

Исследовались следующие массовые виды пресноводных брюхоногих моллюсков: Prosobranchia — *Viviparus contectus*, *Bithynia tentaculata*, *Valvata piscinalis*, *V. pulchella*; Pulmonata — *Limnaea stagnalis*, *Radix ovata*, *R. auricularia*, *R. lagotis*, *Coretus corneus*, *Planorbis planorbis*, *P. contortus*, *Anisus vortex*, *Gytaulus albus*.

ПИТАНИЕ

Механизм питания

Брюхоногие моллюски добывают себе пищу с помощью радулы, строение которой подробно изучено почти у всех видов животных (Berry, 1943; Hubendick, 1946; Жадин, 1952). Кроме того, все легочные брюхоногие моллюски обладают челюстями, окаймляющими вход в ротовой мешок; эти челюсти состоят из хитинизированной кутикулы. Б. Хубендик полагает (Hubendick, 1957), что челюсти гастропод служат для дробления пищи. У переднежаберных пресноводных моллюсков челюсти редуцированы.

В данном разделе сообщается о строении ротового аппарата и механизме питания брюхоногих моллюсков. Исследовались представители различных семейств и подклассов: подкл. Prosobranchia сем. Viviparidae — *Viviparus contectus* и подкл. Pulmonata сем. Limnaeidae — *Limnaea stagnalis* и сем. Planorbidae — *Coretus corneus*.

Работа производилась на взрослых особях весом 3 г (сырой вес), который соответствует следующим размерам моллюсков: высота раковины прудовика 4 см, наибольший диаметр катушки 3 см и высота живородки 3,5 см.

Рассмотрим топографию ротовых частей брюхоногих моллюсков на примере прудовика *Limnaea stagnalis* (рис. 1). Вход в ротовой мешок

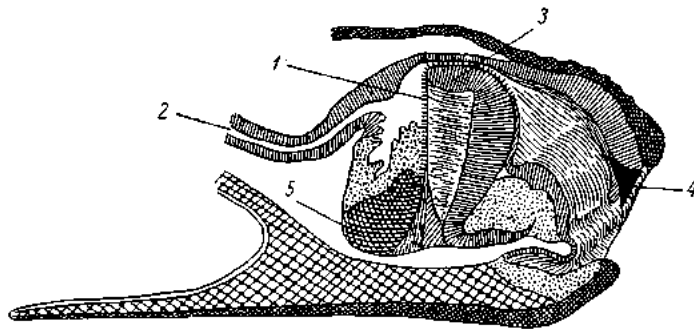


Рис. 1. Сагиттальный разрез через ротовой мешок *Limnaea stagnalis* L.

1 — радула; 2 — пищевод; 3 — радулярный хрящ; 4 — челюсть; 5 — радулярное влагалище.

окаймлен тремя челюстями — дорсальной и латеральными. Большую часть ротового мешка занимает массивный язык, или одонтофор, состоящий из желобообразного радулярного хряща, примыкающего к нему радулярного влагалища, мышц и радулы — пленки с многочисленными мелкими хитинизированными зубцами, покрывающей дистальную половину радулярного хряща (Carriker, 1946; Carriker a. Bilstad, 1946). Свертываясь в трубочку, радула входит в радулярное влагалище — место, где она образуется.¹

Непарная дорсальная челюсть прудовика сильно хитинизирована, апикально почти черная, режущий край круто изогнут, имеются латеральные выросты; у катушки она меньше и значительно мягче, светло-коричневая, без выростов, прямая. Парные латеральные челюсти прудовика — трапецевидные, хитинизированные по внешнему краю; у катушки они уже, значительно длиннее и представляют собой очень слабо хитинизированные кожные складки (рис. 2). У живородки челюстей нет.

Радулярные пленки и зубцы одноразмерных прудовика, катушки и живородки различаются по величине — наибольшие у прудовика и наименьшие у живородки. Кроме того, они сильно различаются морфологически.

Остановимся теперь на наблюдениях за механизмом питания моллюсков, которые мы проводили под микроскопом МБС-1 на животных, прикрепленных к чашке Петри клеем БФ-2 и ориентированных устьем вверх. Если поднести кусочек пищи к ротовому отверстию прудовика или ка-

¹ Подробное описание строения ротовых мешков прудовика и живородки дано в работах Б. Хубендика (Hubendick, 1957) и Ф. Стармюльнера (Starmühlner, 1952).

тушки, то челюсти их раздвигаются в стороны, рот широко открывается и высовывается дистальный конец языка, покрытый радулой. Подцепив зубцами радулы кусок пищи, моллюск втягивает его в рот и языком проталкивает в пищевод. Таким образом, в процессе поедания небольших пищевых объектов, не прикрепленных к субстрату, челюсти участия не принимают. Таков же механизм поедания мелких частиц пищи у живородки. Если же предложить моллюску целый лист, то он, подцепив радулой часть листа, с силой сжимает челюсти, окончательно отрывая часть от целого. Очевидно, что при потреблении перифитона и детрита челюсти играют второстепенную роль и главную — при поедании твердой пищи (высших водных растений). Нетрудно заметить, что прудовик имеет значительно большие возможности для поедания твердой пищи, нежели катушка, обладающая слабо хитинизированными тонкими челюстями, которые не в состоянии отрывать куски от целого и способствуют лишь подгребанию мягкой пищи в рот. Живородка, вообще не имеющая челюстей, совсем не способна потреблять твердую пищу.

Из сказанного видно, что ротовой аппарат прудовика приспособлен к поеданию как твердой, так и мягкой пищи, а ротовой аппарат катушки и живородки — только мягкой.

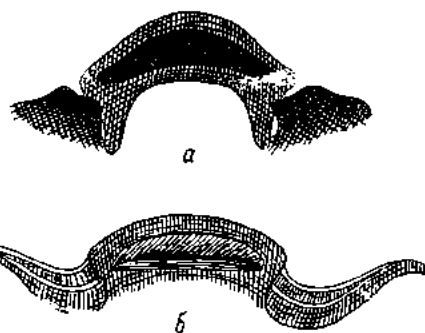


Рис. 2. Расправленные челюсти *Limnaea stagnalis* (а) и *Coretus cornuus* (б, вид с центральной стороны).

Таблица 1
Потребление моллюсками размельченных и целых листьев лягушатника (относительный среднесуточный рацион,¹ %)

№ опыта	Прудовик		Катушка	
	размельченный лист	целый лист	размельченный лист	целый лист
1	11.5	7.7	4.1	3.1
2	10.0	7.1	5.0	2.7
3	12.5	6.8	5.6	1.2
4	6.6	6.4	6.0	4.4
5	12.7	9.0	4.6	0.6
Среднее	10.6	7.4	5.1	2.4

У переднежаберных моллюсков, в том числе и у живородки, ротовой аппарат очень слаб — радулярная пленка тонкая, зубцы слабо хитинизированы, челюстей нет (Starmühlner, 1952). Поэтому вполне логично предположить, что эти животные, помимо обкабливания субстрата, питаются еще каким-то способом. И действительно, многие морские прозобранхи питаются фильтрационным способом (Orton, 1913; Ankel, 1938; Graham, 1938; Werner, 1951 и др.) или вырабатывают особые приспособления для

¹ Отношение суточного рациона животного к его весу.

хищничества, которые подробно описаны В. Фреттером и А. Грамом (Fretter a. Graham, 1962). Что касается пресноводных прозобранхий, то никто из их представителей не ведет хищного образа жизни. Использование в качестве пищи взвешенных в воде частиц описано у живородки *Viviparus viviparus* (Cook, 1949), битинии *Bithynia tentaculata* (Schäfer, 1952; Цихон-Луканина, 1961) и затворок *Valvata piscinalis* и *V. pulchella* (Цихон-Луканина, 1961).

Механизм питания брюхоногих моллюсков тесно связан с экологией и физиологией этих животных. Так, например, катушки преимущественно держатся у дна, где им легче добыть мягкую пищу — ил, отмершие растения, а прудовики — у поверхности. Ввиду того что катушки преимущественно держатся у дна, подниматься к поверхности для дыхания атмосферным воздухом им труднее, чем прудовикам. По нашим наблюдениям, в лабораторных условиях при 20° за 2 часа прудовики открывают свое легкое 10 раз и набирают воздух за это время в течение 250 сек., а катушки — всего 3 раза и набирают воздух 50 сек. Вероятно поэтому в крови у катушек содержится гемоглобин, связывающий кислород или помогающий лучше использовать легочный кислород (Jones, 1961), что позволяет катушкам реже подниматься к поверхности. Эти животные обладают, кроме того, ложной жаброй — выростом мантии, которая является третьим органом, участвующим в дыхании — помимо кожи и легкого. Так как прудовикам легче встретить пригодную для них пищу, то химические органы чувств развиты у них слабее, чем у катушек. Так, в лабораторных условиях при 20° в кристаллизаторе диаметром 30 см прудовик за 3 часа не смог найти пищу — мертвого моллюска, а катушка, помещенная в тот же кристаллизатор на том же расстоянии от пищи, что и прудовик, нашла ее в течение 10—30 мин. (в среднем из 20 опытов).

Резюмируя, отметим, что переднежаберные пресноводные брюхоногие моллюски обладают слабым скоблящим аппаратом, челюсти у них отсутствуют; они компенсируют слабость своего скоблящего ротового аппарата фильтрационным способом питания. Представители семейства Planorbidae легочных моллюсков также обладают слабой радулой, однако они имеют челюсти, которые при питании действуют, как лопата, загребая в больших количествах мягкую пищу в рот, и, вероятно, поэтому катушки поедают больше пищи по сравнению с жаберными моллюсками. И, наконец, виды семейства Lymnaeidae легочных гастропод обладают мощным ротовым аппаратом, позволяющим этим животным поедать как твердую, так и мягкую пищу; последнюю они поедают охотнее, чем первую.

Состав пищи

Рассмотрим литературные и наши данные по составу пищи брюхоногих моллюсков.

По мнению некоторых авторов, живородки *Viviparus conlectus* и *V. viviparus* питаются в основном животной пищей и поэтому, в частности, не вредят аквариумным растениям (Geyer, 1927; Rossmässler, цит. по: Frömming, 1940). Согласно другим авторам, живородки потребляют главным образом растительную пищу, как например водоросли и высшие водные растения, а также ил (Stahl, 1888; Floericke, 1920; Жадин, 1928, 1952; Alsterberg, 1930; Schermer, цит. по: Frömming, 1940, 1953). Е. Шермер отмечает, что живородки потребляют как живые, так и разложившиеся высшие водные растения, а Е. Шталь полностью отрицает возможность поедания живородками живых высших растений.

По-видимому, живородкам необходима для их нормальной жизнедеятельности как растительная, так и животная пища, как обстоятельно показал в своей работе Е. Фрёмминг (Frömming, 1940). В опытах этого автора живородки никогда не трогали живых животных, а живые высшие растения поедали редко. Они охотно пожирали разлагающиеся высшие растения, группы животных, водоросли и бактерий.

При вскрытии кишечника живородок (300 особей) нами было обнаружено, что они заполнены илом с одноклеточными водорослями, среди которых преобладали диатомовые. В кишечниках находились также ткани высших водных растений, которые поедаются живородками лишь в отмершем виде (Цихон-Лукашина, 1958). По нашим наблюдениям, живородки поедают животную пищу только в сильно разложившемся состоянии.

Большинство исследователей питания битиний — *Bitunia tentaculata* и *B. leachi* — считают, что их пища состоит из ила, детрита и растений. По мнению Г. Альстерберга (Alsterberg, 1930), битинии поедают в основном ил; М. Лилли же (Lilly, 1953) указывает, что только летом битинии питаются высшими растениями и водорослями, а зимой потребляют исключительно ил. М. П. Миропинченко (1954) относит битиний к тишечным детритоедом. А. Г. Родина (1948) показала, что битинии могут нормально жить и размножаться исключительно на бактериальной пище. Относительно потребления битиниями животной пищи мы обнаружили в литературе указание П. П. Горячева (1952) на то, что *B. leachi* охотно поедала в лабораторных условиях размельченных червей и мышцы рыб. Однако Г. Альстерберг отмечает, что он никогда не наблюдал, чтобы битинии поедали предложенную им животную пищу или занимались каннибализмом. Но в каком виде предлагалась битиниям животная пища, автор не указывает. Битиния, так же как и живородка, имеет возможность добывать себе пищу не только с помощью радулы, но и путем осаживания частиц, взвешенных в воде, которая проходит через мантийную полость при дыхании (Schäfer, 1952; Цихон-Лукашина, 1961). По мнению Шефера, битинии по типу питания стоят между детритоедом и фильтраторами.

В кишечниках битиний (200 особей) нами был найден ил с одноклеточными водорослями, среди которых преобладали одноклеточные зеленые, а также ткани высших растений, которая поедалась битиниями в основном в отмершем виде (Цихон-Лукашина, 1958). Как и живородки, битинии поедают животную пищу лишь в сильно разложившемся состоянии.

Данных о питании затворок *Valvata piscinalis* и *V. pulchella* в литературе мало (Cleland, 1954; Цихон-Лукашина, 1961, 1963). По данным Кле-ланд, затворки поедают ил с растениями. Мы обнаружили в кишечниках затворок ткани высших водных растений, одноклеточные водоросли, бактерии и мелкие песчинки. Было установлено, что в лабораторных условиях затворки поедают высшие растения лишь в сильно разложившемся состоянии, являясь, таким образом, типичными детритофагами. Эти животные прекрасно растут и размножаются, питаясь исключительно детритом.

В литературе имеется много данных о качественном составе пищи прудовиков *Limnaea stagnalis*, *Radix ovata*, *R. auricularia*, *R. lagotis* — главным образом первого вида.

Почти все виды высших водных растений поедаются прудовиками: одни более, другие менее охотно (Schermer, 1921; Frömming, 1929a, 1937a, 1937b, 1952, 1953). Е. Фрёмминг считает, что потребление прудовиками растений зависит только от механических свойств их тканей — животные поедают все те растения, которые поддаются действию их радулы. По

наблюдениям этого автора, прудовики в раннем возрасте питаются водорослями и только в дальнейшем постепенно переходят на потребление высших растений. Однако ряд авторов, признавая роль высших растений в питании прудовиков, ограничивает круг растительности, потребляемой этими животными, немногими видами. Так, например, Г. Альстерберг (Alsterberg, 1930) отмечает, что из высших растений только *Lemna minor* потребляется прудовиком в живом виде. А. Х. Гартенауер (Gartenauer, 1875) утверждал даже, что основу пищи прудовиков составляют различные виды рода *Lemna*. Х. Гейдес (Geidies, 1916) полагал, что прудовики поедают в основном элодею, валлиснерию и риччию, в то время как Е. Кребб (Grab, 1929) и А. П. Сушкина (1949) считали, что прудовики поедают элодею только в том случае, когда нет больше никакой другой пищи.

Таким образом, видно, что существуют различные взгляды на характер потребления прудовиками высших растений. По-видимому, верно мнение Е. Фремминга, что прудовики поедают все те растения, которые поддаются действию их радулы. Водоросли, как считают почти все исследователи питания прудовиков, охотно поедаются этими животными (Wesenberg-Lund, 1939; Сушкина, 1949; Соколова, 1951; Pennak, 1953). Р. Пеннак полагает даже, что водоросли — это основная пища прудовиков. А. П. Сушкина пришла к выводу, что хотя прудовики и способны разгрызать очень плотные ткани, но предпочитают они все-таки легко доступную пищу, каковой является пшчатка и эпифиты. Бактерии также потребляются прудовиками (Родина, 1948, 1951). Однако И. Дихтл (Dichtl, 1923) и Е. Фремминг (Frömming, 1937a) высказывают предположение о возможности поглощения бактерией чисто механическим путем, с пищей. При движении прудовики оставляют слизь, на которую оседают множество микроорганизмов. Двигаясь в обратном направлении, прудовики поедают эту слизь с осевшими на нее микроорганизмами (Linden, 1892; Dawson, 1911; Dichtl, 1923; Pennak, 1953). Аллохтонный растительный материал в виде опавших листьев деревьев также поедается прудовиками (Dawson, 1911). Они охотно используют в пищу плесень, образующуюся на поверхности питательной мясной среды; эта плесень обычно бывает богата микроорганизмами (Frömming, 1929b). Имеется ряд данных, которые показывают, что исключительно растительная пища является для прудовиков односторонней и что для нормального развития и существования этих моллюсков им необходима животная пища (Винтергальтер, 1919; Касымов, 1954). По наблюдениям Е. Фремминга (Frömming, 1929a, 1929b, 1934, 1937a), прудовики, питающиеся животной пищей, жили дольше и давали больше половых продуктов, чем животные, которые питались исключительно растениями. Этот автор отмечает далее, что прудовики относятся к разного рода животной пище так же неодинаково, как и к разным видам растительной пищи. Так, например, при кормлении прудовиков высушенной кроличьей кровью они перестают расти на третьем месяце опыта, в то время как на пище, состоящей из мяса моллюсков, прудовики росли в течение всего опыта — 5 месяцев. Каннибализм свойствен прудовику (Dawson, 1911; Жадни, 1923; Alsterberg, 1930; Frömming, 1937a; Соколова, 1951). Однако Г. Альстерберг утверждает, что эти животные занимаются каннибализмом лишь при голодаки. По нашим наблюдениям, прудовики нападали на своих товарищей лишь в том случае, если последние находились в ослабленном состоянии; на здоровых особей они не нападали.

Мы вскрыли около 500 кишечника прудовиков. Во всех без исключения кишечниках были обнаружены ткани высших растений, которые со-

ставляли основу пищевого комка. Одноклеточные водоросли также встречались во всех без исключения кишечниках, но занимали весьма скромное место в пищевом комке. Что касается ила, то он был обнаружен далеко не у всех прудовиков и в весьма небольших количествах.

Таким образом, по литературным и нашим данным мы приходим к заключению, что прудовики являются всеядными животными: они поедают живые и отмершие высшие водные растения, водоросли, растительный аллохтонный материал, слизь, выделяемую ногой прудовика при движении, оседающими на нее микроорганизмами, бактериями, икру земноводных (Pieron, 1908), собственные кладки и кладки других моллюсков (Schermer, 1921), а также живых и мертвых животных, в том числе своего вида.

В литературе имеются отрывочные сведения о питании катушек *Coretus corneus*, *Planorbis planorbis*, *Anisus vortex*, *Cyraulius albus*. Большинство исследователей считает, что катушки поедают как растительную, так и животную пищу (Baker, 1945; Сушкина, 1949; Frömming, 1949). Ф. Бейкер полагает, что катушки поедают в основном растительную пищу, но могут потреблять и животную. Водоросли и бактерии охотно и в больших количествах поедаются катушками (Alsterberg, 1930; Schmid, 1934; Родина, 1948). Е. Фремминг и А. П. Сушкина установили, что животная пища необходима катушкам для их нормального развития и существования. Однако первый автор в своей работе 1952 года указывал, что катушки могут довольно долго жить, питаясь исключительно ряской. Совершенно иного мнения о качественном составе пищи катушек придерживается Г. Альстерберг, который считает, что рассматриваемые животные являются типичными илоедами и никогда не потребляют животную пищу. По нашим наблюдениям, катушки охотно поедают детрит, эпифитные водоросли и сильно разложившуюся животную пищу. В длительных опытах по росту катушек *Anisus vortex* и *Cyraulius albus* эти животные хорошо росли, питаясь эпифитными водорослями. Мы никогда не наблюдали, чтобы катушки нападали на живых животных или занимались каннибализмом. Живые высшие растения катушки едят неохотно, в небольших количествах, по-видимому, скобля более слабые места растений — отмирающие или сильно помятые.

Резюмируем: переднежаберные моллюски являются в основном детритофагами; они могут осажать и поедать сестон. Легочные моллюски являются потребителями растений — высших и низших, а также животной пищи. Как прудовики, так и катушки предпочитают ту пищу, на добычу которой затрачивается минимум усилий, а именно разлагающиеся растения и животных; особенно это относится к катушкам, которые имеют слабый ротовой аппарат.

Интенсивность питания

В литературе имеются указания, что на интенсивность питания животных влияет их количество в опыте, а также концентрация пищи (Калабухов, 1932, цит. по: Алпатов, 1934; Никольский и Кукушкин, 1936; Welty, 1943). Поэтому прежде чем приступить к изучению интенсивности питания моллюсков, необходимо было выяснить, как она зависит от плотности посадки животных и концентрации пищи в опыте.

Подопытными животными были роговая катушка — *Coretus corneus* и физа — *Physa fontinalis* средним размером и весом соответственно 10 мм, 0.1 г и 7 мм, 0.03 г. Пищей служили отмершие частуха *Alisma plantago*, рдест *Potamogeton perfoliatus* и гречиха. Методика постановки опытов описана у А. П. Сушкиной (1949). Температура воды в опытах 15—19°.

В кристаллизаторы с объемом воды 125 мл помещались 1,3 и 9 особей роговой катушки и по 0.3 г пищи, которую животные за время опыта никогда не съедали полностью, т. е. пища животным предлагалась в избытке. Результаты опытов представлены в табл. 2.

Таблица 2

Интенсивность питания моллюсков при различной плотности их посадки в опыте (относительный среднесуточный рацион, %)

Количество животных в опыте	Количество опытов	Катушка			Физа		
		максимум	минимум	среднее	максимум	минимум	среднее
1	25	108	75	94	430	350	400
3	28	60	48	54	153	118	133
9	30	21	15	17	56	36	44

0.80 г отмершей частухи и по 1, 3 и 9 особей роговых катушек или физ. Результаты представлены в табл. 3.

Изолированная особь катушки резко увеличивает потребление пищи с увеличением количества последней. При групповой же посадке эти животные увеличивают количество съеденной пищи при увеличении веса заданной пищи лишь до 0.30 г, а затем интенсивность потребления или падает (при 3 особях), или остается на том же уровне, что и при 0.30 г (при 9 особях). У физы интенсивность потребления пищи при изолированной и групповой посадке при различном количестве заданного корма изменяется одинаково, а именно: интенсивность потребления резко увеличивается до количества пищи 0.30 г и затем при дальнейшем увеличении количества пищи резко падает. Таким образом, интенсивность потребления пищи

у исследуемых моллюсков наибольшая при количестве корма 0.30 г. Исключение составляет изолированная особь катушки, у которой наибольшая интенсивность потребления пищи наблюдается при весе пищи 0.80 г.

Таким образом, при постановке опытов по сравнительному изучению интенсивности питания моллюсков важно задавать животным одинаковое количество пищи. Следует подчеркнуть, что при различной концентрации пищи в опытах сохраняется установленная выше закономерность, а именно: при групповой посадке моллюски потребляют корма меньше, чем в изолированном состоянии.

Как указывалось выше, брюхоногие моллюски охотнее поедают ту пищу, на добывание которой ими затрачивается меньше усилий. Поэтому для изучения интенсивности питания этих животных использовалась

Интенсивность потребления пищи катушкой и физой с увеличением плотности их посадки значительно уменьшается. Очевидно, что при сравнительном изучении питания моллюсков необходимо учитывать количество последних в опыте.

Для выяснения влияния, которое оказывает концентрация пищи на интенсивность питания брюхоногих моллюсков, в кристаллизаторы с объемом воды 125 мл помещалось 0.08, 0.12, 0.30 и

Таблица 3

Интенсивность питания моллюсков при различной концентрации пищи в опыте (относительный среднесуточный рацион, %)

Вес заданной пищи, г	Количество опытов	Количество					
		катушек			физ		
		1	3	9	1	3	9
0.08	24	14.0	10.0	4.4	33.0	11.0	1.8
0.12	18	26.3	12.0	5.3	66.0	22.0	4.0
0.30	18	94.0	54.3	17.5	400.0	130.0	44.0
0.80	18	170.0	23.3	10.7	295.0	70.0	26.0

сильно измельченная пища, которая изготовлялась следующим образом. Лягушатник *Hydrocharis morus tanae* и мягкие части обыкновенного прудовика *Limnaea stagnalis* подсушивались в термостате при 50° около 5 час. и затем растирались в ступке до образования пылеобразного порошка. Этот порошок высушивался в термостате при 105° и доводился до постоянного веса. Таким образом, в нашем распоряжении имелось два рода пищи — растительная и животная.

В начале опыта отвешивалось около 50 мг растительного или животного порошка, который вносился в кристаллизатор с отстойной водопроводной водой, профильтрованной через предварительный мембранный фильтр. Через 30 мин., после опускания пищи на дно, в сосуд помещались 3 особи подопытных животных, которые находились там 3—6 час. Затем животные вынимались, переносились в предварительно взвешенный бюкс и высушиванием доводились до постоянного веса в термостате при 105°. Количество съеденной моллюсками пищи определялось так. Вода в кристаллизаторе после опыта с находящейся там пищей профильтровывалась через предварительный фильтр известного веса, который вместе с находящимся на нем после фильтрации осадком высушивался в термостате при 105° до постоянного веса. Таким образом определялось количество оставшейся после опыта пищи. Количество съеденной пищи устанавливалось по разнице веса ее в начале и конце опыта. Параллельно в каждой серии опытов (50 серий) ставился контроль — с пищей, но без животных. Как правило, после опыта оставалось 80% (колебания находились в пределах 76—84%) от внесенной в сосуд пищи. По-видимому, такая потеря происходила за счет частичного прохождения пищи через фильтр. При расчетах съеденной пищи вносилась соответствующая поправка. Учитывалось также и то, что моллюск выделяет в опытный сосуд слизь. По нашим наблюдениям, моллюск размерной группы 0—50 мг сухого веса выделяет около 5 мг слизи (сухой вес) за 3 часа. Опыты проводились при температуре воды 19—21°. Результаты представлены в табл. 4.

Как видно из данных табл. 4, интенсивность потребления пищи брюхоногими моллюсками находится в обратной зависимости от их веса. Эта закономерность наблюдается у всех изученных видов моллюсков при поедании ими как растительной, так и животной пищи. Как известно, такая закономерность интенсивности питания наблюдается у многих видов самых разнообразных животных.

Растительный и животный корм поедаются моллюсками практически в одинаковом количестве; исключение составляет молодь живородки (размерные группы 0—50, 51—100 мг), которая более интенсивно поедает растительную пищу. Взрослые живородки поедают растительную и животную пищу приблизительно в одинаковых количествах.

Данные табл. 4 подтверждают наши материалы, полученные в 1958 г., из которых следовало, что представители жаберных моллюсков питаются менее интенсивно, нежели таковые легочных. Особенно велика разница в интенсивности питания между представителями жаберных моллюсков, с одной стороны, и представителями семейств легочных — *Limnaeidae* и *Physidae* — с другой. Так, жаберный моллюск затворка весом 19 мг потребляет в среднем 135 мг пищи на единицу сухого веса животного, а физы и овальный прудовик весом соответственно 23 и 25 мг — 410 и 422 мг пищи, т. е. в три раза больше. Что касается катушки (представители сем. *Planorbidae*), то интенсивность питания этого животного не так сильно превышает интенсивность питания жаберных моллюсков. Так, катушка весом 39 мг потребляет в сутки 167 мг пищи на единицу веса, а жаберные моллюски — живородка и битиния — весом соответственно

Таблица 4

Интенсивность питания брюхоногих моллюсков

Вид моллюска	Размерная группа, мм	Растительная пища		Животная пища		В среднем	
		вес животного, мг	рацион, %	вес животного, мг	рацион, %	вес животного, мг	рацион, %
Prosobranchia							
<i>Valvata piscinalis</i> . . .	0—50	17	117	20	153	19	135
<i>Bithynia tentaculata</i> . . .	0—50	43	123	40	121	41	122
	51—100	62	63	62	48	62	55
<i>Viviparus contectus</i> . . .	0—50	44	124	30	64	37	94
	51—100	79	81	62	58	70	70
	101—300	200	37	230	23	215	30
	—	545	15	535	10	540	12
Pulmonata							
<i>Coretus corneus</i>	0—50	40	171	38	163	39	167
	51—100	73	113	67	124	70	118
	101—300	135	47	215	34	175	40
	301—500	390	25	406	23	400	24
	—	1100	14	1125	10	1112	12
<i>Limnaea stagnalis</i>	0—50	33	350	32	347	32	349
	51—100	—	—	72	331	72	331
	101—200	—	—	166	227	166	227
	201—500	—	—	345	134	345	134
	—	1100	20	1100	18	1100	19
<i>Radix ovata</i>	0—50	24	400	27	445	25	422
	100—200	—	—	146	165	146	165
<i>Galba truncatula</i>	0—100	—	—	67	242	67	242
	101—200	—	—	130	220	130	220
<i>Physa fontinalis</i>	0—50	17	424	23	395	23	410

37 и 41 мг — 94 и 122 мг пищи в сутки, т. е. живородка почти в 2, а битиния в 1.5 раза меньше. Следует отметить, что хотя у молодых прудовика и катушки интенсивность питания различна, у крупных форм интенсивность потребления размельченной пищи практически одинакова.

По нашим неопубликованным данным, полученным радиоуглеродным методом, соотношение интенсивности обмена молодых прудовика, катушки и битинии такое же, как и соотношение интенсивности питания у этих животных.

По-видимому, жаберные моллюски поедают меньше пищи, потому что они менее подвижны, чем легочные: это связано с тем, что жаберные питаются не только с помощью радулы, но и фильтрационным способом, который позволяет этим животным вести малоподвижный образ жизни. Легочные же моллюски вынуждены много двигаться при питании, соскабливая ткани растений, или перифитон, или же просто загребая детрит в рот; кроме того, легочные моллюски вынуждены затрачивать энергию при подъеме к урезу воды для наполнения легкого атмосферным воздухом. Надо отметить, что внутри подкласса легочных более подвижны прудовики, нежели катушки, так как первые затрачивают больше усилий для

отдирапия тканей с растений при питании и, кроме того, чаще поднимаются к поверхности для дыхания, ибо лишены гемоглобина, который связывает кислород. Вероятно поэтому интенсивность питания и обмена прудовиков выше, чем катушек, которые из-за слабости своего ротового аппарата питаются лишь мягкой пищей, а также имеют гемоглобин в крови, позволяющий им долгое время не подниматься к поверхности водоема.

Брюхоногие моллюски обитают в прибрежной мелководной части пресных водоемов, заросшей высшей водной растительностью. Температура в этих местах часто и резко меняется. Данных же по влиянию температуры на интенсивность питания мало. Мы исследовали влияние различных температур на интенсивность питания массовых видов брюхоногих моллюсков — *Anisus vortex*, *Planorbis planorbis*, *Pl. contortus*, *Gyraulus albus*. Для опытов отбирались взрослые особи. В трех контейнерах из органического стекла с помощью ультратермостатов Хеллера поддерживалась определенная температура в каждом, а именно 10, 20 и 30° с колебаниями $\pm 1^\circ$. В контейнеры ставились цилиндрические сосуды с объемом воды 50 мл, в которые помещались подопытные моллюски. Опыты по питанию продолжались 2—4 часа с акклиматизационным периодом 3—4 часа. Животные кормились хлореллой — *Chlorella rupeoidosa*, меченой C^{14} и убитой нагреванием. Водоросли метились C^{14} путем их выращивания в присутствии радиоактивного карбоната. Общая радиоактивность C^{14} в среде составляла $20-40 \cdot 10^6$ имп./мин./л. Водоросли отделялись от среды на мембранных фильтрах или центрифугированием и обрабатывались 0.005 N соляной кислотой для удаления остатков радиоактивного карбоната. Из отмытых от среды меченых водорослей готовилась взвесь с содержанием углерода 0.5—1.5 мг/л, которая и предлагалась животным. Результаты представлены в табл. 5.

Таблица 5

Зависимость интенсивности питания моллюсков от температуры

Вид моллюска	Температура, °C	Количество исследованных животных	Количество потребленной 1 животным пищи за 1 сутки, мкг С			Относительный средний суточный рацион, %
			максимум	минимум	среднее	
<i>Planorbis planorbis</i> . . .	10	27	664	58	253	20
	20	24	874	178	378	31
	30	22	978	141	397	32
<i>Anisus vortex</i>	10	27	241	8	70	16
	20	27	274	35	100	23
	30	29	272	13	120	27
<i>Planorbis contortus</i> . . .	10	16	89	4	38	10
	20	14	103	18	56	15
	30	16	88	22	50	13

Интенсивность питания катушек практически одинакова при 20—30° и ниже при 10°. Однако эта разница в интенсивности питания не очень значительна. Так, при 10° моллюски поедают лишь в полтора раза меньше пищи, чем при 20—30°. Наши данные согласуются с таковыми А. П. Сушиной (1949), которая определяла зависимость интенсивности питания от температуры у обыкновенного прудовика — *Limnaea stagnalis* и роговой катушки — *Corvelus corneus*. Этот автор установил, что зависимость интенсивности питания взрослых особей прудовика и катушки от температуры

небольшая и выражена в значительно меньшей степени, чем у молодых представителей тех же видов.

Небольшая разница в интенсивности питания моллюсков при 10°, с одной стороны, и при 20—30° — с другой, объясняется, по-видимому, кратковременностью опытов. Дело в том, что катушки являются обитателями неглубоких прибрежных частей больших водоемов или небольших временных, где колебание температуры бывает значительным даже в течение одних суток. Поэтому весьма вероятно, что животные, населяющие водоемы с таким неустойчивым термическим режимом, вырабатывают определенную инерцию скорости физиологических процессов, ибо при частой и резкой смене термического режима колебание темпов физиологических процессов пагубно отражалось бы на животных. Изложенные соображения подтверждаются наблюдениями за питанием животных в длительных опытах при одной и той же температуре. В этом последнем случае разница в интенсивности питания моллюсков хорошо видна по количеству выделяемых животными фекалий: при 10° количество выделенных фекалий незначительно и насчитывается единицами в день, в то время как при 20—30° дно опытных сосудов сплошь покрыто ими; это также согласуется с темпом роста животных (см. ниже): при 10° темп роста гораздо медленнее, чем при 20—30°.

По-видимому, моллюски отчетливо реагируют на изменения термического режима, когда определенная температура действует на них достаточно длительное время.

РОСТ

Изучался рост трех видов брюхоногих моллюсков — *Valvata pulchella*, *Anisus vortex* и *Gyraulus albus* в лабораторных условиях, где животные помещались в чашки Петри по одной особи в каждую. Температура воды — 21—23°. Для поддержания оптимального кислородного режима в чашки помещались растения. Измерения производились каждую неделю. Одновременно сменялась вода и в избытке задавался свежий корм. Пищей для затворки служил детрит, для катушек — эпифитные водоросли. Был прослежен рост 82 особей, которые в общей сложности измерились 683 раза.

Так как взвешивание животных, особенно молодых, не исключает возможности их травмирования, то мы ограничились их измерениями (под биноклем в воде), выяснив предварительно зависимость веса от размера раковин у моллюсков. На рис. 3 приведены кривые этих зависимостей, построенные на основании измерений и взвешиваний 1255 особей моллюсков.

Изучение роста затворок производилось также и на животных, собранных в природе — прибрежье Рыбинского водохранилища около Борка (Цихои-Луканина, 1963).

На рис. 4 и в табл. 6 приведены материалы по исследованию роста моллюсков. Из приведенных данных видно, что рост указанных видов брюхоногих моллюсков изображается S-образной логистической кривой, так же как и рост других видов этого класса животных, а именно *Limnaea stagnalis*, *Radix ovata*, *Corctus corneus* (Иллес, 1938; Сушкина, 1949).

Наши животные в лабораторных условиях достигают размера взрослого моллюска: затворка за три месяца, катушки — за 2—2.5. За это время *Valvata pulchella* увеличивает свой размер в 4.5 раза, а вес — в 59 раз, *Anisus vortex* соответственно в 8 и 135, *Gyraulus albus* соответственно в 10 и 52 раза. Характер изменения относительных приростов у всех видов моллюсков одинаков, а именно: наибольший прирост наблю-

Т а б л и ц а 6

Темп роста моллюсков в лабораторных условиях

Продолжительность роста, дни	Средние размер и вес				Относительный среднесуточный прирост, %	
	начальные		конечные			
	мм	мг	мм	мг	к размеру	к весу
<i>Valvata pulchella</i>						
6	0.88	0.19	1.15	0.30	4.5	7.9
6	1.15	0.30	1.48	0.69	4.2	14.9
6	1.48	0.69	1.85	1.36	3.8	12.2
6	1.85	1.36	2.23	2.45	3.2	8.5
6	2.23	2.45	2.66	3.73	2.9	8.6
6	2.66	3.73	3.06	5.72	2.3	7.4
6	3.06	5.72	3.31	7.17	1.3	3.8
7	3.31	7.17	3.46	7.91	0.7	1.4
7	3.46	7.91	3.60	9.09	0.6	1.9
7	3.60	9.09	3.78	10.03	0.7	1.4
7	3.78	10.03	3.80	10.25	0.1	0.2
5	3.80	10.25	3.85	11.06	0.2	0.2
9	3.85	11.06	3.93	11.10	0.0	0.0
11	3.93	11.10	4.00	11.23	0.0	0.0
Всего за 95 дней . .	0.88	0.19	4.00	11.23	1.6	4.3
<i>Cyraulus albus</i>						
4	0.60	0.10	0.95	0.30	12.1	31.6
4	0.95	0.30	1.70	1.20	15.9	41.5
5	1.70	1.20	2.50	3.00	8.0	19.1
6	2.50	3.00	3.50	6.80	5.8	14.7
7	3.50	6.80	3.80	8.10	1.1	2.7
8	3.80	8.10	4.20	10.50	1.3	3.3
7	4.20	10.50	4.40	11.80	0.7	1.6
10	4.40	11.80	4.60	13.00	0.4	0.9
10	4.60	13.00	4.80	13.50	0.4	0.4
7	4.80	13.50	4.80	13.52	0.0	0.0
Всего за 68	0.60	0.10	4.80	13.52	3.1	7.5
<i>Anisus vortex</i>						
5	0.60	0.25	1.00	0.40	11.2	9.9
6	1.00	0.40	2.13	1.32	13.5	22.2
7	2.13	1.32	3.16	3.31	5.7	14.0
5	3.16	3.31	3.90	5.26	4.2	9.9
6	3.90	5.26	4.23	6.46	1.3	3.0
6	4.23	6.46	4.40	6.88	0.7	1.6
5	4.40	6.88	4.64	7.66	0.9	1.9
8	4.64	7.66	5.00	8.90	0.9	1.9
6	5.00	8.90	5.65	10.96	2.1	3.5
9	5.65	10.96	5.85	12.50	0.3	1.4
10	5.85	12.50	6.00	13.00	0.3	0.4
5	6.00	13.00	6.02	13.10	0.0	0.0
Всего за 78	0.60	0.25	6.02	13.10	1.3	4.2

дается не у самых молодых животных, а у животных в возрасте 4—12 дней; затем прирост постепенно уменьшается, достигая наименьшей величины, естественно, у моллюсков самых крупных размеров.

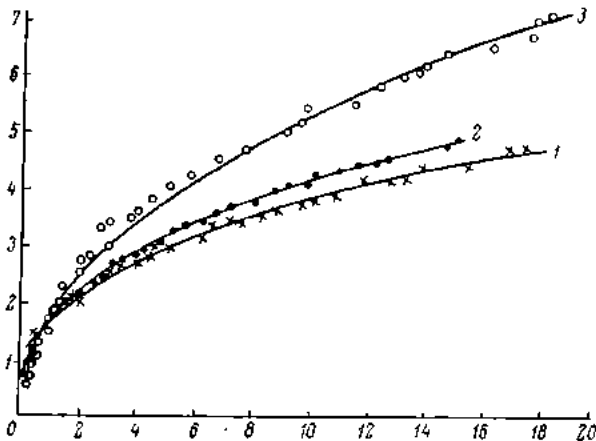


Рис. 3. Зависимость между весом и размером раковины у *Valvata pulchella* (1), *Anisus vortex* (2) и *Gyraulus albus* (3).

По оси абсцисс — вес, мг; по оси ординат — размеры, мм.

которых для многих групп беспозвоночных, в том числе для моллюсков, одинаковы и принимаются за константы (Ивлев, 1937а, 1937б, 1938). Эти коэффициенты с возрастом животного изменяются равномерно, и кривые, выражающие изменение этих коэффициентов, представляют собой правильные параболы (Ивлев, 1938). Используя параболическую зависимость возрастного изменения коэффициента второго порядка, В. С. Ивлев выводит формулу для вычисления средней величины его в различные периоды жизни животного

$$K_2 = 43.5 \left(1 - \frac{t^2}{t_1^2} \right),$$

где K_2 — коэффициент использования энергии второго порядка, 43.5 — начальная величина коэффициента второго порядка, t_1 — возраст животного и t — время, когда заканчивается рост. Так как K_1 изменяется точно так же, как и K_2 , то для K_1 имеем:

$$K_1 = 30.0 \left(1 - \frac{t^2}{t_1^2} \right).$$

Вычислив коэффициент использования энергии первого порядка для определенного периода жизни животного и зная его прирост в этот период, который предварительно переводится в калории (Ивлев, 1937б), мы рас-

рост затворок в естественных условиях идет в 2.5, прудовиков — в 1.8 раза быстрее, чем в лаборатории (Сушкина, 1949; Цихон-Луканина, 1963).

Данные по росту можно использовать для определения рационов пищи, на которой они воспитывались, а также ее усвоения и затрат на обмен. Это делается следующим образом.

Зная возраст животного, можно вычислить для него коэффициенты использования энергии первого и второго порядков (K_1 и K_2), начальные величины

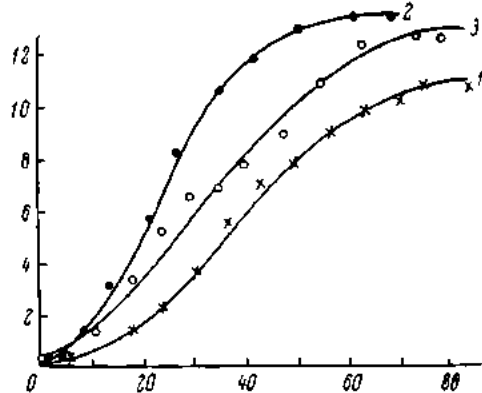


Рис. 4. Весовой рост *Valvata pulchella* (1), *Anisus vortex* (2) и *Gyraulus albus* (3) в лаборатории.

По оси абсцисс — возраст моллюсков, дни; по оси ординат — вес, мг.

считали суточный рацион моллюска для той пищи, на которой он воспитывался, а именно: у затворки — детрит, у катушек — эфифитные водоросли. Таким образом был рассчитан рацион животных для пищи, которую они потребляют в природе. Расчет производился по формуле

$$Q = \frac{Q_1}{K_1},$$

где Q — энергия поглощенной пищи, Q_1 — энергия прироста, K_1 — коэффициент первого порядка.

Рассчитав же коэффициент использования энергии второго порядка для определенного периода жизни животного и зная его прирост, мы смогли определить количество усвоенной животным энергии за этот период. Расчет производился по формуле

$$Q - Q_2 = \frac{Q_1 - 100}{K_2 \%},$$

где Q — энергия поглощенной пищи, Q_2 — энергия выделенных фекалий, $Q - Q_2$ — энергия усвоенной пищи, Q_1 — энергия прироста и K_2 — коэффициент второго порядка (Ивлев, 1938).

Вычислив таким образом энергии поглощенной и усвоенной пищи, мы рассчитали усвояемость этой пищи в процентах от всего количества потребленной с пищей энергии.

И, наконец, зная количество усвоенной моллюском энергии и энергию прироста, легко вычислить затраты животного на обмен за определенный отрезок времени, а также и за весь период роста.

Таблица 7

Расчетные данные баланса энергии моллюсков (на 1 животное в калориях)

	<i>Valvata pulchella</i>	<i>Gyraulus albus</i>	<i>Anisus vortex</i>
Возраст животного, дни	95	68	78
K_1 , %	20	20	20
K_2 , %	29	29	29
Начальная калорийность животного	0.08	0.05	0.12
Конечная калорийность животного	4.74	6.38	6.17
Прирост	4.66	6.33	6.05
Рацион	22.05	27.74	32.85
Количество усвоенной пищи	15.12	19.10	22.56
Усвояемость, %	68.6	68.9	68.7
Количество энергии, затраченной на обмен	10.46	12.77	16.51

В табл. 7 представлены данные указанных расчетов.

Таким образом, для достижения моллюском размеров взрослого животного ему необходимо ввести в организм с пищей 22—33 калории. Из этого количества введенных с пищей калорий две трети усваиваются моллюском, а одна треть выводится с экскрементами. Одна треть усвоенной пищи затрачивается на построение тела животного — энергия прироста, а две трети расходуются на обмен.

Эти расчетные данные еще требуют эмпирической проверки и, если они подтвердятся, мы сможем вплотную подойти к разрешению вопроса баланса энергии в водоемах, а именно: изучив рост животных в природных

условиях, что сделать очень просто в садках (Сушкина, 1949), можно рассчитать рационы этих животных на естественной пище и их затраты на обмен, что сделать в водоеме чрезвычайно трудно и до настоящего времени еще никем не сделано; вычислив же рационы, усвояемость и затраты на обмен различных животных и зная их количество на 1 м² площади, можно рассчитать баланс энергии в том или ином водоеме.

В опытах по влиянию температуры на рост брюхоногих моллюсков пищей этим животным служили эпифитные водоросли, находящиеся на

Таблица 8
Зависимость роста моллюсков от температуры

Вид моллюска	Температура, °С	Количество исследованных животных	Весовые приросты животных за 50 дней		Процент выживаемости
			мг	% к первоначальному весу	
<i>Valvata pulchella</i>	10	12	0.62	248	100
	20	15	3.96	1584	100
	30	12	3.40	1340	30
<i>Anisus vortex</i>	10	15	2.5	625	100
	20	15	10.62	2655	100
	30	12	11.07	2768	30
<i>Gyraulus albus</i>	10	15	1.38	413	100
	20	15	8.08	2525	100
	30	12	9.55	2984	40

высших водных растениях. Температура воды (10, 20 и 30°) поддерживалась с помощью ультратермостатов Хеплера. В остальном методика такая же, как и в опытах по изучению темпа роста моллюсков. Результаты представлены в табл. 8.

Характер влияния температуры на рост брюхоногих моллюсков такой же, как и на интенсивность их питания: при 10° животные растут медленнее, чем при 20—30°; при двух последних температурах рост животных идет практически одинаково. При 30° имеет место большая смертность среди моллюсков, которые становятся очень вя-

лыми; при 20° гастроподы подвижны, интенсивно питаются, смертности не наблюдается; при 10° животные так же активны, как при 20°; смертность также не имеет места; количество выделенных фекалий значительно меньше, чем при 20°.

Наши данные по зависимости роста от температуры у затворки и у двух видов катушек сходны с данными, полученными для обыкновенного прудовика *Limnaea stagnalis* (Semper, 1880; Сушкина, 1949; Voughn, 1953): по данным последних авторов, оптимальная температура для роста прудовика 16—25°; однако, «биологический нуль» для роста прудовика лежит около 10—11°, с одной стороны, и 28—30° — с другой; наши животные растут при этих температурах. Другой брюхоногий моллюск — *Australorbis glabratus* лучше всего растет при 30°, но при этой температуре у него подавлено размножение и иногда наблюдается термическая кастрация; патологических изменений, связанных с низкой температурой, нет, рост начинается при перенесении в условия с более высокой температурой (Michelson, 1961). Таким образом, видим, что данные по влиянию температуры на рост различных видов брюхоногих моллюсков в общих чертах сходны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение биологии брюхоногих моллюсков проводилось полевым и экспериментальным методами. Исследовано 13 видов гастропод.

Брюхоногие моллюски добывают себе пищу главным образом с помощью радулы. У легочных моллюсков при поедании пищи важную роль играют хитинизированные челюсти, которые особенно сильно развиты

у семейства *Limnacidæ*. Челюсти семейства *Planorbidae* значительно слабее; они не в состоянии отрывать части от целого куска пищи и способны лишь подгребанию мягкой пищи в рот. У переднежаберных моллюсков челюсти отсутствуют, радула слабая; эти животные компенсируют слабость своего ротового аппарата фильтрационным способом питания.

Пресноводные переднежаберные моллюски являются детритофагами, легочные — потребителями высших и низших растений, а также животных; эти виды пищи они поедают преимущественно в отмершем виде.

При различной концентрации пищи и плотности посадки моллюсков в опытных сосудах интенсивность потребления пищи этими животными неодинакова.

Интенсивность потребления пищи брюхоногими моллюсками находится в обратно пропорциональной зависимости от их веса. Растительный и животный корм в размельченном виде поедаются моллюсками, как правило, в одинаковом количестве.

Представители жаберных моллюсков питаются менее интенсивно, нежели легочные; по-видимому, этот факт находится в связи с различной подвижностью переднежаберных и легочных моллюсков.

В кратковременных опытах влияние температуры на интенсивность питания брюхоногих моллюсков невелико. Это явление объясняется, вероятно, образом жизни брюхоногих моллюсков, населяющих мелкие водоемы с неустойчивым термическим режимом и выработавших определенную инерцию скорости физиологических процессов, ибо при частой и резкой смене термического режима колебание темпов физиологических процессов пагубно отражалось бы на животных. В длительных опытах влияние температуры на интенсивность потребления пищи брюхоногими моллюсками значительно сильнее.

Рост брюхоногих моллюсков изображается логистической кривой. Наибольший прирост наблюдается не у самых молодых животных, а у животных в возрасте 4—12 дней; затем прирост постепенно уменьшается, достигая наименьшей величины у моллюсков самых крупных размеров.

При 10° моллюски растут медленнее, чем при 20—30°; при двух последних температурах рост идет практически одинаково; при 30° имеет место большая смертность среди гастропод.

Данные по росту животных можно использовать для определения рационах пищи, на которой они воспитывались, а также ее усвоения и затрат на обмен.

ЛИТЕРАТУРА

- Алпатов В. В. 1934. Плотность населения как экологический фактор. Успехи совр. биол., т. III, вып. 2.
 Вптергальтер А. Ф. 1919. Моллюски. Листки для наблюдения природы, №№ 4, 5, 6.
 Горячев П. П. 1952. Некоторые вопросы биологии промежуточного хозяина *Oristhorchis felineus* моллюска *Bithynia leachi*. Тр. Омского мед. инст., № 18.
 Жадни В. И. 1923. Изменчивость *Limnaea stagnalis* в водоемах окрестностей Мурома. Русск. гидробиол. журн., т. 9, вып. 5—10.
 Жадни В. И. 1928. Исследование по экологии и изменчивости *Viviparus fasciata*. Бюлл. Волжской биол. ст., № 3.
 Жадни В. И. 1952. Моллюски пресных вод СССР. Изд. АН СССР, М.
 Ивлев В. С. 1937а. Превращение энергии водными животными. IV. *Oligochaeta*. Бюлл. exper. биол. и мед., т. III, вып. 2.
 Ивлев В. С. 1937б. Превращение энергии водными животными. V. *Gastropoda*. Бюлл. exper. биол. и мед., т. III, вып. 3.
 Ивлев В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., 47, вып. 4.

- К а с ы м о в А. А. 1954. Гидробиологическое исследование пруда рыбцовой-шемайского питомника в связи с проблемой воспроизводства проходных рыб. Автореф. дисс. Л.
- М и р о ш н и ч е в с к о М. П. 1954. Битания Западной Сибири. Исследование экологии моллюсков в связи с их ролью в распространении описторхоза. Автореф. дисс. Томск.
- Н и к о л ь с к и й Г. В. и А. К у к у ш к и н. 1936. К вопросу о влиянии плотности посадки на интенсивность потребления корма рыбами. Зоол. журн., т. 22, вып. 2.
- Р о д и н а А. Г. 1948. Бактерии как пища для пресноводных животных. Микробиология, т. 17, № 3.
- Р о д и н а А. Г. 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. Тр. Проблем. и темат. совещ. ЗИП, вып. 1.
- С о к о л о в В. А. 1951. Гастроподы озер Карелии и их роль в питании рыб. Дисс. Петрозаводск.
- С у ш к и н а А. П. 1949. Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 1.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. 1958. Питание некоторых пресноводных Gastropoda. Тр. Мосрыбвуза, т. 9.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. 1961. К вопросу о фильтрационном способе питания у *Vithynia tentaculata* (L.), *Valvata piscinalis* (Müller) (Gastropoda, Prosobranchia). Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. 1963. О росте *Valvata puchella* (Studer) (Gastropoda, Prosobranchia). В сб.: Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ, Изд. АН СССР, М.—Л.
- A l s t e r b e r g G. 1930. Wichtige Züge in der Biologie der Süßwasser-Gastropoden. Lund.
- A n k e l W. E. 1938. Erwerb und Aufnahme der Nahrung bei den Gastropoden. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., Bd. 48.
- B a k e r F. C. 1945. The molluscan family Planorbidae. Univ. Illin. Urbana.
- B e r r y E. G. 1943. The Amnicolidae of Michigan: distribution, ecology and taxonomy. Miscel. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, v. 57.
- C a r r i k e r M. R. 1946. Morphology of the alimentary system of the snail *Lymnaea stagnalis appressa* Say. Trans. Wisconsin Acad. Sci., v. 38.
- C a r r i k e r M. R. and N. M. Bilstad, 1946. Histology of the alimentary system of the snail, *Lymnaea stagnalis appressa* Say. Trans. Micros. Soc., v. 65, № 3.
- C l e l a n d D. M. 1954. A study of the habits of *Valvata piscinalis* (Müller) and the structure and function of the alimentary canal and reproductive system. Proc. Malacol. Soc. London, v. 30, № 6.
- C o o k P. M. 1949. A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.). Proc. Malacol. Soc. London, v. 27, № 4.
- C r a b b E. D. 1929. Growth of a pond snail *Lymnaea stagnalis appressa*, as indicated by increase in shell-size. Biol. Bull., v. 56, № 1.
- D a w s o n J. D. 1911. The biology of *Physa*. Behaviour. Monographs, v. 1, № 4.
- D i c h t l H. C. 1923. Bedeutung des schleims der *Lymnaea stagnalis*. L. Biologické listy, Jg. 9, № 5.
- F l o e r i c k e K. 1920. Schnecken und Muscheln. Stuttgart.
- F r e t t e r V. a. A. G r a h a m. 1962. British posobranch Molluscs their functional anatomy and ecology. Roy. Soc. London.
- F r ö m m i n g E. 1929a. Neue biologische Beobachtungen an der Spitzbornschnecke. Arch. Moll., Bd. 61, H. 6.
- F r ö m m i n g E. 1929b. Der Einfluss der Nahrung auf das Wachstum der Ohrschlamm-schnecke. Blätter Aquar-Terr. Kunde, Bd. 40, H. 1.
- F r ö m m i n g E. 1934. Zur Vermehrung der *Radix ovata* Grap. Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph., Bd. 31, H. 1—4.
- F r ö m m i n g E. 1937a. Das Verhalten von *Arianta albustorum* L. zu den Pflanzen und höheren Pilzen. Arch. Molluskenkunde, Bd. 69, H. 3.
- F r ö m m i n g E. 1937b. Über die Ernährung unserer Schlamm-schnecken. Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph., Bd. 34, H. 1/2.
- F r ö m m i n g E. 1940. Beiträge zur Lebensweise unserer Deckelsumpfschnecke *Viviparus viviparus* L. Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrograph., v. 40, H. 3.
- F r ö m m i n g E. 1949. Ein Beitrag zur Biologie der grossen Tellerschnecke (*Planorbis corneus* L.). Dtsch. Aquar-Terr. Zeitschrift, Bd. 2, H. 1.
- F r ö m m i n g E. 1952. Über das Verhalten unserer wasserschnecken gegenüber den Lemnaceae. Arch. Molluskenkunde, Bd. 81, H. 1/3.
- F r ö m m i n g E. 1953. Quantitative Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Süßwasserlungen-schnecke *Lymnaea stagnalis* L. Z. Fischerei, v. 2, № 5—6.

- Gartenauer H. M. 1875. Über den Darmkanal einiger einheimischer Gastropoden. Diss. Strashurg.
- Geidies H. 1946. Kleine Mitteilungen. Blätter Aquar-Terr. Kunde, Bd. 12, H. 3.
- Geyer A. 1927. Unsere Land und Süßwassermollusken. Stuttgart.
- Graham A. 1938. On a ciliary process of food Collecting in the Gastropoda *Turritella communis* Risso. Proc. Zool. Soc. London, v. 108.
- Hubendick B. 1946. Die Artabgrenzung bei den Schwedischen Lymnaeiden der Radix-Gruppe. Ark. zool., Bd. 3, № 10.
- Hubendick B. 1957. The eating function in *Lymnaea stagnalis* (L.) Ark. zool., Bd. 10, № 6.
- Jones J. D. 1961. Aspects of respiration in *Planorbis corneus* L. and *Lymnaea stagnalis* L. (Gastropoda-Pulmonata). Compar. Biochem. Physiol., v. 4, № 1.
- Lilly M. M. 1953. The mode of life and the Structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.). Proc. Malacol. Soc. London, v. 30, № 4-5.
- Linden A. M. 1892. Schwimmen der Schnecken am Wasserspiegel. Biol. Cent., Bd. 11.
- Michelson E. H. 1961. The effects of temperature on growth and reproduction of *Australorbis glabratus* in the laboratory. Amer. Journ. Hyg., v. 73, № 1.
- Orton J. H. 1943. The mode of feeding in *Crepidula*, with an account of the current-producing mechanism in the mantle cavity, and some remarks on the mode of feeding in Gastropods and Lamellibranchs. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, v. 10, № 4.
- Pennak R. W. 1953. Freshwater invertebrates of the United States. The Ronald Press Co., New-York City.
- Pieron H. 1908. La localisation du sens de discrimination alimentaire chez les Limnaces. Compt. rend. Acad. sci., № 5.
- Schäfer H. 1952. Ein Beitrag zur Ernährungsbiologie von *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda-Prosobranchia). Zool. Anz., Bd. 148, H. 9-10.
- Schermer E. 1921. Unsere Schnecken und Muscheln. Bibliothek. Aquar.-Terr. Kunde, H. 14/15.
- Schmid G. 1934. Verhalten von *Planorbis* zu Purpurbakterien. Arch. Molluskenkunde, Bd. 66, H. 4.
- Semper C. 1880. Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Stuttgart.
- Stahl E. 1868. Pflanzen und Schnecken. Icn. Ztschr. f. Naturw. Med., Bd. 15, № 1.
- Starmühlner F. 1952. Zur Anatomie, Histologie und Biologie einheimischer Prosobranchier. Osterreich. Zool. Zeitschrift., Bd. 3, H. 15.
- Vougin C. 1953. Effects of temperature on hatching and growth of *Lymnaea stagnalis appressa*. Amer. Midland. Naturalist, v. 49, № 1.
- Welly A. 1943. Experiments in Group Behaviour of Fishes. Physiol. Zool., v. 7, № 3.
- Werner B. 1951. Über die Bedeutung der Wasserstromfiltration für die Nahrungsaufnahme der ortsgebundenen Meereschnecken *Crepidula fornicata* L. (Gastropoda-Prosobranchia). Zool. Anz., Bd. 146, H. 5-6.
- Wesenberg-Lund C. 1939. Biologie der Süßwassertiere. Wirbellose Tiere. Wien.

ОСНОВНЫЕ ПУТИ ПРИМЕНЕНИЯ РАДИОАКТИВНЫХ И СТАБИЛЬНЫХ ИЗОТОПОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ КРУГОВОРОТА ВЕЩЕСТВ В ВОДОЕМАХ

ВВЕДЕНИЕ

Круговорот веществ в водоемах обуславливается целым рядом физических, химических и биологических факторов.

В настоящее время сравнительно полно изучено значение температурного режима, циркуляции воды, химического взаимодействия отдельных веществ и роль микроорганизмов во всех этих превращениях. Однако об интенсивности протекания процессов круговорота вещества в условиях самого водоема мы имеем в значительной мере лишь косвенное представление. Деятельность отдельных групп микроорганизмов обычно изучают, сопоставляя их численность с экологической обстановкой окружающей среды, где эти процессы протекают.

Применение радиоактивных изотопов в ряде случаев дало возможность более конкретно подойти к определению именно интенсивности протекания процесса круговорота отдельных элементов в водоеме и разграничить роль чисто химических процессов и деятельность микроорганизмов.

Таким образом, задача настоящего сообщения — лишь показать основные пути применения изотопных методов в гидробиологии, не приводя исчерпывающего обзора всей существующей литературы.

Радиоактивные и стабильные изотопы были применены для решения следующих вопросов, на которых мы в дальнейшем остановимся более подробно:

- 1) изучение турбулентного перемешивания воды;
- 2) быстрота обмена биогенными элементами между водой и илом;
- 3) определение потребности фитопланктона в биогенных элементах;
- 4) определение скорости ассимиляции фосфора водными организмами;
- 5) определение интенсивности усвоения азота воздуха фитопланктоном;
- 6) определение количества органического вещества, образовавшегося в водоеме за счет процессов фотосинтеза и хемосинтеза;
- 7) определение интенсивности процессов образования сероводорода за счет процессов сульфатредукции;
- 8) определение интенсивности процессов окисления сероводорода тионовыми бактериями и серобактериями;
- 9) количественный учет автотрофных бактерий;
- 10) изучение трофических взаимоотношений между отдельными обитателями водоема.

**ИЗУЧЕНИЕ ТУРБУЛЕНТНОГО ПЕРЕМЕШИВАНИЯ ВОДЫ В ВОДОЕМАХ
В ПЕРИОД СТАГНАЦИИ**

Изучение термнки водоемов, их гидрохимии и, в частности, кислородного режима (Россолимо и Кузнецова, 1934; Hutchinson, 1957, и др.) показало, что в зимний период во всем водоеме, а в периоды летней стагнации в гипolimнионе происходит турбулентное перемешивание воды. Определить эти весьма слабые токи обычными гидрологическими методами не представляется возможным вследствие малой чувствительности существующей аппаратуры

Вопрос о циркуляции воды в период стагнации был изучен Лайкнес и Хаслером (Likenes a. Hasler, 1960, 1962), которые применили обладающий жестким излучением радиоактивный изотоп натрия в виде солянокислого раствора NaCl ($\text{Na}^{24}\text{Cl} + \text{HCl}$). В летний период опыты проводились в небольшом меромиктическом озере Стенард Дарк, площадью 1 га и глубиной 8 м. Глубинные застойные слои этого озера имеют повышенную соленость и содержат сульфиды. Осенняя циркуляция не распространяется глубже 6 м. Поверхностные слои воды сильно окрашены гуминовыми веществами.

Изотоп в количестве 10—40 мкюри вносился на глубину 8 м, т. е. в застойные горизонты. Его распространение определялось синциляционным счетчиком, который на кабеле можно было опускать непосредственно в водоем на нужную глубину.

Наблюдения показали, что в застойной зоне меромиктического озера происходит быстрое горизонтальное распространение Na^{24} , скорость которого достигала 18 м в сутки. Очевидно, такое быстрое распространение иона натрия не могло происходить только за счет процессов диффузии и должно было обуславливаться горизонтальным передвижением водных масс. В течение 6 суток наблюдений вертикального распространения Na^{24} обнаружить не удалось.

Следующую серию работ указанные авторы (Likenes a. Hasler, 1962) провели на оз. Туб в северо-западной части штата Висконсин в зимние периоды 1960 и 1961 гг. Озеро дистрофное, площадью 0.84 га, максимальная глубина 8 м. Опыты проводились, когда озеро было покрыто льдом. В 1960 г. радиоактивный изотоп натрия был внесен на глубину 6 м, а в 1961 г. — на глубину 5 м. Обе серии опытов показали быстрое распространение ионов натрия по горизонтали, скорость которого достигала в первые сутки 15—20 м и несколько снижалась в дальнейшем (рис. 1). Несмотря на стагнацию водной массы, наблюдалось заметное распространение изотопа натрия по вертикали.

Безусловно, применение изотопа натрия, который практически не дает нерастворимых солей, имеет принципиальное значение для изучения перемещения водных масс в озерах.

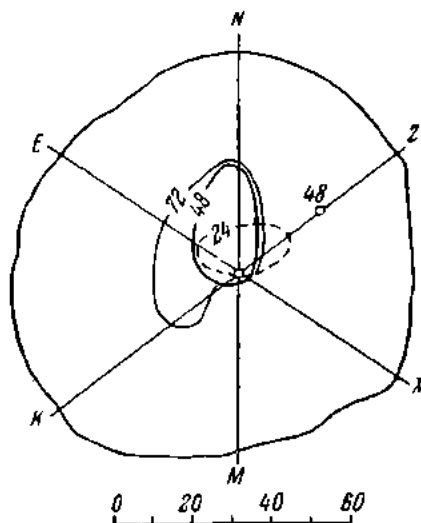


Рис. 1. Распространение радиоактивных ионов натрия в придонных слоях застойных водоемов.

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ БЫСТРОТЫ ОБМЕНА ФОСФОРом
МЕЖДУ ВОДОЙ И ИЛОМ И ИНТЕНСИВНОСТИ ЕГО ПОСТУПЛЕНИЯ
В РАЗЛИЧНЫЕ ВИДЫ ОРГАНИЗМОВ**

Хайес и Коффин (Hayes a. Coffin, 1951), Мак-Картер, Хайес, Джардрик и Камерун (Mc Carter, Hayes, Jardrey a. Cameron, 1952), Хайес, Мак-Картер и др. (Hayes, Mc Carter a. oth., 1952) одними из первых применили радиоактивные изотопы для изучения круговорота фосфора в водоемах. Они определяли быстроту процессов распределения фосфора в водной массе и его поступления в различные виды организмов, обитающих в водоемах, интенсивность обмена фосфатами между водной массой озера и иловыми отложениями.

Работы были проведены на двух небольших озерах, в одном из которых летом наблюдалось полное перемешивание воды, а в другом была резко выражена стратификация водной массы. Оба озера имели площадь около 2—3 га и глубину 5—7 м. Радиоактивный фосфор в количестве 100 мккюри был внесен в поверхностный слой воды.

Авторы указывают, что анализы иловых отложений, которые они делали через некоторые промежутки времени, показали, что в условиях прямой стратификации радиоактивные соединения фосфора иловых отложений не достигли. Через термоклин было отмечено лишь очень слабое проникновение фосфора. Через 30 суток весь внесенный фосфор практически был поглощен водной растительностью и планктоном и содержание его в воде достигло первоначальной величины. Наибольшая

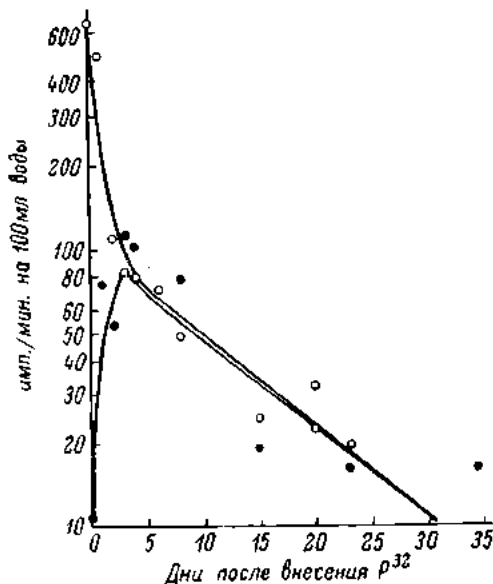


Рис. 2. Распространение радиоактивного фосфора в поверхностном (верхняя кривая) и глубинном (нижняя кривая) слоях воды озера Блюфф после его внесения в период полного перемешивания воды.

концентрация меченого фосфора в зоопланктоне была обнаружена через неделю, а в рыбах — через 2 недели.

В другом озере, лишенном водной растительности, где, по данным Хейеса и Коффина (Hayes a. Coffin, 1951), летом наблюдалась полная циркуляция воды, содержание внесенного фосфора во всей водной массе выравнялось уже на 3-й день. В дальнейшем содержание фосфора в водной массе все время падало, и на 30-й день радиоактивный фосфор в водной массе уже более не обнаруживался (рис. 2).

Авторы считают, что количество внесенного фосфора не превышало 1/500 части от его наличного содержания в водной массе.

Если в иле фосфора было в 1000 раз больше, чем в воде, а обмен фосфором между водой и илом шел энергично и равновесие устанавливалось быстро, то добавленный фосфор должен был распределиться так, что на 1000 частей в иле лишь 1 часть оставалась в воде. Иными словами, увеличение фосфора в водной массе за счет внесенного должно было составлять

не 1/1000 часть, а 1/500 000 от наличного его содержания. Такое увеличение концентрации уже не учитывалось изотопным методом.

В случае отсутствия кислорода в гипolimнионе озера возможно выделение фосфора из ила в виде $Fe_3(PO_4)_2$. Попадая в окисленную зону, закисное фосфорнокислое железо окисляется, переходит в нерастворимую форму и вновь выпадает в осадок. Авторы этих работ отмечают поступление меченого фосфата в высшую растительность, фитопланктон, зоопланктон и рыбу. Радиоавтографы, полученные с лягушек, показали большое накопление в них меченого фосфора на 40-й день.

ПРИМЕНЕНИЕ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ В КАЧЕСТВЕ БИОИНДИКАТОРОВ НА РАДИОАКТИВНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

В связи со строительством в ГДР атомной электростанции около Рейнсберга необходимо было наладить контроль над загрязнением прилегающих водоемов продуктами радиоактивного распада урана — стронцием 90 и иттрием 90.

Поскольку анализ указанных веществ требует выпаривания больших количеств используемой воды и дальнейшей сложной обработки остатка от выпаривания, то Р. Глазер (Glaser, 1963) провел ряд опытов по определению способности различных представителей водного населения оз. Штехлин к извлечению из воды радиоактивного стронция и иттрия в малых концентрациях. Наилучшие результаты получились с *Vaucheria dichotoma*. Эта водоросль сплошным ковром покрывает дно озера на глубине от 13 до 16 м.

Р. Глазер помещал пробы водоросли в мешочки из перлонового газа, подвязывал их к тросу, опускал в озеро на различную глубину и оставлял там в течение 5 дней. Затем водоросли извлекались, высушивались, озолялись и анализировались на радиоактивность зола.

Анализы загрязнения воды радиоактивными элементами производились с 28 VIII 1961 по 14 II 1962 на оз. Штехлин, которое представляет собой олиготрофный водоем с максимальной глубиной 64.5 м. Летом слой температурного скачка был хорошо выражен. Период наблюдений совпал с сильным загрязнением атмосферы радиоактивными продуктами. Это очень четко удалось отметить Глазеру в своих наблюдениях. Из рис. 3 видно, что 28 IX и 4 X радиоактивность зола *Vaucheria dichotoma*, как показали предварительные опыты, обуславливалась изотопами K^{40} и была одинакова как в эпилимнионе, так и глубже слоя температурного скачка. 23 октября радиоактивность зола водоросли, инкубировавшейся в поверхностных слоях озера, возросла почти в 10 раз. Однако слой температурного скачка предохранил гипolimнион от проникновения радиоактивных продуктов распада. В ноябре прошла полная осенняя циркуляция воды

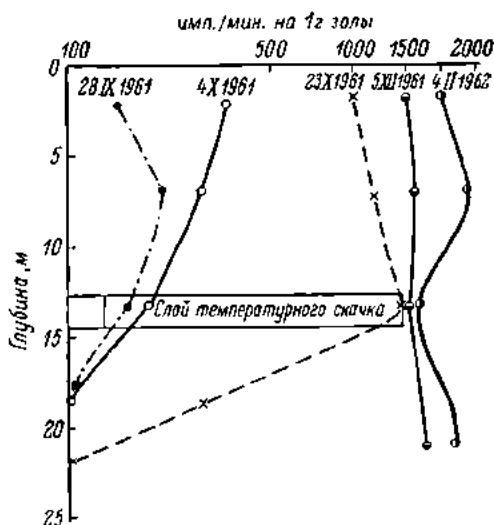


Рис. 3. Определение зараженности воды продуктами радиоактивного распада при помощи *Vaucheria dichotoma* как индикаторного растения.

в озере, и к этому времени увеличилось и количество радиоактивных загрязнений. К февралю 1962 г. радиоактивность зола *Vaucheria dichotoma* за тот же срок инкубации в озере увеличивалась по сравнению с исходной в 35 раз и загрязнения распространялись по всей водной толще. Таким образом, применение биоиндикаторов в гидробиологии является перспективным методом контроля радиоактивного загрязнения водоемов.

Аналогичные работы по изучению проникновения радиоактивных изотопов, выпавших с атмосферными осадками в период испытаний атомных бомб, были проведены Нсером (Näher, 1963) на оз. Штарриберг, в окрестностях Мюнхена. Озеро расположено в гористой местности. Глубина его достигает 114 м, и в течение лета в нем хорошо выражены температурный скачок. Водосборная площадь не велика.

Наблюдения показали, что в течение лета долго живущие радиоактивные изотопы были сконцентрированы в эпилимнионе и активность воды здесь достигала 10^{-4} мкюри/л. Металимнион задерживал их проникновение в гипolimнион. В период вертикальной циркуляции радиоактивные вещества проникли до придонных слоев, но одновременно произошло их разбавление глубинной водой.

Автор указывает, что планктон извлекал радиоактивные изотопы из воды. Радиоактивность его в 2—10 раз превышала радиоактивность того объема воды, из которого он был извлечен.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФАКТОРОВ, ЛИМИТИРУЮЩИХ РАЗВИТИЕ И ФОТОСИНТЕЗ ФИТОПЛАНКТОНА

Еще Е. Е. Успенский (1963) указывал на необходимость прогноза развития фитопланктона в водохранилищах, вода которых используется в питьевых целях. Химический анализ воды часто не дает возможности установить, какой из биогенных элементов находится в минимуме и лимитирует развитие фитопланктона.

Соответствующая методика была в различных вариантах разработана разными авторами. Сущность ее заключалась в том, что в испытываемую воду по пятерной схеме добавляются биогенные элементы — азот, фосфор, железо и паллобается, какал из этих добавок оказывает благоприятное действие на развитие внесенной извне альгологически чистой культуры водорослей (Францев, 1932) или естественного планктона (Гусева, 1952).

Учет развития водорослей при добавках биогенных элементов за время опыта в 4—5 дней производится или путем микроскопического анализа (Францев, 1932; Strom, 1933; Гусева, 1952, и др.), или сжиганием их хромовой смесью (Кузнецов, 1945), или по выделению кислорода в процессе фотосинтеза (Баранов, 1947; Винберг, 1955—1954, 1958). Однако все эти методы определения потребности фитопланктона в биогенных элементах применимы лишь в тех случаях, когда исследуемый водоем относится к мезотрофному или эвтрофному типу с хорошим развитием естественного фитопланктона. В случае олиготрофных озер, при малом содержании фитопланктона, анализы его прироста при добавке биогенных элементов как микроскопическим путем, так и кислородным методом не дают надежных результатов.

Гольдман (Goldman, 1960, 1963) применял для анализа потребности в биогенных элементах фитопланктона олиготрофных озер Аляски изотопную методику.

Вода из озера разливалась в стеклянные банки по 2—5 л, в них добавлялись нецельные вещества, такие, как витамины B_1 и B_{12} , $Ca(NO_3)_2$,

KH_2PO_4 , Na_2CO_3 , MnSO_4 , MgSO_4 или некоторые микроэлементы. Бутыли подвешивались непосредственно в озеро у береговой полосы.

Через определенные промежутки времени, когда можно было ожидать, что добавка указанных веществ скажется на развитии водорослей, из бутылей после тщательного перемешивания отбирались образцы воды по 100 мл, помещались в склянки из белого стекла и в каждую вносилось по 2 мккюри $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$. Образцы воды вновь помещались на свет на 4 часа в реку или в озеро, после чего фитопланктон отфильтровывался и определялась его радиоактивность.

Автор указывает, что путем подсчета клеток часто нельзя было отметить увеличения количества водорослей при внесении определенных биогенных элементов. Однако эти добавки заметно стимулировали фотосинтез.

Как показали анализы, развитие фитопланктона олиготрофного озера Брукс на Аляске в первую очередь лимитировалось нехваткой питательного азота, на втором месте стоял магний и только на третьем — фосфор.

Из работы Гольдмана следует, что он не знал выше перечисленных русских работ, проведенных без применения радиоактивных изотопов. Нам кажется, что при исследовании олиготрофных озер метод этот может найти в дальнейшем более широкое применение.

ПРИМЕНЕНИЕ СТАБИЛЬНОГО ИЗОТОПА АЗОТА N^{15} ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ПРОЦЕССА ФИКСАЦИИ СВОБОДНОГО АЗОТА ФИТОПЛАНКТОНОМ

Вопрос о фиксации свободного азота синезелеными водорослями изучался как при помощи обычных методов учета прироста общего азота в культуре водорослей, так и при помощи применения методики стабильных изотопов. Сводку по вопросу фиксации азота фотосинтезирующими организмами можно найти в работе Фогга (Fogg, 1956). Было установлено, что из планктонных водорослей фиксировать свободный азот могут виды, относящиеся к семействам *Anabaenae*, *Nostocaceae* и ряду других. Попытка оценить значение фиксации азота фитопланктоном в Черном озере в Косине была сделана нами путем расчета азотного баланса этого озера (Кузнецов, 1952). Однако приводимые нами цифры нужно рассматривать как сугубо приблизительные, так как они были основаны лишь на анализах общего азота в озерной воде, а при их интерпретации был сделан ряд допущений.

Первые определения величины фиксации свободного азота естественным фитопланктоном в условиях, максимально приближающихся к естественным, были проведены Ниссом, Р. Дагдейлем, В. Дагдейлем и Герингом (Dugdale a. oth., 1959; Neess, R. C. Dugdale, V. A. Dugdale a. Goering,

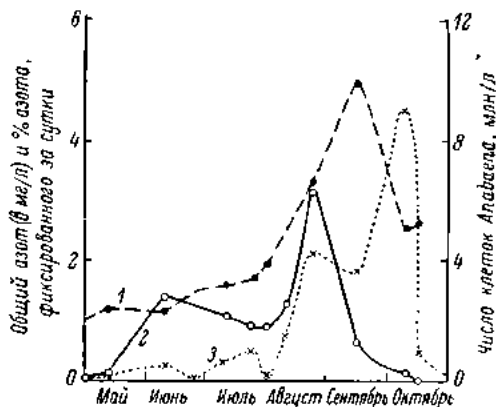


Рис. 4. Зависимость между развитием Апабаена в планктоне оз. Сактуари и фиксацией атмосферного азота.

1 — общий азот, мг/л; 2 — количество фиксированного азота из воздуха, % от общего азота; 3 — количество клеток Апабаена, млн на 1 л воды (по: В. Дагдейле и Р. Дагдейле).

1962) при исследовании оз. Санктуари в Пенсильвании. Фиксация азота изучалась с помощью стабильного изотопа азота N^{15} .

Авторы наливали испытуемую озерную воду в колбу и удаляли из нее растворенный азот (N_2^{14}) продуванием смеси кислорода и гелия. После этого в колбу вводили газообразный азот с определенным процентом стабильного изотопа азота N_2^{15} . Колба помещалась в водоем на ту глубину, с которой была взята вода для анализа, и выдерживалась в водоеме 1—2 суток. После этого содержимое колбы выпаривалось и сухой остаток сжигался по Кьельдалю. Образовавшийся при сжигании серноокислый аммоний разрушался с выделением свободного азота. В последнем определялось на масспектрометре содержание стабильного азота N^{15} . На основании сравнения соотношения N^{15} к N^{14} в атмосфере и в остатке после сжигания рассчитывалось количество азота, усвоенного из воздуха, по формуле

$$N_f = \frac{A_f \cdot N_i}{A_i},$$

где N_f — фиксированный азот в мг; A_f — избыток N^{15} в атом-процентах в общем азоте в конце опыта; A_i — избыток N^{15} в атом-процентах в обогащенном азоте, добавленном в начале опыта; N_i — общий азот в конце опыта в мг, определенный по Кьельдалю.

Авторы нашли прямую корреляцию между количеством фиксированного азота, суммарным развитием в планктоне *Alabaena flos aquae*, *A. circularis*, *A. spiroides*. Опыты показали также тесную связь между фотосинтезом и усвоением азота. Наибольшей интенсивности фиксация азота воздуха достигала в поверхностном слое воды. За сутки количество фиксированного азота на глубине от поверхности до 1 м достигало до 3% от общего азота, содержавшегося в воде озера (рис. 4).

ПРИМЕНЕНИЕ РАДИОАКТИВНОГО ИЗОТОПА УГЛЕРОДА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССОВ ФОТОСИНТЕЗА И ХЕМОСИНТЕЗА В ВОДОЕМАХ

Изучению процессов продукции и деструкции органического вещества в водоемах в настоящее время придается все большее и большее значение. Интенсивность этих процессов, а не величина биомассы планктона кладется рядом авторов (Rodhe, 1958a; Elster, 1958, и др.) в основу типологии водоемов.

Эти вопросы в СССР с исчерпывающей полнотой освещены в работе Г. Г. Винберга (1960). Наиболее точно, как нам кажется, интенсивность процессов продукции и деструкции органического вещества в водоемах может быть определена путем анализа изменения содержания растворенного кислорода в изолированных пробах воды, помещенных на ту же глубину в водоем в светлых и темных склянках. Метод этот был достаточно хорошо изучен и введен в широкую практику Г. Г. Винбергом (1934—1939, 1960).

Необходимо подчеркнуть, что радиоуглеродный метод имеет принципиальные отличия от кислородного. В то время как кислородным методом мы можем определить интенсивность процесса образования органического вещества, его валовую и чистую продукцию, а также суммарную деструкцию, радиоуглеродный метод дает нам не продукцию, а лишь количество органического вещества, образовавшегося за время опыта в результате процессов фотосинтеза или хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты.

В самом деле, если за время опыта меченая углекислота была микрофлорой ассимилирована и вновь выделилась в процессе ее дыхания или поглотившего ее зоопланктона, то это органическое вещество радиоуглеродным методом не учитывается. В противоположность этому при кислородном методе, даже если имеет место потребление фитопланктона зоопланктоном, выделившийся кислород остается в замкнутом объеме и может быть учтен в конце периода инкубации. Одновременно с выделением кислорода в процессе фотосинтеза идет и его потребление за счет дыхания фитопланктона и деструкции растворенного органического вещества, которое отдельно учитывается в темных склянках. Все это по кислородному балансу дает возможность легко рассчитать валовую и чистую продукцию органического вещества и его деструкцию, т. е. те величины, которые нельзя определить радиоуглеродным методом.

Но при использовании кислородной методики для определения первичной продукции в море и олиготрофных озерах, где фитопланктона слишком мало, встретились с двумя затруднениями: 1) практически фотосинтез не удается определить вследствие слишком малого прироста кислорода при суточной экспозиции светлых склянок; 2) метод требует постановки непосредственно в водоем изолированных проб воды на сутки, что при обследовании больших водоемов с большим количеством станций вызывает задержку экспедиционного судна.

В связи с этим Стиман-Нильсен (Stemann-Nielsen, 1952) предложил свою методику, основанную на применении радиоактивного углерода. Сущность метода заключается в том, что из водоема отбираются пробы воды с различных глубин, разливаются в склянки из белого стекла. В испытываемую воду добавляется углекислый натрий, меченный по углероду ($\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$), и склянки помещаются в люминостат с лампами дневного света определенной интенсивности. Усвоенная в процессе фотосинтеза углекислота поступает в органическое вещество фитопланктона. Последний отфильтровывается через мембранный фильтр, и его радиоактивность определяется под торцовым счетчиком. Автор вводит соответствующие поправки на интенсивность освещения и проникновение света в воде и вычисляет количество органического вещества, образовавшегося в процессе фотосинтеза из расчета на 1 м^2 поверхности водоема.

Метод этот в Советском Союзе был видоизменен Ю. И. Сорокиным (1956б, 1959б) в том отношении, что фотосинтез фитопланктона в испытываемой пробе воды производится при естественном освещении.

Сущность метода заключается в том, что поверхностная проба, куда добавлено $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ из расчета 2—4 микюри/л, в светлой склянке инкубируется в аквариуме с проточной водой на палубе судна в течение суток. Эта проба является основной, по которой рассчитывается фотосинтез на всех глубинах, и поэтому анализ должен быть проведен весьма аккуратно, с достаточной повторностью.

Далее определяется вертикальное распределение водорослей в водоеме. Для этого с соответствующих глубин берутся пробы воды, в них добавляется $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$, и пробы инкубируются в аквариуме на свету в течение 4—6 час. По величине радиоактивности фитопланктона, отфильтрованного через мембранный фильтр, судят о вертикальном распределении водорослей и выражают в виде множителя, принимая величину фотосинтеза фитопланктона в поверхностной пробе воды данного опыта за единицу.

Наконец, вторая поправка на проникновение света в водоем ставится 1 раз для всех определений данного рейса и требует суточной или полусуточной станции.

Для этого вода берется с одного горизонта, разливается по светлым склянкам и инкубируется с добавкой $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ непосредственно в самом водосеме. Величина фотосинтеза в поверхностной пробе воды принимается за единицу, а на различных глубинах выражается соответствующим дробным числом. Перемножая величину фотосинтеза в поверхностной пробе воды, определенную в суточном опыте в условиях аквариума, на соответствующие коэффициенты по распределению водорослей и проникновению света, Ю. И. Сорокин получает величину фотосинтеза, выраженную в миллиграммах С на 1 л воды по различным глубинам. Отсюда можно пересчитать и величину фотосинтеза на 1 м^2 .

Некоторое усложнение схемы анализа, как видно из табл. 4, дает возможность применить вышеуказанный метод для определения фотосинтеза зеленых и пурпурных бактерий, а также для определения величины и интенсивности процессов хемосинтеза.

Таблица 4

Схема постановки опыта по определению фотосинтеза и хемосинтеза

Характер воды	Условия постановки опыта	Что определялось
Не фильтрованная	Светлая склянка.	Фотосинтез бактерий и фитопланктона, хемосинтез и гетеротрофная ассимиляция CO_2 .
	Темная »	Хемосинтез и гетеротрофная ассимиляция CO_2 .
Профильтрованная через мембранный фильтр № 5 с порами от 1 до 3 мк	Светлая склянка.	Фотосинтез, хемосинтез бактерий и гетеротрофная ассимиляция CO_2 .
	Темная »	Хемосинтез и гетеротрофная ассимиляция CO_2 .

1. Определения величины фотосинтеза фитопланктона и пурпурных бактерий

В настоящее время для определения величины фотосинтеза фитопланктона радиоуглеродный метод в различных его видоизменениях получил весьма широкое распространение (Goldman, 1960, 1963; Saunders a. oth., 1962). Стиман-Нильсен (Stemann-Nielsen, 1952) провел большое количество определений фотосинтеза фитопланктона, участвуя в кругосветной экспедиции на э/с «Галател», и показал, что наибольшей величины фотосинтез достигает в тех районах Тихого и Атлантического океанов, где имеется подъем к поверхности глубинных вод, богатых биогенными элементами.

Эти данные в значительной мере были подтверждены и дополнены Ю. И. Сорокиным (1959а), Сорокиным и Кляшторным (1961). Они указывают, кроме того, что особенно важно при определении величины фотосинтеза фитопланктона обращать большое внимание на его вертикальное распределение. При большой прозрачности воды фитопланктон в море часто дает максимум развития в верхней части слоя температурного скачка, где имеет место поступление биогенных элементов из глубинной зоны. В этом случае при отборе проб для анализа со стандартных горизонтов можно легко пропустить наиболее трофогенный слой и получить заниженные результаты фотосинтеза фитопланктона.

Основное же значение радиоуглеродного метода в олиготрофных водах заключается в его большой чувствительности, как это можно видеть из

табл. 2, где приведены данные анализов радиоуглеродным методом и сделаны теоретические пересчеты на кислородный метод.

Из приведенной таблицы видно, что, как правило, количество органического вещества, образующегося в процессе фотосинтеза за сутки в море и олиготрофных озерах, выражается сотыми и тысячными долями углерода на 1 л. Эта величина с большой степенью достоверности определяется радиоуглеродным методом. Если же мы найдем путем расчета кислородный

Т а б л и ц а 2

Величина фотосинтеза фитопланктона в море и некоторых олиготрофных озерах

Место отбора проб для анализа	Образование органического вещества			Автор
	мг С на 1 л в сутки в первичном горизонте	г С на 1 м ² в сутки	мг О ₂ на 1 л в сутки в первичном горизонте (по расчету)	
Японское море	0.00013	0.0025	0.00035	Сорокин и Коблец-Мипке, 1958.
Японское море	0.12	1.9	0.324	
Тихий океан	0.003	0.11	0.0081	
Тихий океан, береговая зона о. Хоккайдо	0.013	0.18	0.035	Сорокин и Кляшториш, 1961.
Атлантический океан, камарское течение	0.0027	0.11	0.0073	
Атлантический океан, южн. экватор. течение	0.00083	0.189	0.00216	
Атлантический океан, Саргассово море	0.000109	0.0099	0.00029	Goldman, 1960
Оз. Накпек, Аляска	0.0103	0.164	0.028	
Оз. Брукс, Аляска	{ 0.0038	0.170	0.010	Kodbe, 1958b.
	{ 0.0019	0.088	0.005	
Нижнее Луптейское озеро	{ 0.02	0.110	0.054	
Лапландские озера	{ 0.002	0.025	0.0054	
	{ 0.005	0.035	0.0135	
Оз. Оркен	{ 0.0019	0.040	0.0051	Кузнецов и Гамбарян, 1960.
	{ 0.060	0.300	0.1620	
	{ 0.200	0.560	0.540	
	{ 0.050	0.410	0.135	
Цюрихское озеро	{ 0.004	0.109	0.0108	Гамбарян, 1961.
Севан малый	{ 0.0026	0.442	0.007	
Севан большой	{ 0.0048	0.099	0.013	Романенко, 1965.
Севан	{ 0.013	0.028	0.035	
Байкал	{ 0.0206	0.046	0.056	
	{ 0.0184	0.041	0.050	Романенко, 1965.
Онежское озеро	{ 0.025	0.073	0.067	
	{ 0.018	0.072	0.049	

эквивалент этих величин, то в большинстве случаев это будут сотые доли миллиграмма кислорода на 1 л. Чувствительность кислородного метода не превышает 0.05 мг О₂ на 1 л, отсюда очевидно, что в море и олиготрофных озерах анализ величины первичной продукции органического вещества кислородным методом малодостоверен или вообще неприменим.

Как показали наблюдения, проведенные на олиготрофном озере Севан (Кузнецов и Гамбарян, 1960), изотопный метод дает возможность учесть величину фотосинтеза даже в том случае, когда во время суточной экспо-

зиции в изолированных пробах воды в водоеме не замечается прироста кислорода. Несмотря на то что максимальная величина фотосинтеза в поверхностном слое воды не превышала 0.05 мг С на 1 л, как это видно из табл. 2, величина фотосинтеза на единицу площади достигала на некоторых станциях 100—150 мг С на 1 м². Это зависело от того, что прозрачность воды была велика, свет проникал до глубины 20—30 м и фотосинтез шел до большой глубины.

Наблюдения Ю. И. Сорокина (1958) на Рыбинском водохранилище показали, что летом 1955 г. величина фотосинтеза фитопланктона в различных частях водохранилища колебалась от 0.1 до 5 г С на 1 м² в сутки. Таким образом, для получения более или менее точной величины фотосинтеза по всему водоему за 2—3 дня приходилось делать до 40 станций, что было бы совершенно невозможно при использовании кислородного метода (Сорокин, 1959).

Поэтому радиоуглеродный метод определения величины фотосинтеза фитопланктона широко применялся при обследовании Горьковского, Куйбышевского, Мингечаурского водохранилищ и других водоемов, отличающихся большой площадью и неравномерным распределением фитопланктона.

Результаты применения изотопной методик по исследованию ряда водохранилищ приведены в табл. 3.

Таблица 3

Продукция органического вещества в процессе фотосинтеза
в водохранилищах в 1957 г.

Водохранилище	Год за- полнения	Год на- лиза	Июль- ский, мг С на 1 м ² в сутки	Головая, г С на 1 м ²	Авторы
Рыбинское	1941	1956	296	51.2	Сорокин, 1958а.
Горьковское	1956	1958	510	73.2	Сорокин, Розанова и Соко- лова, 1959.
Куйбышевское	1957	1959	479	143.0	Салманов, 1959.
Мингечаурское	1957	1960	1700	217.5	Салманов, 1959.

Примечание. Принято, что в Мингечаурском водохранилище фотосинтез фитопланктона происходит круглый год и зимой соответствует октябрьскому.

Из таблицы видно, что наибольшей величины фотосинтез фитопланктона достигает на 1—2-й год после заполнения водохранилища водой. В «старых» водохранилищах, как например Рыбинское, фотосинтез по своей величине приближается к таковому в мезотрофных озерах.

2. Фотосинтез окрашенных серобактерий

Как известно, образование органического вещества в процессе фотосинтеза у окрашенных серобактерий происходит в анаэробных условиях и без выделения молекулярного кислорода. Поэтому для определения количества образовавшегося органического вещества в этих условиях кислородный метод вообще неприменим. Единственным путем определения фотосинтеза у окрашенных серобактерий является применение радиоуглеродного метода. Предложенная нами схема постановки опыта представлена в табл. 1.

Одним из наиболее доступных водоемов, где в гипolimнионе наблюдается сильное развитие пурпурных серобактерий, является меромикти-

ческое озеро Беловодь Владимирской обл. Здесь соответствующие определения фотосинтеза фитопланктона и пурпурных серобактерий были проведены Н. П. Ляликовой (1957).

Как видно из рис. 5, поверхностные слои озера до глубины 13 м содержали растворенный кислород, а от 13 до 24 м вся вода была заражена сероводородом, причем у дна количество H_2S достигало 25 мг/л. На верхней границе сероводородных слоев вода от массового развития пурпурных бактерий в июле 1954 г. имела розовый цвет. Свет в озере проникал до глубины 16,5 м, т. е. глубже зоны массового развития пурпурных серобактерий.

Как видно из приводимого рисунка, фотосинтез пурпурных бактерий был сосредоточен в очень узком слое от 13,5 до 14 м, причем за сутки образование органического вещества в процессе фотосинтеза достигало 0,3 мг С/л, что было почти в 6 раз больше величины фотосинтеза фитопланктона в поверхностном слое воды.

Применение радиозотопного метода в условиях водоема в данном случае дало возможность решить весьма важный принципиальный вопрос о наиболее благоприятных условиях развития пурпурных серобактерий.

Очевидно, массовое развитие и наиболее интенсивный фотосинтез этих бактерий в верхнем слое сероводородной зоны озера зависел от того, что здесь имеется сероводород, который для фотосинтеза пурпурных серобактерий необходим как донатор водорода, и сюда проникает свет. Выше этого слоя пурпурные бактерии отсутствуют ввиду наличия кислорода и отсутствия сероводорода.

В связи с этим мало обоснованными являются утверждения А. Г. Родиной (1963) о нахождении пурпурных серобактерий в водной массе оз. Светлого, где отсутствует сероводород, а растворенный кислород присутствует во всей водной толще.

3. Изучение процессов хемосинтеза в водоемах

Образование органического вещества в водоемах возможно также за счет процессов хемосинтеза, для которого источником энергии может быть окисление метана, водорода, сероводорода, аммиака, закисных соединений железа и некоторых других соединений, образующихся при анаэробном распаде органического вещества иловых отложений.

Таким образом, хемоавтотрофные процессы в большинстве водоемов являются одним из завершающих звеньев круговорота органического вещества. Они завершают процессы распада новым синтезом бактериального белка из углекислоты и минеральных солей. Хемосинтез в водоемах

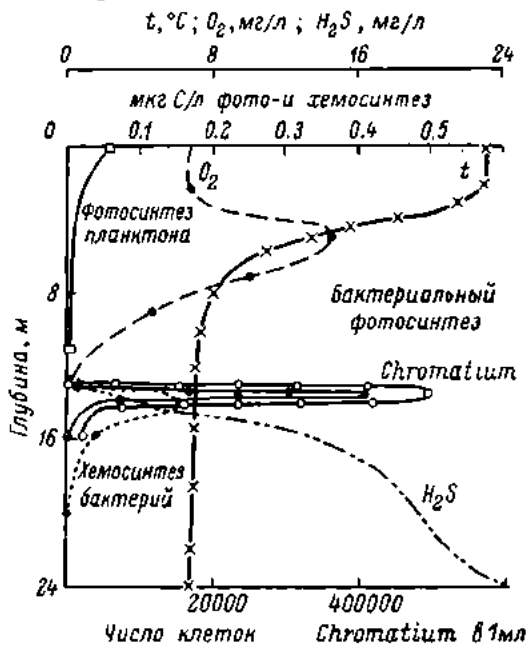
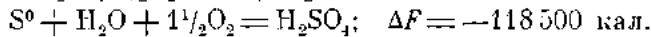
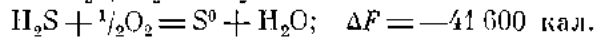
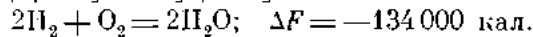
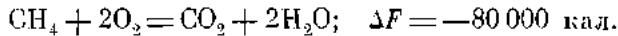


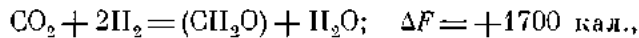
Рис. 5. Бактериальный фотосинтез и хемосинтез в оз. Беловодь.

следует рассматривать как вторичный процесс, который в конечном счете использует солнечную энергию, связанную при фотосинтезе органического вещества. На это в свое время правильно указывал Г. Г. Винберг (1934).

Основными источниками энергии, которые могут быть использованы бактериями в водоеме в процессе хемосинтеза, являются окисление метана, водорода и восстановленных соединений серы.



Выделяющаяся при этом свободная энергия используется метанооксиляющими, водородоксиляющими и тионовыми бактериями на построение органического вещества. Так, водородные бактерии на усвоение одной молекулы углекислоты затрачивают 1.7 ккал. (Сорокин, 1956а):



если восстановителем является молекулярный водород, или 112 ккал., если восстановителем углекислоты является водород воды (Baas-Besking a. Parks, 1927).

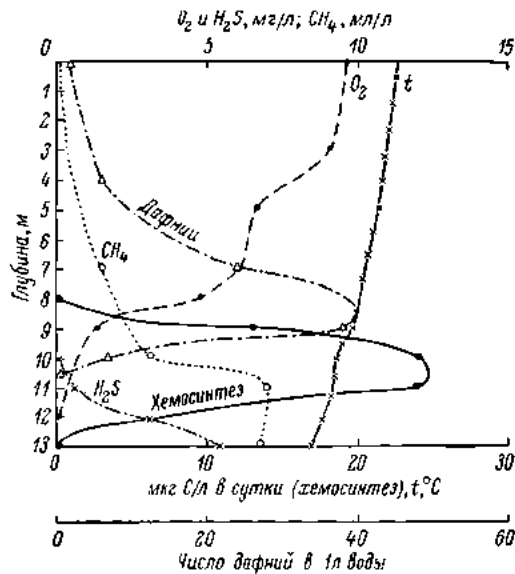


Рис. 6. Хемосинтез в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища [пересчитано по данным Ю. И. Сорокина (1961), гетеротрофная ассимиляция углерода принята равной 6 % от бактериальной биомассы].

Использование выделяющейся свободной энергии может быть более или менее полным и, как показали Г. Лис (1958) для *Nitrosomonas* и П. П. Ляликова (1958) для *Thiobac. ferrooxidans*, зависит от возраста культуры.

Поскольку в процессе хемосинтеза органического вещества, как и при бактериальном фотосинтезе, свободный кислород не выделяется, то процесс этот может быть учтен так же, как и бактериальный фотосинтез, только радиоуглеродным методом. Анализ заключается в том, что испытуемая вода с добавкой $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ инкубируется сутки в замкнутом сосуде в темноте при температуре водоема. После этого бактерии отфильтровываются через мембранный фильтр и активность их учитывается под торцовым счетчиком (Сорокин,

1957; Кузнецов и Романенко, 1963).

Однако в этих условиях в биосинтезе органического вещества из углекислоты могут принимать участие и гетеротрофные организмы. При гетеротрофной ассимиляции углекислоты последняя, принимая участие в пентозном цикле, или цикле Кребса, также вовлекается в конструктивный обмен. Но в этом случае источником энергии служит окисление органических веществ клетки в процессе дыхания.

Количество углекислоты, вступающей в конструктивный обмен, примерно у двадцати штаммов бактерий было определено Ю. И. Сорокиным (1961в). Для различных видов гетеротрофных бактерий величина эта составляла от 1.5 до 18% от биомассы бактерий.

У миксотрофных организмов в присутствии углеводов усвоение углекислоты колебалось от 10 до 30%. При культивировании водородных бактерий в отсутствие органического вещества, т. е. в условиях хемосинтеза, органическое вещество бактериальной биомассы полностью было образовано за счет углекислоты бикарбонатов.

Дальнейшие работы по изучению гетеротрофной ассимиляции углекислоты суммарной микрофлорой воды в образцах из Рыбинского водохранилища были проведены В. И. Романенко (1964а). Он определял в биомассе бактерий процент органического вещества, образовавшегося за счет гетеротрофной ассимиляции CO₂ при культивировании бактерий на естественной воде и при добавке к естественной воде глюкозы или пептона. Оказалось, что при длительности опыта в несколько часов в биомассе бактерий содержание углерода, поступившего за счет гетеротрофной ассимиляции, достигает стабильной величины 6—7%.

Таблица 4

Величина хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты естественной микрофлорой различных водоемов

Водоем	Место отбора пробы для анализа		Какие газы присутствуют в воде	Группа бактерий-хемосинтетиков	С, мгл в сутки		
	слой	глубина, м			хемосинтез + гетеротрофная ассимиляция	гетеротрофная ассимиляция (по расчету)	хемосинтез по разности
Рыбинское водохранилище (открытая часть над руслом Мологи, зпма).	Придонный.	7	O ₂	—	0.003	0.0007	0.0023
	7	7	O ₂	—	0.0015	0.0048	- 0.0033
	Поверхностный.	0	O ₂	—	0.0044	0.0017	0.0027
Куйбышевское водохранилище (Черемшанский залив).	Придонный.	17	O ₂ , CH ₄ , H ₂	Водород- и метан-окисл.	0.0231	0.0015	0.0216
	Поверхностный.	0	O ₂	—	0.004	0.006	- 0.002
	Средний.	10	O ₂ , H ₂ S, CH ₄	Тиюновые и метан-окисл.	0.033	0.009	- 0.024
Оз. Беловодь Влад. обл.	Придонный.	13	CH ₄ -H ₂ S	Тиюновые.	0.005	0.010	- 0.005
	Средний.	14	O ₂ , H ₂ S	Тиюновые.	0.150	0.003	- 0.147
Онежское озеро (середина).	Придонный.	63	O ₂	—	0.0003	0.00039	- 0.00009
		72	O ₂	—	0.00045	0.00029	0.00016
		68	O ₂	—	0.00021	0.00064	- 0.00043

Попытка определить гетеротрофную ассимиляцию углекислоты культурами гетеротрофных бактерий, которые были взяты из музея живых культур и выделены из воды Ладожского озера, была произведена Т. В. Жаровой (1963). Автор также показал, что гетеротрофные бактерии при своем развитии на органических средах способны фиксировать углекислоту.

На основании своих работ Ю. И. Сорокин (1961б, 1963) и В. И. Романенко (1964, 1965) приходят к выводу, что при определении хемосинтеза в естественных водоемах по вышеприведенному методу определяется суммарная величина хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты.

Для определения количества органического вещества, образовавшегося за счет процесса хемосинтеза, нужно из суммарной величины фиксации углекислоты за счет бактериальных процессов вычесть величину гетеротрофной ассимиляции. Последнюю легко рассчитать, взяв 2—6% от углерода биомассы общего количества бактерий воды, в которой определяется величина хемосинтеза. Биомасса бактерий рассчитывается на основании средней величины клеток в препарате и общей численности бактерий, определенной прямым микроскопическим методом. Результаты определения величины хемосинтеза были получены разными авторами в различных водоемах и приведены нами в табл. 4 и на рис. 6. Величина гетеротрофной ассимиляции принята равной 6% углерода биомассы бактерий.

Из приведенных данных видно, что заметные величины образования органического вещества за счет процессов хемосинтеза в естественных водоемах идут лишь при строго определенных условиях. Хемосинтез происходит там, где наблюдается распад ила с образованием метана и водорода, как это имеет место в Рыбинском водохранилище над руслом Мологи, или там, где идет образование сероводорода в процессе бактериальной редукции сульфатов. Эти данные хорошо согласуются с высказанными нами предположениями (Кузнецов, 1952, 1955) о второстепенной роли хемосинтеза в образовании органического вещества в водоемах и идут вразрез с утверждениями А. Г. Родной (1951), которая придавала большое значение хемосинтезирующим организмам в питании зоопланктона естественных водоемов.

4. Применение метода радиоавтографии для учета хемосинтезирующих бактерий в водоемах

Как уже было выше указано, для большинства озер и водохранилищ метанокисляющие и водородокисляющие бактерии являются основными группами бактерий, участвующих в хемосинтезе. Однако учет их на жидких средах дает записанные данные, так как жидкие среды, хотя и являются эффективными, но далеко не оптимальными.

Рост этих бактерий значительно лучше идет на твердых минеральных средах в атмосфере метана и воздуха или водорода и воздуха, однако при этом на поверхности агара вырастает целый ряд посторонних бактерий, по-видимому, использующих минимальные количества растворимых органических веществ агар-агара.

В связи с этим В. И. Романенко (1959) была разработана методика учета метап- и водородокисляющих бактерий путем получения радиоавтографов их колоний.

Если в минеральную среду Мюнца или Громана ввести $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$, то колонии этих бактерий, фиксируя меченую углекислоту, становятся радиоактивными.

Самый ход анализа заключается в следующем. Испытуемая вода фильтруется через плотный мембранный фильтр, последний помещается в чашку Петри с твердой минеральной средой Мюнца, куда добавлена $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$. Рост бактерий происходит на поверхности фильтра в атмосфере метана и воздуха. Через 5—10 дней фильтр высушивается и крепко прижимается в темноте к эмульсии фотопленки. Экспозиция длится 7 дней. Пленка проявляется, и колонии метанокисляющих бактерий дают на эмульсии радиоавтографы в виде черных точек.

Сравнительная оценка радиоавтографического и иных методов учета метанооксиляющих бактерий показала, что путем получения радиоавтографов удастся обнаружить в воде в 10 раз больше бактерий, чем методом разведения и посева на жидкой среде.

В. И. Романенко (1959) применил указанный метод для анализа воды и ила Рыбинского водохранилища и показал, что численность этих бактерий в поверхностных слоях воды достигает нескольких клеток в 1 мл, в придонных уже выражена десятками и сотнями, а в поверхностных слоях иловых отложений достигает нескольких тысяч в 1 мл ила.

Все это хорошо согласуется с характером ила и величиной хемосинтеза в водной массе, на чем мы останавливались выше.

ПРИМЕНЕНИЕ РАДИОАКТИВНЫХ ИЗОТОПОВ СЕРЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ПРОЦЕССОВ ЕЕ ВОССТАНОВЛЕНИЯ И ОКИСЛЕНИЯ

Целый круг вопросов, связанных с изучением интенсивности процессов образования сероводорода в водоемах или его окисления до серы и серной кислоты, может быть решен путем применения радиоактивных соединений серы.

Сущность метода применения радиоактивных изотопов серы аналогична тому, что было сказано о методах изучения круговорота углерода.

Если изучается интенсивность процесса сульфатредукции, то в темную склянку с изолированной пробой испытуемой воды или ила вносится определенное количество $\text{Na}_2\text{S}^{35}\text{O}_4$. Проба инкубируется в условиях, максимально приближающихся к условиям естественного водоема, и после определенного срока инкубации в нее вводится уксуснокислый кадмий. При этом образуется осадок сульфида кадмия, и его активность определяется под торцовым счетчиком. Зная общую радиоактивность сульфатов в начале опыта, радиоактивность образовавшегося сульфида и общее количество сульфатов в пробе, можно легко рассчитать количество образовавшегося сероводорода в единицу времени.

В качестве контроля служит параллельная проба, куда введен формалин. Здесь образование сероводорода может идти исключительно за счет химического окисления.

Второй круг процессов в водоеме связан с окислением сероводорода. Поскольку процесс этот может идти или чисто химически, или за счет деятельности тионовых бактерий, или на свету за счет пурпурных серобактерий, то опыт ставится в трех склянках: 1) в светлой с добавкой формалина и Na_2S^{35} , 2) в темной с добавкой Na_2S^{35} и 3) в светлой с добавкой Na_2S^{35} .

В результате окислительных процессов меченые сероводород и сульфиды в склянках окисляются и в них появляется меченая сера и меченый сульфат в количествах, пропорциональных интенсивности процессов окисления. Методику разделения всех этих форм серы предложил М. В. Иванов (1959). Сущность ее заключается в следующем.

Сразу после окончания экспозиции склянок в водоеме в них добавляется уксуснокислый кадмий, который связывает оставшиеся не окисленными сульфидные ионы в виде CdS^{35} .

Затем определенный объем воды из склянки вместе с взмученным осадком фильтруется через мембранный фильтр. По радиоактивности осадка на фильтре можно рассчитать сумму серы сульфидов, молекулярной и находящейся в телах бактерий. В фильтрате, после осаждения хлористым барием, определяются меченые сульфаты, а на фильтре, после растворения

CdS в соляной кислоте, — сумма молекулярной серы и серы, находящейся в телах бактерий. Далее фильтр промывается бензолом, молекулярная сера растворяется, и последующий подсчет под торцовым счетчиком дает возможность вычислить количество серы в телах бактерий.

Таким образом, зная общее количество сульфидов в исходной пробе воды, можно было легко рассчитать интенсивность их окисления до серы и до сульфатов. Постановка опыта в светлых и темных склянках, а также с фиксированным материалом дала возможность разделить чисто химические процессы и микробиологические.

1. Определения интенсивности процессов восстановления сульфатов

Опыты по изучению сульфатредукции были проведены в олиготрофном озере Беловодь, где восстановление сульфатов происходит только в иловых отложениях и в сутки образуется 0.1—0.2 мг/л сероводорода (Иванов, 1956).

Более подробно этот процесс изучался М. В. Ивановым и Л. С. Тереховой (1959а, 1959б) в эвтрофном озере Соленом близ Сольвычегодска.

Таблица 5
Интенсивность образования сероводорода в воде и иловых отложениях оз. Соленого, март 1957 г. (по М. В. Иванову)

Образец	Глубина взятия пробы воды (в м) и горизонт ила (в см)	Интенсивность образования сероводорода (в мг/л в сутки)
Вода . . .	1 м	0.0187
	3 м	0.0173
	4.5 м	0.0202
Ил	0—10 см	0.932
	10—20 см	0.127
	20—30 см	0.017

Данные анализов воды и ила, проведенных в марте 1957 г., представлены на табл. 5, из которой видно, что интенсивность процессов редукции сульфатов в водной массе с образованием сероводорода не превышала 0.01—0.02 мг H₂S в 1 л воды в сутки, в то время как в поверхностном слое иловых отложений достигала 0.93 мг H₂S в сутки на 1 л ила. При этом редукция сульфатов на глубине 10 см от поверхности ила шла в 7 раз слабее, чем на поверхности ила.

Интенсивность редукции сульфатов в поверхностном слое ила в июне 1958 г. была во много раз больше и достигала почти 19 мг H₂S на 1 л ила в сутки в той части озера, где наблюдалось скопление органического вещества.

Интересно отметить, что зачастую большая интенсивность процесса не совпала с большей численностью десульфуризирующих бактерий.

Часто наибольшее число *Desulfovibrio desulfuricans* наблюдалось на глубине 10—20 см от поверхности ила, а интенсивность редукции сульфатов была наименьшей в самом поверхностном слое ила.

Определение интенсивности редукции сульфатов изотопным методом и одновременно образования сероводорода в иловых отложениях ряда водохранилищ изучали Г. А. Соколова, Ю. И. Сорокин и П. В. Кравцов (Соколова и Сорокин, 1958; Кравцов и Сорокин, 1959) и др. Полученные ими данные свидетельствуют о том, что этот процесс идет в илах Рыбинского водохранилища со скоростью 0.01—0.1 мг H₂S на 1 л в сутки и особенно больших величин достигает в Куйбышевском водохранилище, где не только вода, но и залитые почвы содержат большое количество сульфатов.

2. Определение интенсивности процессов окисления сероводорода и сульфидов

Окисление сероводорода и сульфидов может протекать в озерах до молекулярной серы и до серной кислоты. Направление процесса и деятель-

ности отдельных групп бактерий зависит от ряда экологических условий. Схематически эти процессы представлены в табл. 6.

Таблица 6

Схема окисления восстановленных соединений серы

Процесс	Характеристика процесса	Свободная энергия ΔF кал.	pH среды	Основные организмы
Фотосинтез (идет только на свету).	$2H_2S + CO_2 \rightarrow 2S^0 + (CH_2O) + H_2O$	+35300	6—9	<i>Chromatium</i> sp. sp.
	$H_2S + 2CO_2 + 2H_2O \rightarrow 2(CH_2O) + H_2SO_4$	—		<i>Chlorobium</i> sp.
Хемосинтез (идет на свету и в темноте).	$H_2S + H_2O_2 = H_2O + S^0$	-41500	6—9	<i>Beggiatoa</i> sp. sp.
	$S^0 + H_2O_2 + H_2O = H_2SO_4$	-118500	5—9	<i>Thiobacillus thio-parus</i> , <i>Th. thio-oxidans</i> .

Моченый сульфид для изучения процесса окисления сероводорода и сульфидов был применен М. В. Ивановым (1957) в Серном озере. Это озеро имеет площадь около 2 га, максимальную глубину 2 м и питается водами, поступающими из пермских отложений. Ежедневно из двух источников поступает в озеро около 6 млн л воды, содержащей около 85 мг/л сульфидов. На дне и берегах озера отлагается молекулярная сера, которая в XVIII в. использовалась для изготовления пороха.

Микробиологические анализы воды показали наличие в озере большого количества пурпурных серобактерий и тионовых *Thiobacillus thio-parus*. Однако один микробиологический анализ не дал возможности оценить интенсивность процессов окисления сульфидов и образования серы. Определение интенсивности процесса окисления сульфидов, проведенное М. В. Ивановым (1957) по выше описанной методике, показало, что окисление сульфида в склянках без формалина, т. е. одновременно химически и в результате деятельности бактерий, шло во всех случаях в 2—3 раза интенсивнее, чем за счет абиогенного окисления воздухом. Сравнение интенсивности окисления в светлых и темных склянках в отсутствие формалина дало возможность сделать заключение, что тионовые бактерии в основном окисляют сероводород до молекулярной серы, а пурпурные серобактерии — до сульфатов.

Зная общее количество сероводорода в воде, поступающей в озеро, и в воде, вытекающей из него, М. В. Иванов (1957) подсчитал приблизительно масштабы окислительных процессов в самом озере. Он определил, что за время прохождения воды через озеро окисляется около 46 мг/л сероводорода, а при дебете 6 млн л за сутки окисляется 270 кг сероводорода. Опыты с изотопами показали, что из этого количества 56.7% окисляется до серы и 43.3% до сульфатов. Иными словами, продукция молекулярной серы достигает 150 кг в сутки. Часть ее окисляется дальше до серной кислоты.

ПРИМЕНЕНИЕ ИЗОТОПНЫХ МЕТОДОВ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ТРОФОЛОГИЧЕСКИХ ВЗАИМОТНОШЕНИЙ В ВОДОЕМЕ

Питание зоопланктона и отдельных представителей зообентоса широко изучалось в условиях эксперимента Н. С. Гаевской (1948), К. В. Горбуновым (1953), А. Г. Родиной (1949, 1951) и др. Однако вопросы об избира-

тельности корма для отдельных представителей зоопланктона и об его усвоении в условиях водоема в ряде случаев оставались еще спорными или во всяком случае недостаточно ясными.

В связи с этим радиоизотоп фосфора P^{32} был применен для изучения избирательности кормов, а радиоизотоп углерода — для изучения усвоения отдельных кормов.

Избирательность питания путем применения радиоизотопов фосфора изучала А. Г. Родина (1957) в опытах с *Daphnia pulex*, *Chironomus plumosus*, *Procladius* sp., *Sphaerium corneum*, *Limnaea stagnalis* и др.

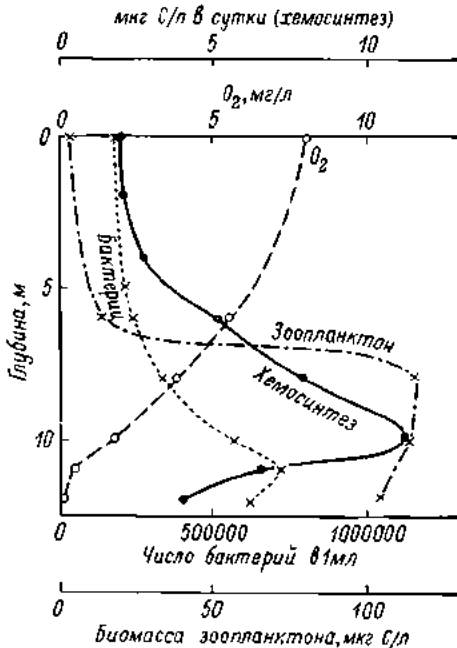


Рис. 7. Хемосинтез и распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище над затопленным руслом Мологи (пересчитано по данным Ю. И. Сорокина, в величину хемосинтеза введена поправка на гетеротрофную ассимиляцию углекислоты).

По изучению усвоения различных кормов была проведена целая серия работ. Ю. И. Сорокин (1963) разработал приемы метки водорослей и бактерий радиоактивным изотопом углерода и самую методику определения усвоения кормов консументами.

Питание ветвистоусых рачков изучалось в опыте с естественной водой, а личинок хирономид в чашках Петри — с илом, куда вносились меченые бактерии или водоросли. По истечении опыта консументы отсаживались в чистую воду с естественным немеченым кормом на такой срок, чтобы их кишечника были освобождены от радиоактивного корма. После этого радиоактивность консументов определялась под торцовым счетчиком. Зная исходную радиоактивность корма, можно было легко рассчитать количество углерода, которое приходится на единицу его радиоактивности. Перемножив указанный эквивалент на радиоактивность консументов, можно было определить количество усвоенного углерода кормов.

Количество корма, усвоенного за сутки, Ю. И. Сорокин выражал в процентах к весу консумента и таким образом определял питательность раз-

Отдельные виды бактерий метились по фосфору путем культивирования их на средах с $KH_2P^{32}O_4$. Далее приготавливались смеси из одинакового количества клеток различных бактерий, причем в каждой смеси был лишь один вид бактерий, который был помечен по P^{32} .

Если избирательно поедается какой-нибудь вид бактерий, то на той смеси бактерий, в которой данный вид был радиоактивным, большая метка должна была быть и у консументов.

Данные 2-часовых опытов показали, что *Daphnia pulex*, *Limnaea stagnalis* и *Bulinus* sp. предпочитают клетки азотобактера, а *Coretus corneus* — *Bac. subtilis*.

При изучении избирательности корма подопытными объектами определение радиоактивности консументов следует проводить в кратковременном опыте тотчас же после извлечения их из опытных сосудов. Это необходимо делать для того, чтобы учесть радиоактивность корма, находящегося в кишечнике, пока метка не перейдет в тело консумента.

личных кормов. Ему удалось показать, что личинки хирономид хорошо усваивают бактериальный корм и синезеленые водоросли, находясь в аквариумах с естественным илом. Дафнии хорошо усваивают как бактериальные корма, так и протокочковые водоросли (Сорокин и Мешков, 1959).

Далее А. В. Монаков и Ю. И. Сорокин (1959) изучали усвоение протокочковых водорослей различными видами циклопов.

Несмотря на то что кишечники всех видов циклопов содержали водоросли, усвоение их происходило лишь у *Diatomus graciloides*. *Acantocyclops viridis* и *Mesocyclops leuckarti* практически протокочковые водоросли не усваивали.

С помощью этого метода Ю. И. Сорокиным совместно с сотрудниками Института биологии внутренних вод были изучены экологические особенности питания разными кормами инфузорий, колероваток, хищных и фильтрующих клadoцер, копепоид, олигохет, моллюсков и личинок рыб (Сорокин, 1963).

Очевидно, радиоуглеродный метод является весьма плодотворным в изучении закономерностей питания водных организмов и в изучении вторичной продукции водоемов.

Наконец, используя изотопную методику, Ю. И. Сорокин показал, что в зимнее время массовое скопление зоопланктона в Рыбинском водохранилище на глубине 8—12 м над бывшим руслом реки Молога хорошо совпадает с зоной, где активно протекает процесс хемосинтеза за счет окисления метана, выделяющегося из донных отложений, как это видно из рис. 7, составленного нами по данным Ю. И. Сорокина (1957). В данные по хемосинтезу внесена соответствующая поправка на гетеротрофную ассимиляцию углекислоты, равная 6% от биомассы бактерий.

Аналогичное явление было отмечено Ю. И. Сорокиным и в Сусканском заливе Куйбышевского водохранилища, где шло окисление сероводорода и хемосинтез сопровождался массовым развитием тионовых бактерий (рис. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подытоживая все выше сказанное, мы считаем, что применение радиоактивных изотопов в гидробиологических исследованиях уже сейчас позволяет упростить некоторые важные определения, такие, как измерение фотосинтетической деятельности фитопланктона и учет питания водных организмов, и определить интенсивность протекания процессов хемосинтеза и круговорота серы, фосфора и углерода в природе. Последнее уже имеет принципиальное значение, так как эти вопросы без применения методики радиоактивных изотопов до сих пор были неразрешимы.

Наконец, уже первые попытки Ю. И. Сорокина (1961а, 1961б, 1961в) применить радиоактивные изотопы для изучения пищевых взаимоотношений водных организмов показали перспективность использования изотопной методики для решения вопросов трофологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов И. В. 1947. Исследование фотосинтеза в водоемах силурийского плато Ленинградской обл. Вестн. ЛГУ, вып. 7.
- Винберг Г. Г. 1934—1939. К вопросу о балансе органического вещества в водоемах. Сообщ. I—V. Тр. Лимнолог. ст. в Косине, вып. 18, 1934; вып. 20, 1935; вып. 21, 1937; вып. 22, 1939.
- Винберг Г. Г. 1953—1954. Исследования потребности в минеральных удобрениях рыбоводных прудов БССР. Уч. зап. БГУ, т. 17, Минск.
- Винберг Г. Г. 1958. Общие задачи и некоторые методы гидробиологических исследований на рыбохозяйственных прудах. Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, № 1.

- В и л б е р г Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Изд. АН БССР, Минск.
- Г а е в с к а я Н. С. 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи. В сб.: Памяти акад. С. А. Зернова, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Г а м б а р я н М. Е. 1961. О продукции фитопланктона и хемоавтотрофных бактерий в оз. Севан. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод, Изд. Мин. внеш. обр. БССР, Минск.
- Г о р у б л о в К. В. 1953. Распад остатков высших водных растений и его экологическое значение в водоемах нижней зоны дельты Волги. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 5.
- Г у с е в а К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 4.
- Ж а р о в а Т. В. 1963. Ассимиляция углекислоты гетеротрофными бактериями и ее значение при определении хемосинтеза в водоемах. Микробиология, т. XXXII, вып. 5.
- И в а н о в М. В. 1956. Применение изотопов для изучения процесса редукции сульфатов в озере Беловодь. Микробиология, т. XXV, вып. 5.
- И в а н о в М. В. 1957. Роль микроорганизмов в образовании отложений серы в сероводородных источниках Сергиевских минеральных вод. Микробиология, т. XXVI, вып. 3.
- И в а н о в М. В. 1959. Изучение интенсивности процесса круговорота серы в озерах с помощью радиоактивной серы (S^{35}). Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- И в а н о в М. В. и Л. С. Т е р е б к о в а. 1959а. Изучение микробиологических процессов образования сероводорода в Солёном озере. Сообщение I. Микробиология, т. XXVIII, вып. 2.
- И в а н о в М. В. и Л. С. Т е р е б к о в а. 1959б. Изучение микробиологических процессов образования сероводорода в Солёном озере. Сообщение II. Микробиология, т. XXVIII, вып. 3.
- К р а и ц о в П. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1959. Образование сероводорода за счет восстановления сульфатов в Куйбышевском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- К у з н е ц о в С. И. 1945. Биологический метод оценки богатства водоема биогенными элементами. Микробиология, т. XIV, вып. 4.
- К у з н е ц о в С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР, М.
- К у з н е ц о в С. И. 1955. Использование радиоактивной углекислоты $C^{14}O_2$ для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различных типов. В сб.: Изотопы в микробиологии, Изд. АН СССР, М.
- К у з н е ц о в С. И. и М. Е. Г а м б а р я н. 1960. Определение продукции органического вещества в процессе фотосинтеза в озере Севан. Изв. АН Арм. ССР, биол. науки, т. 13 (4).
- К у з н е ц о в С. И. и В. И. Р о м а н е н к о. 1963. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лабораторное руководство. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Л и с Г. 1958. Биохимия автотрофных бактерий. Изд. иностр. лит., М.
- Л я л к о в а Н. Н. 1957. Изучение процесса усвоения свободной углекислоты пурпурными серобактериями в озере Беловодь. Микробиология, т. XXVI, вып. 1.
- Л я л к о в а Н. Н. 1958. Изучение процесса хемосинтеза у *Thiobac. ferrooxidans*. Микробиология, т. XXVII, вып. 5.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1959. К вопросу об усвоении циклолами протококковых водорослей. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Р о д и н а А. Г. 1949. Бактерии как пища водных животных. Природа, вып. 10.
- Р о д и н а А. Г. 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. Тр. проблемы и тематич. совещ. ЗИИ, вып. 1.
- Р о д и н а А. Г. 1957. Возможность использования метода меченых атомов для решения вопроса о выборности пищи у водных животных. Зоол. журн., XXXVI, вып. 33.
- Р о д и н а А. Г. 1963. Серобактерии детрита озер Приладожья. Микробиология, т. XXXII, вып. 4.
- Р о м а н е н к о В. И. 1959. Учет метапоксилирующих бактерий в воде методом радиоавтографии колоний с мембранных фильтров. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Р о м а н е н к о В. И. 1964. Определение гетеротрофной ассимиляции углекислоты в естественных водоемах. Микробиология, т. XXXIII, вып. 1.
- Р о м а н е н к о В. И. 1965. Сравнительная характеристика микробиологических процессов в водохранилищах различных типов. Науч. сб.

- Россолимо Л. Л. и З. И. Кузнецова. 1934. Дошное газоотделение как фактор кислородного режима озер. Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 17.
- Салманов М. 1959. Сравнительное изучение микробиологических процессов при формировании Куйбышевского и Мингечаурского водохранилищ. Дисс. Баку.
- Соколова Г. А. и Ю. И. Сорокин. 1958. Определение интенсивности бактериального восстановления сульфатов в группах Горьковского водохранилища с применением $\text{Na}_2\text{S}^{35}\text{O}_4$. ДАН СССР, т. 118, № 2.
- Сорокин Ю. И. 1956а. К теории хемоавтотрофии. Микробиология, т. XXV, вып. 3.
- Сорокин Ю. И. 1956б. Применение радиоактивного углерода C^{14} для изучения первичной продукции водоемов. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 7.
- Сорокин Ю. И. 1957. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водоемах. I. Подледный хемосинтез в толще Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXVI, вып. 6.
- Сорокин Ю. И. 1958. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Сорокин Ю. И. 1959а. О длинной стратификации водных масс на первичную продукцию фотосинтеза в море. Журн. общ. биол., т. 20, № 6.
- Сорокин Ю. И. 1959б. Определение продуктивности фотосинтеза планктона в водной толще с помощью C^{14} . Физиология растений, т. 6, № 1.
- Сорокин Ю. И. 1961а. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилище. Изучение продукции хемосинтеза в Куйбышевском водохранилище в 1958—1959 г. Микробиология, т. XXX, вып. 5.
- Сорокин Ю. И. 1961б. Роль хемосинтеза в трофике водоемов. В сб.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Изд. Мин. высш. образ. БССР, Минск.
- Сорокин Ю. И. 1961в. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты микроорганизмами. Журн. общ. биол., т. 22, № 4.
- Сорокин Ю. И. 1963. Первичная продукция и ее утилизация в морских и пресных водоемах. Дисс. М.
- Сорокин Ю. И. и А. Б. Кляшторный. 1961. Первичная продукция в Атлантическом океане. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. XI.
- Сорокин Ю. И. и О. И. Коблепц-Мишке. 1958. Первичная продукция Японского моря и части Тихого океана, прилегающей к Японии, весной 1957 г. ДАН СССР, т. 122, вып. 67.
- Сорокин Ю. И. и А. П. Мешков. 1959. О применении радиоактивного изотопа углерода для изучения питания водных беспозвоночных. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5.
- Сорокин Ю. И., Е. П. Розанова и Г. А. Соколова. 1959. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением C^{14} . Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. IX.
- Успенский Е. Е. 1963. Физико-химические условия среды как основа микробиологических процессов. Изд. АН СССР, М.
- Францев А. В. 1932. Опыт оценки гидробиологической производительности московской воды. Микробиология, т. I, вып. 2.
- Ванс-Беккинг Л. Г. М. и G. S. Parks. 1927. Energy relations in the metabolism of autotrophic bacteria. Physiol. Rev., v. 7.
- Dugdale R., V. Dugdale, J. Nees and J. Goering. 1959. Nitrogen fixation in lakes. Science, v. 130.
- Elster H. J. 1958. Das limnologische Seetypensystem, Rückblick und Ausblick. Verh. Int. Ver. Limnol., Bd. XIII.
- Fogg G. E. 1956. Nitrogen fixation by photosynthetic organisms. Ann. Rev. Physiol., № 7.
- Glaser R. 1963. Einige Anwendungsmöglichkeiten von Bioindikatoren bei der radiologischen Überwachung von Gewässern. Limnologica (Berlin), v. 1 (4).
- Goldman C. R. 1960. Primary productivity and limiting factors in three lakes of the Alaska Peninsula. Ecology Monographs, v. 30, № 2.
- Goldman C. R. 1963. The measurement of primary productivity and limiting factors in freshwater with Carbon-14. Proc. of the conf. on primary production, ed. Doty U. S. Atom Energy Comm. TJD-7633.
- Hayes F. R. and O. C. Coffin. 1951. Radioactive phosphorus and exchange of lake nutrients. Endeavour, 10 (38).
- Hayes F. R., J. A. McCarter, M. L. Cameron and D. A. Livingstone. 1952. On the kinetics of phosphorus exchange in lakes. Journ. Ecology, v. 40, № 1.
- Hutchinson G. E. 1957. A treatise on limnology. v. 1, Wiley, N. Y.
- Likens G. E. and A. D. Hasler. 1960. Movement of radiosodium in chemically stratified lake. Science, v. 131.

- Li k e n e s G. E. a. A. D. H a s l e r. 1962. Movements of radiosodium Na^{24} within an Ice-covered lake. *Limnol. a. Oceanol.*, v. 7 (1).
- Mc C a r t e r J. A., F. R. H a y e s, L. H. J a r d r e y a, M. L. C a m e r o n. 1952. Movement of materials in the hypolimnion of the lake as studied by the addition of radioactive phosphorous. *Canad. J. Zool.*, v. 30 (2).
- N ä h e r W. 1963. Untersuchungen über die Radioaktivität im Wasser und Plankton des Starnberger Sees mit besonderer Berücksichtigung der Wassergüte. *Arch. Hydrobiol.*, Bd. 59 (4).
- N e e s J. C., R. C. D u g d a l e, V. A. D u g d a l e a. J. G o e r i n g. 1962. Nitrogen metabolism in lakes I. Measurement of nitrogen fixation with N^{15} . *Limnology a. Oceanolog.*, v. 7 (2).
- R o d h e W. 1958a. Primärproduktion und Seetypen. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, Bd. XIII.
- R o d h e W. 1958b. The primary production in lakes some results and restrictions of the ^{14}C method. *Rapp. et proces-Verbaux Cons Intern. Explor. de la Mer.*, v. 144.
- S a u n d e r s G., Th a m a F a n d, R. B a c h m a n n. 1962. Evaluation of a modified C^{14} technique for shipboard estimation of photosynthesis in large lakes. Great lakes research division publication, № 8.
- S t e e m a n n - N i e l s e n E. 1952. The use of radioactive carbon (C^{14}) for measurement organic production in the Sea. *Journ. Conseil perman. intern. explorat. mer.*, v. 18 (2).
- S t r o m K. M. 1933. Nutrition of algae. *Arch. Hydrobiol.*, v. 25.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ

Бактериальное население водохранилищ до настоящего времени исследовано весьма слабо. Это объясняется, с одной стороны, тем, что строительство водохранилищ в широких масштабах было начато лишь в последние годы, а отчасти тем, что основные работы по изучению микробного населения водохранилищ проводились гидробиологами, мало знакомыми с методами микробиологических анализов.

Процессы круговорота вещества в водохранилищах имеют много общего с микробиологическими процессами в естественных водоемах — озерах. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах была достаточно полно освещена С. И. Кузнецовым (1952). Однако за последние 10—15 лет в водной микробиологии произошли значительные изменения: разработаны новые методики, достигнуты успехи в изучении физиологии, экологии и систематики микроорганизмов.

В настоящее время уже имеется значительный материал по микрофлоре водохранилищ. Наиболее полные и обширные микробиологические исследования на водохранилищах за последние годы проведены лабораторией микробиологии Института биологии внутренних вод АН СССР Ю. И. Сорокиным, М. И. Новожиловой, М. А. Салмановым, С. А. Крашенинниковой и др. При этом основное внимание было уделено изучению микрофлоры средневожских водохранилищ. Микрофлора водохранилищ, лежащих в других климатических условиях, изучена далеко не полно. Можно указать лишь на работы М. Салманова (1959) по Мингечаурскому водохранилищу, М. Гамбаряна (1954) по Севану, Н. Гулой (1961) по Бухтарминскому водохранилищу, А. Сысуевой (1963) по Кременчугскому и Т. Дымчишиной (1959) по Дубоссарскому водохранилищу.

Однако существующий материал не был систематизирован, а в пустынных, горных и северных водохранилищах микрофлора почти не изучена.

Отметим также, что во многих работах изучались лишь частные вопросы микробиологии или отдельные группы микроорганизмов.

Начиная с 1958 г. нами было проведено сравнительное изучение микрофлоры и ее жизнедеятельности в водохранилищах различных типов, расположенных в разных ландшафтно-географических зонах.

Большинство водоемов было изучено в кратковременных экспедициях. Поэтому необходимо было разработать единую схему анализов, которая позволила бы применительно к кратковременным экспедициям охарактеризовать основные моменты круговорота веществ в том или ином водохранилище.

Эта схема в процессе работы в деталях видоизменялась, постоянными оставались лишь наиболее существенные анализы. Необходимость тех или иных анализов в первую очередь определялась на основании литературных данных по географическому расположению, гидрологии, химическому составу воды, предшествующим микробиологическим анализам, если таковые имелись, и пр.

Например, на основании того, что в воде Камского водохранилища содержатся в значительных количествах сульфаты, нам казалось интересным и важным определить здесь интенсивность процесса сульфатредукции, в то время как в Чир-Юртском водохранилище в Дагестане, которое питается тальными водами и не содержит сульфатов в больших количествах, такие анализы не имели смысла. В Камском же водохранилище интересно было также определить содержание бактерий, разрушающих клетчатку, которая сбрасывается в огромных количествах целлюлозными комбинатами, расположенными в верховье водохранилища.

Из обследованных нами водохранилищ наиболее полно было изучено Рыбинское, которое и служило в дальнейшем своего рода эталоном для других водохранилищ.

Коснемся вопроса о сравнимости анализов проб, взятых из водоемов, расположенных в различных ландшафтно-географических зонах, при кратковременном обследовании.

Работы на разных водоемах были проведены в летний период, когда температура воды волжских водохранилищ колебалась в сравнительно узких пределах, а в Онежском озере и сиверских водохранилищах была наиболее высокой. Вполне понятно, что в кратковременных экспедициях мы не могли проследить за сезонной динамикой тех или иных процессов. Но все же на основании проведенных работ и наблюдений мы считаем, что полученные нами сравнительные данные достаточно достоверны, так как различия в интенсивности микробиологических процессов в водохранилищах, расположенных в разных географических зонах, во много раз больше, чем изменения в летний период в одном и том же водоеме.

Кроме того, окончательное суждение выносилось не только на основании полученных результатов, но и на основании литературных материалов, если таковые имелись, которые прямо или косвенно могли внести разъяснения в тот или иной вопрос. Например, при сравнении интенсивности фотосинтеза фитопланктона в верховолжских водохранилищах и в пустынных водохранилищах на Мургабе, где анализы были проведены в конце мая, мы видим, что в мургабских водохранилищах интенсивность фотосинтеза была слабее в сотни раз. В то же время, по данным Ш. Когана (1958), и фитопланктон этих водохранилищ в течение всего лета гораздо беднее, чем в волжских водохранилищах. На основании этих наблюдений нами и был сделан вывод о малой интенсивности процессов образования органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона в пустынных водохранилищах.

1. СХЕМА ИЗУЧЕНИЯ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

С точки зрения микробиолога одним из наиболее существенных факторов, характеризующих водоем, является величина первичной продукции органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона, так как от нее в значительной мере зависят интенсивность всех микробиологических процессов. Не менее важным является также определение интенсивности процесса деструкции органического вещества. По соотношению этих двух

величин можно судить о роли аллохтонного органического вещества в водоеме.

Общее количество бактерий, количество сапрофитных бактерий, растущих на МПА, и соотношение этих величин дает представление о сапробности водоема. Высокий хемосинтез указывает на наличие энергично идущих процессов распада органического вещества в иловых отложениях с образованием метана и водорода или на резко выраженный процесс окисления сероводорода. Интенсивность процесса гетеротрофной ассимиляции углекислоты, по-видимому, может служить вообще показателем активности гетеротрофной микрофлоры. Быстрота размножения бактерий может служить показателем запасов бактериальной пищи для зоопланктона.

Численность сульфатредуцирующих бактерий и интенсивность сульфатредукции, определенная с помощью S^{35} , дают представление об одном из важнейших звеньев круговорота серы.

По численности метанообразующих и метаноокисляющих бактерий в какой-то мере можно было судить об интенсивности процессов анаэробного распада органического вещества. С этой же точки зрения весьма важным является окислительно-восстановительный потенциал иловых отложений как показатель активности бактериальных процессов в иловых отложениях.

Поскольку основное внимание было уделено круговороту углерода, физиологические группы бактерий, участвующих в круговороте азота, изучались менее подробно. Из многочисленных исследований других авторов по озерам и водохранилищам следует, что в воде в открытых частях водоема азотфиксирующие, нитрифицирующие и прочие бактерии встречаются в очень небольших количествах.

Таким образом, принятая нами схема анализов может быть представлена в следующем виде.

А. Анализы в воде. Определялись: интенсивность фотосинтеза фитопланктона; бактериальная ассимиляция CO_2 , включая хемосинтез и гетеротрофную ассимиляцию CO_2 ; деструкция органического вещества; общее количество бактерий; количество сапрофитов, растущих на МПА; время генерации общего количества бактерий; время генерации сапрофитов; численность метаноокисляющих и водородокисляющих бактерий и бактерий, окисляющих жидкие углеводороды.

Б. Анализы в иле. Определялись: суммарная величина хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты как показатель активности микрофлоры; численность метанообразующих, метаноокисляющих, водородокисляющих и сульфатредуцирующих бактерий; интенсивность сульфатредукции; численность клетчатковых и денитрифицирующих бактерий; окислительно-восстановительный потенциал.

2. ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОЕМОВ И ИХ ТИПОЛОГИЯ

Изученные нами водохранилища весьма различны по своему водному режиму. В зависимости от того, построены они для целей улучшения судоходства, ирригации или гидростанций, построены они в равнинной местности или в горах, меняется их водообменность, режим колебания уровня, заиление и т. п.

Такие водохранилища, как свирские, очень близки по своему водному режиму к свободному течению реки и обладают большой водообменностью и большими суточными колебаниями уровня в зависимости от режима работы электростанций. Большинство же равнинных водохранилищ

на р. Волге имеют максимальный уровень весной, когда задерживаются паводковые воды. Летом уровень срабатывается на 1—1.5 м, при этом обсыхают большие прибрежные площади, а максимальная сработка уровня на 3—5 м происходит зимой перед весенним паводком.

Наконец, к водохранилищам можно условно отнести ряд больших естественных озер, питающих водой реки с зарегулированным стоком. Так, Байкал питает Иркутскую ГЭС, Онежское озеро — 2 электростанции на р. Свири, а оз. Севан — каскад электростанций на р. Раздане. В озерах Байкал и Онежском уровень воды подвержен небольшим годовым колебаниям, а в оз. Севан почти каждый год падает на 1.5 м.

В противоположность этим водоемам, имеющим небольшое количество взвесей, в водохранилищах, лежащих в предгорных районах, мутность питающей воды очень велика. Сюда относятся из исследованных нами Чир-Юртское водохранилище в Дагестане, Ташкепринское и Сарыязинское на р. Мургабе в Туркмении. В этих водоемах прозрачность воды заметной величины достигает лишь в предплотинной части. Все это накладывает резкий отпечаток на величину первичной продукции органического вещества и на бактериальные процессы.

Отличительной чертой водохранилищ, особенно с большой водообменностью, является поступление в большом количестве растворенного и взвешенного органического вещества.

По аналогии с классификацией озер мы распределили и водохранилища по степени трофики. Как указывает Абдин (Abdin, 1949), классификация

Таблица 1

Гидрологическая характеристика водохранилищ различных типов

Водохранилище	Средняя глубина, м	Площадь, км ²	Объем, км ³	Водообменность	Средняя скорость, м	Характер трофики
Каховское	8.4	2155	18.2	2.9	3.3	Эвтрофные.
Кременчугское	6.0	2252	13.5	3.5	5.2	
Цимлянское	8.8	2700	23.9	0.9	2.6	
Горьковское	5.5	1517	8.7	6.0	2.0	Мезотрофные.
Дубоссарское	7.2	67.5	0.49	18.7	3.8	
Иваньковское	3.4	327	1.12	8.6	3.0	
Камское	6.0	1845	11.4	4.6	7.0	
Клязьминское	—	16.0	—	—	—	
Куйбышевское	9.0	6550	58	4.4	3.0	
Рыбнское	5.6	4450	25	1.2	4.0	
Угличское	5.4	221	1.3	8.9	3.5	
Учинское	—	21.0	—	2.0	—	Мезотрофные.
Мингечаурское	26	605	16.1	0.6	14	
Оз. Байкал	700	34300	22707	0.002	0.7	Олиготрофные.
Верхне-Свирское	3.0	275	—	—	—	
Выгозерское	6.2	1159	7.18	—	0.9	
Онежское озеро	30.7	9900	280	0.064	0.7	
Оз. Севан	—	1416	—	—	—	
Сарыязинское	4.0	—	0.24	—	—	
Ташкепринское	3.1	30.5	0.095	18.7	7.5	
Чир-Юртское	13.0	7.8	0.1	55	0.5	

по степени трофики базируется не на одном каком-то признаке, а на целом комплексе физических, биологических и химических факторов. В табл. 1 даны параметры ряда водохранилищ и степень их трофики.

3. МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДОВАННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ

а. Первичная продукция

Эвтрофные водохранилища расположены в основном в степной зоне на черноземных почвах. Первичная продукция в Цимлянском водохранилище, по данным И. Потоцкой и Н. Цыба (1964), достигла 11 мг С на 1 л поверхностной воды в сутки, а за вегетационный период величина продукции была равной 383 г С под 1 м². Такого же порядка была величина первичной продукции в Каховском водохранилище за вегетационный период 1956 г. по данным О. Денисовой, Ю. Майстренко, М. Рудакова (Цеб, Ролл и др., 1964), но уже в 1960 г. величина первичной продукции снизилась примерно вдвое — 170 г/С под 1 м².

Эти водохранилища отличаются и очень большим содержанием бактерий. Так, по данным А. Сыуевой (1963), количество бактерий в период становления Кременчугского водохранилища достигло 10—40 млн/мл. К сожалению, процессы деструкции в этих водохранилищах изучены весьма слабо.

Первичная продукция органического вещества в мезотрофных водохранилищах заметно ниже, чем в эвтрофных. Наблюдения за величиной первичной продукции в Рыбинском водохранилище проводились в течение 1955, 1959, 1962 и 1963 гг. Суточная величина образования органического вещества в августе в среднем равна 0.1—0.5 мг С на 1 л поверхностного слоя воды. Общая годовая продукция — 75—105 г С под 1 м². В Куйбышевском водохранилище эти величины были несколько больше, особенно в первые годы после его заполнения.

Максимальные величины фотосинтеза в верхневолжских и средневолжских водохранилищах наблюдаются обычно с середины июля до середины августа. В этот период образуется около 40% органического вещества от всей годовой продукции. Обычно это время совпадает с массовым развитием синезеленых водорослей. По месяцам вегетационного периода фотосинтез фитопланктона в волжских водохранилищах постепенно усиливается начиная с мая, достигает максимума в конце июля—начале августа, а в сентябре происходит его резкое снижение.

Продукция органического вещества в водохранилищах с большой водообменностью (Иваньковское и Угличское), а также в речной части большинства водохранилищ, как правило, ниже, чем в водохранилищах с малой водообменностью (Рыбинское, Куйбышевское и др.).

По нашим наблюдениям, в водохранилищах с прозрачностью воды 1—2 м по диску Секки во многих случаях отношение суточной величины фотосинтеза фитопланктона под 1 м² к фотосинтезу в 1 л поверхностной пробы воды колеблется в пределах 1000.

В олиготрофных водоемах с большой прозрачностью воды, таких как Байкал, Севан, Онежское озеро и другие, интенсивность фотосинтеза фитопланктона колеблется в пределах 0.01—0.05 мг С на 1 л поверхностной воды в сутки. Но благодаря большой прозрачности воды фотосинтез под 1 м² иногда достигает таких же величин, как и в мезотрофных водоемах. Чаще же всего он колеблется от 40 до 100 мг С на 1 м² в сутки. Это органическое вещество в значительной мере питает организмы всей толщи воды. Поэтому, чтобы сравнить мезотрофные и олиготрофные водоемы по первичной продукции, необходимо исходить из образования органического вещества на единицу объема всей толщи воды — 1 м³.

Если принять, что в среднем глубина мезотрофных водоемов (воляжские водохранилища) равна 5—10 м, то при первичной продукции 100—200 мг С на 1 м² в сутки на 1 м³ воды приходится 20—40 мг С. При средней же глубине многих олиготрофных водоемов 50—100 м при такой же первичной продукции на 1 м³ будет приходится лишь 1—2 мг С, т. е. примерно в 10 раз меньше. По-видимому, можно сказать, что олиготрофия этих водоемов в значительной мере определяется их большой глубиной.

Общее количество бактерий в олиготрофных водоемах в 5—10 раз меньше, чем в мезотрофных и составляет в Онежском озере около 150—300 тыс. в 1 мл, в Байкале — около 200—400 тыс. На больших глубинах в Байкале их количество снижается до 20—40 тыс. в 1 мл. Можно полагать, что размеры поступления органического вещества на большие глубины во столько же раз ниже. В Рыбинском водохранилище общее количество бактерий в 1 мл воды колеблется в пределах 1500—3000 тыс.

Судя по величине первичной продукции, наименее продуктивными являются водохранилища с очень малой прозрачностью воды, зависящей от большого содержания минеральных взвесей; например, мургабекские водохранилища и горные водохранилища Дагестана. В этих водохранилищах фотосинтез в 1 л воды составляет около 0.005 мг С на 1 л в сутки. В районе пачама подпора водохранилища, где прозрачность воды равна 1—5 см, он едва превышает «темновую» ассимиляцию углекислоты. Лишь в предплотинной части, где прозрачность заметно увеличивается, возрастает величина фотосинтеза, достигая 30—40 мг С под 1 м² в сутки.

б. Деструкция органического вещества

Во всех исследованных нами водохранилищах суточная деструкция органического вещества в пересчете на 1 м² поверхности почти всегда превышает интенсивность фотосинтеза фитопланктона. Случаи же превышения продукции органического вещества над деструкцией очень редки и носят лишь временный характер, причем во многих случаях деструкция превышает продукцию в десятки раз. Особенно ярко это выражено в водохранилищах, воды которых содержат большое количество органико-минеральных взвесей: Ташкентское, Сарыязанское, Чир-Юрское.

В годовом цикле деструкция, по нашему мнению, должна превышать первичную продукцию всегда, так как во все внутренние водоемы с водосборной площади, которая по своим размерам представляет несоизмеримо большую величину, чем водоем, во время паводков и дождей в той или иной форме поступают органические вещества, образовавшиеся на суше. Ярким примером этому может служить поступление окрашенных гуминовых веществ в период дождей. Даже в таких гигантских водохранилищах, как Рыбинское, цветность воды в дождливый период повышается и окрашенные воды занимают значительное пространство.

Поэтому с точки зрения трофологии показатель деструкции органического вещества в водоеме является даже более важным, чем показатель первичной продукции, так как здесь учитывается как автохтонное, так и аллохтонное органическое вещество, вступающее в биотическую цепь.

в. Численность бактерий

С первичной продукцией и деструкцией органического вещества, входящих на единицу объема воды, в различных водоемах хорошо согласуется количество бактерий, определяемых по прямому счету. В среднем в эвтрофных водоемах количество бактерий равно 2—10 млн/мл,

в мезотрофных — 1—3 млн/мл, в олиготрофных с большой прозрачностью воды — 0.2—0.5 млн/мл. Соответственно этому и количество сапрофитных бактерий, растущих на МПА, в эвтрофных равно 1000—1500, в мезотрофных — 100—1000 и в олиготрофных — 10—100 на 1 мл поверхностной воды. В этих водоемах имеется прямая связь между трофией и количеством бактерий. Особняком стоят водохранилища, олиготрофия которых определяется большим содержанием взвесей в воде. Количество бактерий в этих водоемах достигает 10—20 млн/мл, а количество бактерий, растущих на МПА — 100—200 тыс./мл. Причина высокой численности бактерий в воде этих водохранилищ не является следствием высокого уровня их трофии. Это преимущественно малоактивная микрофлора, вымываемая потоком из почвы. Доказательством такого вывода является их низкая активность как в отношении деструкции, так и в отношении бактериальной ассимиляции углекислоты. Так, бактериальная ассимиляция углекислоты в Чир-Юртеком водохранилище при общем количестве бактерий в воде 21 млн/мл была даже ниже, чем в Рыбинском водохранилище при общем количестве бактерий 2 млн/мл и составляла 2—3 мкг С на 1 л воды за сутки.

Общее количество бактерий в иловых отложениях большинства водоемов, как правило, в тысячу раз больше, чем в воде. Так, если в воде Рыбинского водохранилища количество бактерий равно 1—3 млн/мл, то в иловых отложениях — 1—3 млрд/г, в воде Байкала количество бактерий равно 0.3—0.5 млн/мл, а в иловых отложениях — 0.13—0.4 млрд/г.

г. Бактериальная ассимиляция углекислоты

До последнего времени бактериальная ассимиляция углекислоты в воде и иловых отложениях относилась в основном за счет хемосинтезирующих бактерий. Путем определения потенциальной способности микрофлоры воды и иловых отложений к хемосинтезу и гетеротрофной ассимиляции углекислоты нами (Романенко, 1963, 1964а) было показано, что бактериальная ассимиляция углекислоты в подавляющем большинстве случаев является суммарной величиной хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты, с преобладанием последней. При этом потенциальную способность надо рассматривать как величину ассимиляции углекислоты, которую могут дать различные группы бактерий при максимально благоприятных условиях питания. На рис. 1 мы приводим один из таких опытов. Столбик в центре (рис. 1, I) показывает бактериальную ассимиляцию углекислоты естественной микрофлорой этой пробы воды — по прежним понятиям хемосинтез. Столбики слева показывают потенциальную способность хемосинтезирующих бактерий ассимилировать CO_2 в этой же пробе воды при добавке веществ, способных стимулировать хемосинтез; столбики справа показывают потенциальную способность гетеротрофных бактерий ассимилировать CO_2 при развитии на различных органических средах в той же воде. Как видно из графика, потенциальная способность микрофлоры к гетеротрофной ассимиляции углекислоты во много раз превышает потенциальную способность к хемосинтезу.

В дальнейшем нами было установлено, что углерод гетеротрофных бактерий в смешанной микрофлоре воды примерно на 6% состоит из углерода углекислоты (Романенко, 1964б). Из этого следует, что даже для того, чтобы обе группы бактерий ассимилировали равное количество углерода углекислоты, надо, чтобы количество хемосинтезирующих бактерий относилось к количеству гетеротрофных бактерий как 6:100, или 1:17. Если же приять, что в большинстве мезотрофных водоемов в 1 мл воды содержится около 2 млн бактерий, то из них хемосинтезирующих бактерий

для вышезаданных условий должно быть около 120 тыс. При содержании же общего количества бактерий в иловых отложениях 2 млрд/г их должно быть около 120 млн/г, а для значительного превышения хемосинтеза над гетеротрофной ассимиляцией углекислоты их должно быть еще больше, чего никогда не наблюдается при учете всех физиологических групп бактерий. Учитывая же, что гетеротрофные бактерии в отношении питания находятся в преимущественном положении по сравнению с хемосинтетиками, так как органических веществ всегда больше, чем водорода, аммиака и пр., можно с полным основанием сказать, что гетеротрофная ассимиляция углекислоты почти всегда значительно превышает хемосинтез

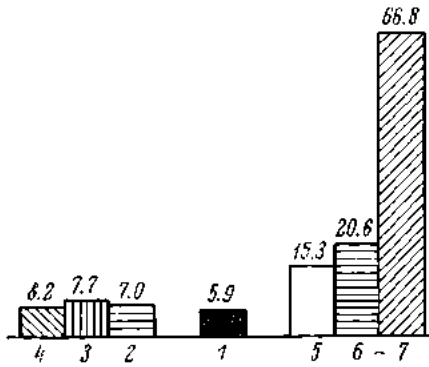


Рис. 1. Потенциальная способность микрофлоры воды к хемосинтезу (2, 3, 4) и к гетеротрофной ассимиляции CO_2 (5, 6, 7). Вода отобрана в пруду пос. Борок.

1 — контроль, ассимиляция углекислоты естественной микрофлорой. Ассимиляция углекислоты при добавке в воду: 2 — хлоридового аммония, 3 — водорода, 4 — тиосульфата, 5 — глюкозы, 6 — бракмата, 7 — пептона. Цифры над столбиками — количество ассимилированного углерода CO_2 , мг/л.

и лишь в редких случаях, как например в местах, где в значительных количествах скапливается сероводород, может быть наоборот. На основании этого мы в противоположность А. Г. Родпой (1951) и Ю. И. Сорокину (1963) считаем, что хемосинтезирующие бактерии не играют большой роли в трофике водоемов. При изучении бактериальной ассимиляции углекислоты в водоемах различного типа нами было замечено, что величина бактериальной ассимиляции углекислоты хорошо коррелирует с общим содержанием бактерий. На основании этого мы пришли к выводу, что бактериальная ассимиляция углекислоты может служить показателем активности микробиологических процессов.

В процессе работы было установлено, что ассимиляция углекислоты гетеротрофными бактериями осуществляется не только в первоначальный период культивирования, но и по мере их развития. При этом постоянно между биомассой бактерий и количеством ассимилированной углекислоты сохраняется определенная закономерность, что может быть выражено следующей формулой:

$$G = \frac{C_a \cdot 2 \cdot 10^{10}}{B \cdot V \cdot S \cdot d}$$

где G — углерод CO_2 , вовлекаемый в биосинтез, в процентах от биомассы бактерий, выраженной в углероде; C_a — количество углерода CO_2 , ассимилированное бактериями, в мкг; B — количество бактерий; V — объем одной бактериальной клетки, в мк^3 ; S — количество сухого вещества бактерий, в процентах от сухой биомассы, принимаемой нами за 15; d — удельный вес бактерий, равный 1; $2 \cdot 10^{10}$ — множитель перехода от объема бактериальной биомассы, в мк^3 , к количеству углерода, ассимилированного из CO_2 , в процентах (Романенко, 1964б).

Результаты определения соотношения между биомассой *Vas. thuyoides* и количеством ассимилированного C/CO_2 при росте на среде с пептоном приведены в табл. 2. Ассимиляция углекислоты определялась с помощью C^{14} (Романенко, 1964б). Расчет количества C/CO_2 , вовлекаемого в биосинтез, производился по вышеприведенной формуле.

Подобная же закономерность была установлена нами между количеством потребленного бактериями O_2 и ассимилированного при этом углерода CO_2 . Опыты ставились таким образом, что по ходу развития бактерий определялось потребление кислорода (метод Винклера) и с помощью C^{14} определялась ассимиляция CO_2 . Оказалось, что у большинства бактерий на 1000 мкг потребленного кислорода ассимилируется около 7 мкг C/CO_2 .

Таблица 2

Соотношение между биомассой *Vac. mycoides* и количеством ассимилированного C/CO_2 при развитии на среде с пептоном

Время от начала опыта, час.	Радиоактивность бактерий, имп./млн.	Ассимилировано C/CO_2 , мкг л (C_{14})	Количество бактерий, млрд л (B)	Размер одной бактериальной клетки			C/CO_2 , поглощаемый и биосинтез, % от $C/биомасса$
				длина, мк	ширина, мк	объем, мк ³ (V)	
30	43000	22.2	3.05	2.92	0.74	1.26	7.70
31	18500	31.6	5.25	2.92	0.74	1.26	6.35
32	41400	70.7	9.05	4.47	0.70	1.76	5.93
33	57300	98.0	10.10	4.80	0.67	1.69	7.65
37	147000	251.0	22.10	4.41	0.90	2.79	5.42
48	174200	298.0	19.70	2.62	1.20	2.96	6.70
Среднее	—	—	—	—	—	—	6.62

Примечание. pH среды = 8.05; содержание C/CO_2 = 164.4 мкг/л; радиоактивность = 96423000 имп./млн./л.

Из этого следует возможность взаимозаменяемости этих величин при некоторых анализах, если иметь в виду чрезвычайно высокую чувствительность радиоизотопного метода определения ассимиляции CO_2 .

Весьма перспективным было бы установление таких коэффициентов при развитии естественной микрофлоры в воде морей и океанов, что позволило бы определить величины деструкции органического вещества с помощью радиоизотопного метода.

Эти исследования позволяют вносить поправку на гетеротрофную ассимиляцию углекислоты или во всяком случае разобраться, идет ли ассимиляция углекислоты в основном за счет хемосинтеза или за счет гетеротрофных бактерий.

Таким образом, для определения интенсивности хемосинтеза с помощью радиоактивного карбоната надо в конце опыта из полученной величины фиксированного за время опыта углерода CO_2 вычесть величину гетеротрофной ассимиляции, равную 6% от биомассы, найденной в конце опыта и выраженной в углероде, так как в случае явного преобладания хемосинтеза процент ассимилированного углерода в пересчете на биомассу бактерий должен быть значительно более высоким.

В подавляющем большинстве водоемов бактериальная ассимиляция углекислоты соответствует вышеуказанной поправке, что говорит о том, что гетеротрофная ассимиляция углекислоты почти всюду преобладает над хемосинтезом. Из этого следует, что гетеротрофная ассимиляция углекислоты играет даже более значительную роль в трофике водоемов, чем хемосинтез.

д. Окислительно-восстановительный потенциал и его связь с деятельностью отдельных групп бактерий

Окислительно-восстановительный потенциал в иловых отложениях эвтрофных и мезотрофных водоемов соответствует $rH_2=10-18$. Наиболее низкие величины О-В потенциала встречаются в тех иловых отложениях, где интенсивно идут процессы сульфатредукции и процессы газообразования. Даже тончайшие сульфидные прослойки, как это наблюдалось в оз. Белом Вологодской области (Кузнецов, Романенко, 1963), при общем высоком потенциале ила отличаются весьма низкими показателями rH_2 .

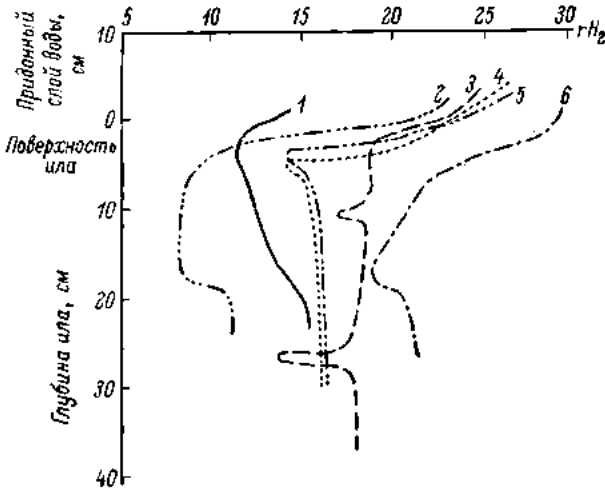


Рис. 2. Окислительно-восстановительный потенциал в придонных слоях воды и в илу, в единицах rH_2 .

1 — Рыбинское водохранилище у Брейтова; 2 — Сиверское озеро Вологодской области; 3 — Белое озеро Вологодской области; 4 — Маткозеро Беломорско-Балтийского канала; 5 — Выгозерское водохранилище у Сегожи; 6 — Онежское озеро у Кижей.

можно объяснить следующим образом. С глубиной бактериальные процессы затухают и поэтому на глубине 5—20 см ила О-В потенциал повышается, повышается он и в поверхностном слое ила на границе соприкосновения с водой в связи с тем, что придонные слои воды в олиготрофных водоемах насыщены кислородом. Но так как бактериальные процессы в поверхностных слоях ила идут наиболее интенсивно, то на глубине 1—2 см и наблюдается характерный пик наиболее низких значений О-В потенциала, где уже затруднен обмен с более окисленными слоями придонной воды.

е. Физиологические группы бактерий в воде и иле водохранилищ

Сульфатредуцирующие бактерии постоянно встречаются в иловых отложениях многих водоемов, в том числе и в олиготрофных.

В массовом количестве, как например в Камском и Куйбышевском водохранилищах, они развиваются при наличии в воде значительного количества сульфатов и легкоусвояемых органических веществ. В большинстве случаев вспышка сульфатредукции наблюдается в первые годы на-

Окислительно-восстановительный потенциал в илах олиготрофных водоемов высок, $rH_2=20-30$. Обычно в местах с таким высоким О-В потенциалом, как это было, например, в Онежском озере, наблюдается образование железомарганцевых конкреций. Применяя для отбора ила плексигласовую трубку с отверстиями в боковой стенке для электродов удалось показать, что О-В потенциал в однородных по составу иловых отложениях, как в некоторых местах Онежского озера и Выгозерского водохранилища и на других водоемах, имеет характерный пик наиболее низких значений на глубине 1—2 см от поверхности (см. рис. 2), что, по всей вероятности,

полнения водохранилища, когда начинает отмирать высшая растительность. При этом интенсивность сульфатредукции иногда достигает нескольких мг H_2S на 1 л ила в сутки, тогда как в «созревших» водохранилищах интенсивность сульфатредукции колеблется в пределах 0.01—0.1 мг H_2S . Как правило, сульфатредуцирующие бактерии в наибольшем количестве встречаются в самом поверхностном слое ила.

Постоянно в иловых отложениях присутствуют метанобразующие и метанокисляющие бактерии. Первые по глубине ила распределяются от поверхности до 20 см. Вторые находятся в самом поверхностном слое ила. Путем применения метода хроматографии нами было показано, что в иловых отложениях Рыбинского водохранилища постоянно находятся летучие жирные кислоты: муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная, валериановая и капроновая, которые хорошо используются метанобразующими бактериями и, по всей вероятности, являются основными предшественниками метана в водоемах. Всегда в наибольшем количестве в иловых отложениях присутствует уксусная кислота. Количество уксусной кислоты в иловых отложениях Рыбинского водохранилища в большинстве проб было равным 0.02% от сухого веса ила и достигало иногда 0.3—0.4%; капроновой кислоты 0.003—0.01%.

Если в поверхностном слое ила количество метанокисляющих бактерий достигает нескольких сот тысяч на 1 г ила, то в воде их количество обычно колеблется в пределах нескольких десятков и лишь в зимний период, когда подо льдом накапливаются газообразные продукты анаэробного брожения, их количество заметно возрастает, достигая иногда нескольких тысяч на 1 мл воды. На ряде станций в Рыбинском водохранилище, в местах, где подо льдом были обнаружены «шапки» метана, концентрация метанокисляющих бактерий непосредственно у поверхности льда была наибольшей. Можно предположить, что именно этим объясняется встречающееся в водоемах явление «перевернутого дна», когда кислорода в поверхностном слое воды меньше, чем в придонном, что происходит в результате потребления кислорода метанокисляющими бактериями у кромки льда.

Постоянно метанокисляющим бактериям сопутствуют аэробные бактерии, окисляющие водород. Так же, как и метанокисляющие бактерии, они в наибольшем количестве находятся в поверхностном слое ила, в самом придонном слое воды и в небольших количествах в толще воды.

В илах постоянно присутствуют в огромном количестве анаэробно-денитрификаторы. Они встречаются как в олиготрофных, так и в мезотрофных водоемах. По всей вероятности, способностью к денитрификации обладают очень многие бактерии. С другой стороны, в воде и иловых отложениях большинства водоемов очень мало азотфиксаторов: аэробов и анаэробов и нитрификаторов. Возможно, это в большей степени зависит от несовершенства существующих методов их учета.

Усредненные микробиологические показатели в водохранилищах различного типа представлены в табл. 3. В ней частичные результаты наших исследований объединены для полноты картины с рядом литературных данных: Ю. И. Сорокина (1958) по первичной продукции в Рыбинском водохранилище за 1955 г., М. Салманова (1959) (анализы по Мингечаурскому и Куйбышевскому водохранилищам), Г. Соколовой (1957) и Г. Розановой (1957) по Горьковскому водохранилищу и И. Потоцкой и Н. Цыба (1964) по первичной продукции в Цимлянском водохранилище.

Ввиду значительного колебания отдельных показателей в одном и том же водоеме в таблице даются две цифры. Для пустынных и горных водохранилищ из-за того, что предплотинный участок сильно отличается

Таблица 3 (продолжение)

Тип водоема	Водохранилище или озеро	Количество бактерий, растущих на МПА	Число санитарно-микробиологических исследований	Сульфат-редуцирующие бактерии, тыс. на 1 г ила	Интенсивность сульфатредуциции, мг H ₂ S на 1 г ила в сутки	Метан-образующие бактерии, тыс. на 1 г ила	Метан-окисляющие бактерии, тыс. на 1 г ила	Азотобактер	Скопления растительности
Эвтрофные.	Кремнецукское	500—5000	—	—	—	—	—	1—10	100—10000
	Цимлянское	—	8—10	—	—	—	—	—	—
	Сиверское озеро	200—300	—	Ст. рост в 1000 раз.	—	40—110	—	—	—
Мезотрофные.	Рябинское	100—500	13—18	0,1—1	0,01—0,08	0,1—40	100—200	—	1000
	Горьковское	200—600	—	10—500	0,04—2,94	—	—	1—2	4—8
	Куйбышевское	200—400	—	16—680	0,13—13,9	—	—	20—100	—
	Камское	300—6000	—	5—500	0,034—0,37	—	0—80	—	1—10
	Мингелаяурское верховье у плотины	1700 3000	—	2—6 0,3—0,4	—	—	—	4—20 0—4	1000—10000 1000—30000
Олиготрофные.	Выгосерское	22—270	15—21	0—0,1	—	0,5—100	—	—	—
	Верхне-Сиверское	150—300	—	0—0,1	—	0,2—9	—	—	—
	Онежское	10—20	18—32	0—0,1	—	0—0,2	0	—	—
	Байкал	10—30	16—25	0—0,1	—	—	—	1	0—0,1
	Сарыязинское верховье у плотины	7000 150	—	0,5 0,6	—	—	—	0 1	—
Дистрофные.	Чир-Юрское верховье у плотины	120000 6500—110000	—	—	—	—	—	—	—
	Ивинское расширение Верхне-Сиверского водохранилища	470	—	0	—	0,4—6	0,005	—	—

от верховьев, даны две графы. Примером водохранилищ дистрофного типа может служить сильно обособленное Ивлиское расширение Верхне-Свирского водохранилища, пополнение воды в котором происходит в основном за счет небольших рек, вытекающих из болот, вследствие чего цветность воды в этом расширении достигает 360°.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Гамбарян М. Е. 1954. Распределение, численность и биомасса бактерий Севанской бухты. Микробиология, т. 23, вып. 4.
- Гуляя Н. К. 1961. Численность и биомасса бактерий р. Иртыш в районе Бухтарминского водохранилища (до его заполнения). Тр. Инст. микробиол. и вирусол. АН Каз. ССР, т. 4.
- Дымчипина Т. Д. 1959. Распределение сапрофитных бактерий в Дубоссарском водохранилище. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, № 6 (61).
- Коган Ш. П. 1958. Фитопланктон мургабских водохранилищ. Тр. Мургабск. гидробиол. ст., вып. 4.
- Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР, М.
- Кузнецов С. И., В. И. Романенко. 1963. Окислительно-восстановительный потенциал в поверхностных слоях иловых отложений озер различного типа. ДАН СССР, т. 151, № 3.
- Потоцкий Н. В., Н. П. Цыба. 1963. Первичная продукция планктона в Цмлякском водохранилище. ДАН СССР, т. 155, № 3.
- Родина А. Г. 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоема. Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИИ АН СССР, вып. 1.
- Розанова Е. П. 1957. Роль микроорганизмов в пищевых взаимоотношениях в Горьковском водохранилище в первый год залития. Дипломная работа. Кафедра микробиологии МГУ.
- Романенко В. И. 1963. Потенциальная способность микрофлоры воды к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. Микробиология, т. 32, вып. 4.
- Романенко В. И. 1964а. Потенциальная способность микрофлоры иловых отложений к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. Микробиология, т. 33, вып. 1.
- Романенко В. И. 1964б. Гетеротрофная ассимиляция CO₂ бактериальной флорой воды. Микробиология, т. 33, вып. 4.
- Садманов М. А. 1959. Сравнительное изучение микробиологических процессов при формировании Куйбышевского и Мингечаурского водохранилищ. Дисс. Баку.
- Сokolova Г. А. 1957. Изучение микробиологических процессов в Горьковском водохранилище в первый год его существования. Дипломная работа. Кафедра микробиологии МГУ.
- Сорокин Ю. И. 1958. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Сорокин Ю. И. 1963. Первичная продукция и ее утилизация в морских и пресных водоемах. Дисс. М.
- Смусева А. Ф. 1963. Микробиологические исследования Кременчугского водохранилища в период его становления. Дисс. Киев.
- Цееб Я. Я., Я. В. Родя, К. К. Зеров, К. С. Владымирова, Г. А. Оливари, В. В. Гурвич, Т. I. Біргер, О. Я. Малярюська, М. I. Черногоренко, М. О. Литвинова. 1964. Каховские водохранилища. Изд. АН УРСР, Київ.
- Abdin G. 1949. Biological productivity of reservoirs with special reference to the Aswan Reservoir (Egypt). Hydrobiologia, v. 1, № 4.

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ХИМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ВОДЫ

Сравнительно недавно при характеристике санитарного состояния водоемов и контроле качества воды источников водоснабжения основное внимание уделялось анализу минерального состава. В этом отношении разработанные и освоенные приемы анализа воды в основном удовлетворяли практические запросы. В связи с тем что гидрохимия возникла и развивалась как раздел геологических наук, занимающихся в основном изучением минерального состава земной коры, не требовалось разработки и применения новых методов. В длинном ряду ингредиентов, определяемых при научных исследованиях и контрольных анализах, органическое вещество занимало скромное место при косвенном определении по окисляемости.

В данное время наибольшее внимание привлекает анализ содержащихся в воде органических соединений. Причиной этого является интерес к превращениям органического вещества как фактору геологического значения.

По до настоящего времени биогидрохимия как раздел науки еще не оформилась и методика исследования практически важных природных органических соединений, во многих случаях определяющих запахи и привкусы и в некоторых случаях обладающих токсическими свойствами, находится в начальной стадии разработки.

В наибольшей степени развитие анализа органических веществ стимулируется поступлениями в поверхностные воды большого количества продуктов органического синтеза, находящих применение в промышленности и сельском хозяйстве. Некоторые органические соединения обладают резко выраженной активностью в биологическом отношении, многие мало изучены. В качестве примера можно указать, что некоторые хлорированные соединения токсичны для рыб в концентрации нескольких десятков микрограмм в литре, например для токсафена приводятся величины порядка 2—5 микрограмм в литре как смертельные для рыб.

Трудности разработки аналитических определений обуславливаются сравнительным отставанием методики органического анализа, который еще не выделился в отдельную дисциплину. Особенно большие затруднения возникают в связи с тем, что содержание органических соединений, как природных, так и внесенных (аллохтонных), весьма незначительно, исчисляется величинами порядка микрограммов в литре воды.

В данное время предлагается термин «микрохимия воды» (Вагнер а. отн., 1963) в сопоставлении и по аналогии с микробиологией, задачи которой считают уже в значительной степени в применении к практическим нуждам водоснабжения разрешенными. Хотя этот термин представляется

малоудачным, но преимущественное внимание к соединениям, содержащимся в воде в малых количествах, вполне оправданно.

В связи с установленными нормативами предельно допустимого содержания отдельных веществ в водоемах и питьевой воде необходимы определения малых количеств не только органических, но и минеральных соединений. Для многих металлов допустимое содержание в воде составляет доли миллиграмма в литре воды, в связи с этим наибольшая потребность имеется в отношении методик с чувствительностью 10^{-4} — 10^{-6} г/л. Нормативы содержания радиоактивных веществ требуют значительно более тонких методов исследования порядка 10^{-10} — 10^{-11} г/л, что достигается применением специальных приемов радиохимического анализа.

Применением цветных реакций в отдельных случаях можно осуществить определения некоторых соединений и элементов природных и загрязненных вод в количествах порядка долей миллиграмма в литре воды (Лурье и Панова, 1961; Каплин, Фесенко, 1962).

Подыскание весьма чувствительных и специфических реагентов составляет дальнейшую задачу в разработке методов контроля за качеством воды.

При дальнейшем развитии методики контроля все большее значение приобретают приемы инструментальной химии — спектрофотометрия в области видимой, инфракрасной и ультрафиолетовой частей спектра, полярография, хроматография и др. Препятствием к широкому внедрению названных методов служит сложность и высокая стоимость приборов наравне с недостатком подготовленного персонала.

Сравнительно менее сложно и доступно оборудование, необходимое для хроматографических определений. Положительной стороной хроматографических методов является возможность разделения смеси органических соединений, недоступная при многих других методах. С помощью хроматографического метода было достигнуто (Ноак, 1962) разделение небольших количеств фенолов, обнаруженных в природных водах, при этом удалось идентифицировать фенол, метакрезол и 3,5-ксиленол. Были идентифицированы уксусная, пропионовая и другие кислоты. При помощи этого метода Леклерку и Эвелину (Leclercq a. Eveline, 1960) удалось определить ряд отдельных органических соединений в сточных водах сахарного завода. Стереску и Пеллони (Sterescu a. Pelloni, 1961) определили ортофенилендиамин в стоках фармацевтического производства. При помощи бумажной хроматографии удалось отделить фенол от хлорфенола (Pisters, 1961). Таким образом, работы последних лет показывают практические возможности тонкой дифференциации малых количеств близких по составу соединений. Это имеет особое значение для санитарных исследований, так как небольшие изменения в структуре молекулы могут весьма значительно изменять запахи и привкусы. Так, три крезола отличаются по порогу запаха в 9 раз, монохлорфенолы — в 60 раз и диметилфенолы — в 500 раз (Ноак, 1962). Хроматография на бумаге является наиболее эффективным приемом разделения близких по составу органических соединений, но не все гомологи могут быть разделены при помощи данного метода. В некоторых случаях это может быть выполнено с помощью газовой хроматографии, но разделение гомологов, близких по точке кипения, весьма затруднительно.

Для определения редких и рассеянных элементов, особенно при групповом их присутствии, бесспорные преимущества имеет спектральный анализ (Климов, 1962). Применение этого метода позволило дать характеристику микроэлементного состава основных водных артерий европейской части СССР (Волга, Дон, Кубань). По чувствительности метод спек-

трального анализа далеко превышает нормативные требования к чистоте водоемов (Кольцов, 1963), как это видно из табл. 1.

Таблица 1

Чувствительность спектрографического определения

Элемент	Допустимые концентрации, мкг/л		Возможно определение без экстрагирования, мкг/л	Обнаружено, мкг/л	
	санитарные	рыбохозяйственные		в верхней Волге в пределах	ниже выпуска сточных вод
Медь	100	10	0.1	0.3—9	15
Цинк	1000	10	30	—	160
Свинец	100	100	1—2	0.0—2.5	16
Никель	100	10	1—2	0.0—2.5	13
Кобальт	1000	—	1—2	1—2	—
Кадмий	50	5	1—2	1—2	—
Хром (III)	500	—	0.3	1	7
Хром (VI)	100	—	0.3	1	—
Барий	4000	—	2—3	20—55	70
Мышьяк	50	50	—	—	—
Ртуть	5	0.3	—	—	—

Применение органических комплексообразующих веществ (карбомата, купферона, оксина и др.) позволяет повысить чувствительность метода. Применение количественного спектрального анализа с использованием отечественной аппаратуры (спектрограф ИСП-28, микрофотометр МФ-2) является весьма полезным при контроле за качеством воды ниже сбросов сточных вод, обогащенных металлами, и для исследования их превращения в водоемах. Применение эмиссионного спектрального анализа до некоторой степени может дать представление о формах нахождения редких и рассеянных элементов в поверхностных водах (Еременко, 1961).

Для характеристики качественного группового состава и в некоторых случаях количественного определения отдельных органических соединений положительные результаты дает применение адсорбционного спектрального анализа, особенно в ультрафиолетовой и инфракрасной части спектра. Спектрофотометрия в инфракрасной части спектра дает бесспорную идентификацию чистых веществ, в смеси же дает характеристику функциональных групп. Затруднительным является выбор растворителя, так как практически все органические вещества поглощают инфракрасное излучение и органические примеси вызывают осложнения в определении. Тем не менее можно ожидать положительных результатов от применения данного приема. После весьма длительной и трудоемкой работы составлена пропись для количественного определения малых концентраций алкилбензолсульфоната (Salles et al., 1956), вошедшая в качестве нестандартного метода в 11-е издание методов исследования воды и сточных вод (Task Group Report, 1958).

Линдгрэн (Lindgren, 1957) предложил метод для определения нефти в воде при содержании ее около 0.1 мг/л с точностью до 0.05 мг/л путем экстракции хлороформом, хроматографическим разделением и определением в инфракрасной части спектра.

Спектрофотометрия в ультрафиолетовой части спектра имеет преимущество в том отношении, что некоторые вещества не поглощают ультрафиолетовое излучение, таким образом, облегчается подбор растворителей. Молер и Джакоб (Mohler a. Jakob, 1957), сравнивая пять различных методов определения фенолов в воде, пришли к выводу о возможности применения ультрафиолета для количественного определения при содержании

фенолов от 0.001 до 1 мг/л. Возможность применения люминесцентного анализа при контроле качества вод, особенно подземных, показана В. Е. Сипельниковым (1957) при использовании простого и доступного оборудования (ЛЮМ-1), для определения отдельных ингредиентов требуется применение люминескофотометра. Е. Т. Леонченко (1960) применила люминесцентный метод для определения масел при флотации.

Несколько работ, опубликованных за последнее время (Коршунов и Калинина, 1961, и др.) в области усовершенствования и уточнения методики определений с помощью полирографа, указывают на дальнейшие успехи в применении этого метода.

При малом содержании минеральных и особенно органических соединений составной частью анализа нередко является предварительное концентрирование. Прием концентрирования органических соединений на угольных фильтрах много лет изучал Эттингер (Ettinger, 1960): через фильтры пропускалось около 5 000 галлонов воды с последующим вымыванием хлороформом, таким способом удалось выделить многие органические загрязнители. Применяя технику угольных фильтров, Миддлтон и др. (Middleton *et al.*, 1958) выделили из воды р. Огайо толуол, ксилол, ДДТ, пиридин, никотин, нитрилы и ряд других соединений. Техника выделения органических веществ углем является небезупречной, так как при этом в силу необратимой адсорбции или окисления при последующем вымывании удастся выделить только часть соединений (Ноак, 1962). Более дешевым и достаточно эффективным поглотителем является боксит, активированный путем дегидратации при температуре около 500° (Morris *et al.*, 1962).

В данное время находит широкое применение экстракция как метод концентрирования веществ непосредственно исходной пробы воды или после добавления реагентов. В работах по применению экстракции в аналитической химии указаны новые реагенты для разделения и определения ряда соединений с описанием условий извлечения (Бабко, Жаровский, 1962). Ноак (Noak, 1962) для извлечения органических веществ из воды применял метилзобутилкетон. В. Г. Дацко и др. (1961) для изучения органического вещества рек применяли экстракцию изобутиловым спиртом. Д. М. Витюк и др. (1964) для изучения состава жирных кислот в воде Черного моря применили экстракцию этилацетатом. После обработки экстракта диазометаном с помощью тонкослойной хроматографии была выделена фракция метиловых эфиров жирных кислот, последующее разделение позволяло идентифицировать ряд жирных кислот.

Сравнительно малораспространенным приемом концентрирования является замораживание воды, способ этот применялся для концентрирования радиоактивных веществ в метеорных и речных водах (Былинкина, 1959). Блек и Кристмен (Black *et al.*, 1963) концентрировали органические вещества, доводя 75.7 л речной воды до 1 л приблизительно за 110 час. охлаждения в домашнем холодильнике. Органическое вещество, концентрированное таким образом, не отличалось от полученного путем выпаривания при 45—50°. А. В. Фотиев (1964) разработал метод замораживания для получения органического вещества из болотных вод.

Концентрирование органических и некоторых минеральных веществ может быть достигнуто путем пенной флотации. При образовании пены в первую очередь удаляются вещества, понижающие поверхностное натяжение; так, еще Рамедену удалось полностью выделить из водного раствора белок. Почти полностью удаляются при вспенивании алкилбензолсульфо-

нат и другие детергенты, что может быть использовано как прием концентрирования этих веществ при их малом содержании в воде.

Исследование пены, образующейся на реках и водохранилищах, показало, что содержание в ней органического вещества, марганца, железа, титана в сотни раз больше, чем в воде (табл. 2), в основном, по-видимому,

Таблица 2

Содержание органического вещества, марганца и железа в пробах пены и воды, мг/л

Место отбора проб	Дата отбора	Окисляемость		Марганец		Железо		Железо валовое пены
		пены	воды	пены	воды	пены	воды	
Можайское водохранилище								
пике плотин	VI 1960	308.0	7.1	5.0	0.06	1.00	0.0	244.4
у водослива	VI 1960	156.0	6.1	2.9	0.12	3.0	0.05	89.2
близ берега	VII 1960	508	6.4	9.9	0.12	18.8	0.05	341.4

за счет увеличения коллоидальных веществ и взвесей. Приведенные в табл. 2 данные относятся к содержанию элементов, обнаруженных в жидкости, образовавшейся после распада пены. При обработке сухого остатка пенной жидкости соляной кислотой были обнаружены значительно большие количества железа, приведенные в графе «Железо валовое».

Присутствие в пене соединений, находящихся в природных водах в концентрациях, соответствующих величинам порядка 10^{-11} — 10^{-12} г/л, было отчетливо прослежено по определению суммарной бета-активности в природных водах и пенной жидкости. Почти в половине из 42 образцов пены, собранных на практически чистых водоемах, превышение активности пены составляло два порядка, в одной трети образцов — три порядка и в 20% — один порядок (Драчев, Былинкина, 1960). Очевидно, прием пенной флотации может быть использован для решения трудной задачи определения радиоактивных веществ при их концентрации, соответствующей радиоактивности порядка пикокюри (10^{-12} кюри) на литр. Этот прием должен быть эффективен в отношении веществ, находящихся в коллоидальной или более грубой степени измельчения или в виде органических соединений, понижающих величину поверхностного натяжения. Альберсмейер (Albersmeyer, 1958) использовал этот прием для определения в воде моторного топлива.

Возможно, что пенная флотация может оказаться полезной при установлении автоматического постоянного контроля за радиоактивностью и содержанием некоторых соединений.

Разработке приемов автоматического постоянно действующего контроля у нас не уделяется должного внимания, а между тем разовые пробы во многих случаях оказываются недостаточными. Инженерами В. А. Михайловым и Н. С. Новаковским (1957) при участии И. Н. Сосуновой были разработаны и используются на водопроводе способы автоматического непрерывного определения цветности, мутности, pH, но дальнейшего развития эта работа не получила. С. В. Шманевым разработана конструкция прибора для непрерывной регистрации оптических свойств воды при движении судна по водоему.

Сравнительно недавно (Cleary, 1962) на р. Огайо установлено восемь самопишущих станций и шесть с телетайпной передачей для регистра-

ции рН, окислительно-восстановительного потенциала, хлор-иона, активного хлора, растворенного кислорода, температуры, электропроводности. В Рурской области ФРГ действует автоматическая установка для забора проб воды, при этом вода непрерывно проходит через аквариум с рыбами. Из собранных проб подвергаются анализу те, которые вызвали гибель рыб.

Затруднения в определении токсических веществ в сточных водах и в расчетах токсичности смесей соединений, присутствующих в стоках, способствуют распространению практического приема определения токсичности по рыбным пробам. В последнее издание стандартных методов анализа воды США (Standard methods. . ., 1961) введен раздел с описанием проведения подобных проб.

Имеются попытки автоматического контроля за содержанием органических соединений. Феррари (Ferrari, 1962) описал автоанализатор для фенолов и цианидов, при этом используются семь реактивов. В автоматической установке Гарнетта и Кокса (Garnett a. Cox, 1962) определение фенолов производится на основе поглощения ультрафиолета в непрерывном потоке.

С точки зрения автоматизации и по ряду других соображений заслуживают внимания приемы анализа, особенностью которых является сохранность образца воды, используемого для анализа. Рентгеноспектральный флуоресцентный метод анализа растворов не получил еще широкого применения. Глойна и др. (Gloyna a. oth., 1963) на основе проведенной работы считают данный метод ценным, в особенности при анализе веществ, которые трудно отделить обычными приемами химического анализа. Например, микрограммовые количества стронция сравнительно быстро могут быть определены без отделения кальция. Преимущества являются малый объем анализируемого образца и его сохранность.

Возникший недавно как раздел аналитической химии радиоактивный анализ использован Бланчардом и др. (Blanchard a. oth., 1959) для определения солевого состава воды. Вещества, подвергнутые воздействию потоков нейтронов, становятся радиоактивными (паведенная активность) и в качестве таковых могут быть определены с применением соответствующей аппаратуры.

К весьма чувствительным относятся каталитические методы анализа: реакция окисления ализаринсульфоната натрия перекисью водорода в присутствии следов кобальта позволила С. Г. Орадовскому (1964) предложить способ определения содержания кобальта в 100 мл морской воды при концентрации 0.1—1.0 мкг/л.

Т а б л и ц а 3

Характеристика речной воды по вспениванию

Характеристика воды	Время разрушения пены	Приблизительное время полного разрушения пузырьков
Не вспенивается	—	До 3 сек.
Почти не вспенивается	До 1 сек.	1 час.
Слегка вспенивается	До 10 сек.	4 часа.
Заметно вспенивается	Около 5 мин.	1/4 поверхности покрыта пеной через 18 час.
Вспенивается	2—4 часа.	3/4 поверхности покрыты пеной через 18 час.
Очень сильно вспенивается	18 час. и более.	

В связи с широким распространением поверхностно активных веществ и нормированием содержания их в питьевой воде (Hoather, 1962) и реках (Гаршенин, 1963) по способности к непообразованию представляет интерес простой прием, применяемый в лаборатории речного совета р. Мерсеи (Klein, 1960). В бутылку со стеклянной пробкой емкостью 29,86 л наливается до половины вода и сильно встряхивается в течение 30 сек., затем проводятся наблюдения и записи в течение 13 час. Классификация речной воды по данному признаку с некоторыми сокращениями приведена в табл. 3.

Наряду с глубокими и тонкими методами исследования подобного рода простейшие наблюдения могут оказаться полезными для приближенного суждения о содержании в речных водах органических веществ, понижающих поверхностное натяжение (детергенты, нефтепродукты, белковые вещества и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Бабко А. К., Ф. Г. Жаровский. 1962. Экстракция в аналитической химии. Заводск. лабор., т. XXVIII, № 11.
- Былипкина А. А. 1959. К методике определения малых количеств излучающих катионов в воде. Сб. аннотаций научн. работ Института общей и коммунал. гигиены им. А. Н. Сысина за 1946—1956 гг., М.
- Витюк Д. М., А. П. Ушаков, В. А. Вавер, Л. Д. Бергельсон. 1964. Органические кислоты в воде Черного моря. Тезисы докл. научн. конф. по химии моря. Изд. АН СССР, М.
- Гаршенин В. Ф. 1963. Определение допустимых концентраций алкилбензолсульфоната и алкилсульфоната. Маслосойно-жировая промышленность, № 10.
- Давко В. Г., Н. А. Гончарова и Г. П. Проценко. 1961. К изучению органических веществ Волги, Дона и Азовского моря. Гидрохим. матер., т. XXXI.
- Драчев С. М. 1957. К методике определения искусственных радионуклидов в поверхностных водах. Тезисы докл. XI гидрохим. совещ. по методам гидрохим. исслед. Новочеркасск.
- Драчев С. М., А. А. Былипкина. 1960. Загрязнение радиоактивными веществами поверхности водоемов. Мед. радиол., № 6.
- Еременко В. Я. 1961. Формы нахождения тяжелых металлов в некоторых природных водах. Тезисы докл. XV гидрохим. совещ. по микрокомпонентам состава натуральных и загрязненных вод. Новочеркасск.
- Каплин В. Т., Феселко П. Г. 1962. Определение аммонийного азота в бесцветных и мутных водах. В сб.: Современные методы анализа природных вод. Изд. АН СССР, М.
- Кахана М. М. 1960. Рентгеноспектральный флуоресцентный анализ растворов. Заводск. лабор., т. XXVI, № 12.
- Климов И. Т. 1962. Химико-спектральное определение микроэлементов (тяжелых металлов) с применением экстракционного обогащения. В сб.: Современные методы анализа природных вод, Изд. АН СССР, М.
- Кольцов Г. В. 1965. Определение редких и рассеянных элементов в воде Рыбинского водохранилища осенью 1961 г. В сб.: Динамика водных масс водохранилищ в связи с распределением организмов, изд. «Наука», М.—Л.
- Коршунов Н. А. и А. И. Калинина. 1961. Применение полярографии в органическом анализе. Заводск. лабор., т. XXVII, № 11.
- Лонченко Е. Т. 1960. Люминесцентный анализ флотационных сточных вод. Обогащение руд, т. 5, № 1.
- Лурье Ю. Ю. и В. А. Пацова. 1961. Определение алифатических аминов в сточных промышленных водах. Заводск. лабор., т. XXVII, № 11.
- Михайлов В. А., Н. С. Новаковский. 1957. Средства автоматизации для городских водоочистных станций. Сообщение на научн. сессии Академии коммунал. хоз. им. Шафилова, М.
- Орадовский С. Г. 1964. Каталитический метод определения ультрамикроколичества кобальта в морской воде. Тезисы докл. научн. конф. по химии моря. Изд. АН СССР, М.
- Синельников В. Е. 1957. О значении эффекта люминесценции воды при санитарном изучении водоемов. Советское здравоохран. Киргизия, № 1.
- Фотиев А. В. 1964. К методике выделения органических веществ в болотных водах. Матер. XVIII гидрохим. совещ. Новочеркасск.

- Щербов Д. П. 1962. Флуоресцентный анализ неорганических веществ. Заводск. лабор., т. XXVIII, № 10.
- Albersmeyer W. 1958. Determination of pollution of water by motor fuels and similar substances. *Städtchygiene*, v. 9, № 85.
- Barnes J. M., P. Bonnevie, M. Fair, P. Lawther. 1963. Microchemical pollutants in the environment. World Health Organisation (Pa).
- Black A. P. a. R. F. Christman. 1963. Chemical characteristics of Fulvic Acids. *Journ. Amer. Water Works Assoc.*, v. 55.
- Blanchard R. L., G. W. Leddicotte, D. W. Moeller. 1959. Water Analysis by Neutron Activation. *Journ. Amer. Water Works Assoc.*, v. 51.
- Cleary E. J. 1962. An Electronic monitor system for river-quality surveillance and research. *Intern. Confer. on water Pollution Research*, S. 1, № 3.
- Ettinger M. B. 1960. Proposed Toxicityscreening procedure for use in protecting drinking-water quality. *Journ. Amer. Water Works Assoc.*, v. 52.
- Ferrari A. 1962. Quantitative Continuous Analysis of waste Water. *Tech. Eau*, v. 184, № 55.
- Garnett P. H. a. A. S. Cox. 1962. Monitoring of phenolic contaminated water. *Analyst*, v. 87, № 147.
- Gloyna E. F., S. K. Bhagat a. W. A. Folsing. 1963. The use of X-ray fluorescence in determining strontium and calcium. *Journ. Water Pollution control Federation*, v. 35, № 7.
- Hoak R. D. 1962. Recovery and indentification of organics in water. *Intern. Confer. on Water Pollution Research*, S. 1, № 7.
- Hoather R. C. 1962. Criteria of raw water quality for Use as domestic water supply. *Wold Health Organiss. Env. San.*, v. 134, № 7.
- Klein L. 1960. Aspects of river pollution. London Butterworths scientific Publications, v. 1.
- Leclerc E. a. F. Eveline. 1963. Chromatographic study of Organic substances dissolved in settled waters. *Centre Belge Etude des Eaux Bull. Mens.*, №№ 114—115.
- Lindgren C. G. 1957. Measurement of small quantities of hydrocarbons in water. *Journ. Amer. Water Works Assoc.*, v. 49.
- Middleton F. M., A. A. Rosen a. R. H. Burttschell. 1958. Taste and odor research tools for water utilities. *Journ. Amer. Water Works Assoc.*, v. 50.
- Mohler E. F. a. L. N. Jacob. 1957. Determination of phenolic-type compounds in water and industrial waste water. *Anal. Chem.*, v. 29.
- Morris J. C. a. W. J. Weber. 1962. Removal of biologically-resistant pollutants from waste waters by adsorbition. *Intern. Confer. on Water Pollution Research*, S. 2, № 24.
- Pisters H. 1961. Paper chromatographic determination of waste water phenols and chlorophenols. *Gas- u. Wasserfach*, Bd. 102.
- Salles E. M. et al. 1956. Determination of trace amounts of alkyl beusensulfonates in water. *Anal. Chem.* v., 28.
- Standard methods for the examination of water and waste water. 1961. New York, Public Health Assoc.
- Sterescu M. a. V. Pelloni. 1961. Identification and determination of O-phenylenediamine in residual waters, in the synthesis of 2 sulfanilamidoquinoline by paper chromatography. *Rev. Chim. (Bucharest)*, 12.
- Task group report. Determination of synthetic detergent content of raw water supplies. 1958. *Journ. Amer. Water Works Assoc.*, v. 50.

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО СВЕТА НА БЕСЦВЕТНЫХ ЖГУТИКОПОСЦЕВ

Лаборатория физиологии низших организмов

1. НЕСКОЛЬКО ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫХ ЗАМЕЧАНИЙ

В период, охватывающий 30-е и частично 40-е годы, автор настоящей статьи занимался изучением роли условий развития в отборе. Было показано, что отбор по одному и тому же признаку, но в разных условиях среды приводит к существенно различным результатам (Камшилов, 1935, 1939). Некоторые факторы, первоначально подавляющие развитие (скажем, пониженная температура), постоянно превращались в его стимуляторы (Камшилов, 1941а), обнаружилась возможность регулировать степень зависимости признаков от изменчивости внешних факторов (Камшилов, 1940, 1941а, 1941б, 1948). Условия среды в процессе отбора как бы кристаллизировались в содержании генопина селективируемой популяции, определяя особенности его формы реагирования.

В ходе экспериментального отбора фактором, ставящим организм в те или иные отношения к среде, является экспериментатор, в процессе искусственного отбора — селекционер. Каковы причины изменения отношения организмов к условиям жизни в естественном состоянии?

Разработкой этого вопроса автор занимался в 50-е годы на Мурмане. При изучении биологической продуктивности моря была обнаружена большая роль сложных взаимных отношений между организмами различных трофических уровней и в пределах одного уровня. Детальный анализ большого фактического материала подтвердил представление, сформулированное Ч. Дарвином, о ведущей роли в жизни и эволюции видов сложных взаимных отношений между организмами. Сложное взаимодействие организмов оказалось основной причиной изменения отношения отдельных видов к условиям жизни. Изменение условий жизни в ходе эволюции с неизбежностью вытекает из самой жизни (Камшилов, 1959, 1960, 1961).

Конечно, такие факторы, как вековые изменения климата, процессы горообразования и прочие крупные преобразования абиотической среды, также влияли на эволюцию организмов, но не они определяли ее специфику, ход и направление.

В сложном взаимодействии организмов наиболее существенным является взаимодействие фотосинтетиков и деструкторов, выражающееся в форме биотического круговорота органического вещества. Жизнь в ее современной форме не может существовать вне биотического круговорота, он представляет собой одно из важных ее выражений. По Сент-Дьёрдьи (1964), энергетический цикл жизни «... состоит в том, что электроны сна-

чала поднимаются на более высокий энергетический уровень фотонами, а затем в живых системах падают обратно на свой основной уровень, отдавая при этом порциями свою избыточную энергию, которая и приводит в действие всю машину жизни» (стр. 30). Таким образом, и по своей физической субмолекулярной сущности жизнь является циклическим процессом.

Если биотический круговорот, основывающийся на взаимодействии фотосинтетиков и деструкторов (автотрофов и гетеротрофов), представляет собой в настоящее время существенный признак жизни, естественно возникает вопрос: всегда ли так было? Иначе говоря, возникла ли жизнь как биотический круговорот, или он начал осуществляться на каком-то историческом этапе ее развития.

Для разработки этой трудной проблемы благодаря исключительному вниманию Ивана Дмитриевича Папанина была организована лаборатория физиологии низших организмов, на базе которой стало возможным подойти к анализу некоторых ее аспектов.

Автор сердечно благодарит И. Д. Папанина за предоставленную возможность.

II. ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

1

Итак, возникла ли жизнь как взаимодействие фотосинтетиков и деструкторов, осуществляющееся в форме биотического круговорота, или это взаимодействие начало проявляться лишь после возникновения жизни на каком-то историческом этапе ее развития? Иначе говоря, что возникло раньше, автотрофы или гетеротрофы, или те и другие одновременно?

Авторы теорий происхождения жизни, разрабатывавшие этот вопрос на рубеже прошлого и настоящего веков, допускали первичное возникновение автотрофных организмов в условиях сравнительно простой среды. В настоящее время стало очевидным, что подобное решение вопроса противоречит всей сумме фактического материала, накопленного биологией.

Современный механизм запасаания световой энергии с помощью хлорофилла в процессе фотосинтеза весьма сложен, и предполагать, что он мог сразу возникнуть из простых неорганических соединений, нет никаких оснований.

На смену представлениям о первичности автотрофной формы обмена пришла хорошо аргументированная биохимическим материалом теория А. И. Опарина (1957, 1960), согласно которой сначала возникли гетеротрофные организмы: «... исходным источником энергии и строительных материалов для первичных живых существ служили абиогенно возникшие органические вещества окружающей организм внешней среды» (Опарин, 1960, стр. 97). Автотрофные организмы, в частности фотосинтетики, развились спустя какой-то промежуток времени: «... способность к фотосинтезу возникла в них значительно позднее как добавочная надстройка на прежний гетеротрофный механизм обмена веществ» (там же, стр. 95).

Таким образом, в соответствии с теорией А. И. Опарина, так же как и согласно теориям первичного возникновения автотрофии, биотический круговорот возник после возникновения жизни.

Иначе решал проблему В. И. Вернадский. Рассматривая геохимические функции биосферы, он писал в 1931 г.: «... среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции

жизни, существующие в биосфере изначала. Следовательно, изначала морфологический состав живой природы в биосфере должен быть сложным» (1940, стр. 205). Поэтому «первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-нибудь вида организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни. Должны были сразу появиться биоценозы» (там же, стр. 207). О первичности взаимодействий живых существ при возникновении жизни писал В. И. Вернадский (1935). Но Н. П. Наумов (1956), жизнь также возникла как круговорот веществ.

2

Если исключить имеющую лишь историческое значение гипотезу первичности автотрофии, можно говорить о двух гипотезах — гипотезе А. И. Опарина и гипотезе В. И. Вернадского.

Главными аргументами в пользу гипотезы А. И. Опарина, как он сам считает (Опарин, 1960), являются следующие.

1. «... в основе обмена всех современных организмов лежат системы, специально приспособленные к использованию готовых органических веществ как неходного строительного материала для процессов биосинтеза и как непосредственного источника необходимой для жизни энергии» (стр. 93).

2. «... подавляющее большинство населяющих сейчас нашу планету биологических видов вообще может существовать только при их постоянном снабжении готовыми органическими веществами» (стр. 93).

3. У гетеротрофных организмов мы не находим «даже следов, рудиментарных остатков тех специфических ферментных комплексов и сочетаний реакций, которые являются необходимыми для осуществления автотрофного образа жизни» (стр. 94).

Все три аргумента неоспоримо опровергают старое примитивное представление о первичности автотрофного способа существования. Однако они оказываются лишены убедительности, если их попытаться использовать против гипотезы В. И. Вернадского.

Гипотеза В. И. Вернадского встречается с другими трудностями. Основная из них — сложность современного механизма фотосинтеза. А. И. Опарин абсолютно прав, рассматривая фотосинтез ныне живущих зеленых растений и фотосинтезирующих бактерий как падстройку над более примитивным гетеротрофным обменом. Совершенно очевидно, первичная фотоавтотрофия не могла возникнуть в форме фотосинтеза наших современников. Как же она могла возникнуть?

3

Жизнь на земле в настоящее время существует за счет энергии солнечного излучения в видимой и отчасти инфракрасной (некоторые автотрофные бактерии) области спектра. Посредником между Солнцем и жизнью является хлорофилл. Совершенно ясно, что жизнь возникла раньше возникновения хлорофилла. Значит, если придерживаться гипотезы В. И. Вернадского, первыми автотрофами должны были быть бесхлорофилльные формы. Какую энергию они усваивали?

Для ответа на этот вопрос следует рассмотреть проблему энергетических источников возникновения органических соединений, из взаимодействия которых произошли первые организмы. Этот вопрос различными исследователями решается практически одинаково. Наиболее постоянным источником, ответственным за образование первичных органических соединений в условиях восстановительной атмосферы Земли, было ультрафиоле-

товое излучение Солнца спектральной области 240—290 мкм. Сейчас это доказано экспериментально (Blum, 1951; Опарин, 1957, 1960; Sagan, 1957, 1961; Miller a. Urey, 1959; Ponnampereuma a. oth., 1963; Ponnampereuma, 1964): «... даже такой сравнительно инертный газ, каким является метан, — пишет А. И. Опарин (1960), — при воздействии ультрафиолетового света или тихих разрядов может служить исходным веществом для образования многочисленных органических соединений — кислородных, азотистых, сернистых и фосфористых производных как жирного, ароматического, так и гетероциклического ряда» (стр. 55).

Таким образом, возможность абиогенного образования основных компонентов биосинтеза в условиях коротковолнового ультрафиолетового облучения может считаться доказанной, и с этим согласны все. Расхождение во взглядах начинается со следующего этапа предистории жизни. А. И. Опарин, а вслед за ним и большинство исследователей рассматривают абиогенно синтезированные органические вещества в качестве источника вещества и энергии для биосинтезов первичных гетеротрофных организмов. К. Поннамперума с соавторами (Ponnampereuma a. oth., 1963) попытались даже подсчитать размер популяции микроорганизмов, могущих существовать за счет абиогенного синтеза аденозинтрифосфата. Они получили величину, равную $2 \cdot 10^4$ клеток на 1 см^2 . Авторы говорят об абиогенном фотосинтезе.

Таким образом, в соответствии с гипотезой первичности гетеротрофии примитивные организмы использовали в качестве источника строительного материала и энергии органические соединения, возникшие в основном под влиянием ультрафиолетового излучения Солнца абиогенным путем. Неизбежно должен был возникнуть своеобразный круговорот органического вещества, причем гетеротрофная половина круговорота осуществлялась протоорганизмами, а автотрофная происходила абиогенно. Не логичнее ли, однако, предположить, что фотоны ультрафиолета, ответственные за абиогенный синтез органических веществ, могли осуществлять аналогичный процесс и при воздействии на протоорганизмы, которые в те времена мало отличались от окружающего их раствора органических соединений? По-видимому, протоорганизмы (кооцерваты), способные сами использовать ультрафиолетовое излучение Солнца для синтезов оказывались в преимущественном положении в сравнении со своими конкурентами, питающимися абиогенно возникшими органическими веществами. Но ведь это и есть зародки автотрофии! *Фотосинтез неизбежно должен был начаться с использования фотонов ультрафиолета.*

Представление об использовании фотонов ультрафиолета в примитивных биосинтезах на основании эволюционных соображений было высказано автором в 1960 г. (Камшилов, 1960). Фотосинтез зеленых растений с помощью хлорофилла с этой точки зрения возник много позднее «как эволюционно развившееся приспособление к использованию в биосинтезах квантов видимого света с меньшей энергией в сравнении с ультрафиолетом» (Камшилов, 1961, стр. 65). Аналогичная мысль высказывалась и высказывается рядом других исследователей. По мнению Г. Блюма (Blum, 1951), фотосинтез особого рода, совершенно отличный от современного, мог возникнуть очень рано в ходе органической эволюции, если даже не в самом ее начале. Он предостерегает против слишком узкого понимания первичного фотосинтеза. По Г. Гаффрону (1962), первичные фотохимические механизмы, участвовавшие в последовательном создании и накоплении органических веществ, а позже и живых организмов, сначала использовали фотоны ультрафиолета и лишь по мере изменения солнечного спектра в ультрафиолетовой области в связи с появлением озона должны были посте-

ленно приспособляться к использованию меньших квантов света, энергия которых упала с 9 до 1.3 эв на моль, но которые поглощались организмами в больших количествах. Первичная автотрофия, согласно подобным представлениям, преимущественно связана с фотохимическими реакциями абиогенного фотосинтеза, она развилась на их основе.

Гипотеза происхождения автотрофии на основе усвоения ультрафиолетовых фотонов прекрасно согласуется с представлениями В. И. Вернадского о возникновении жизни в качестве протобиоценоза, обладающего примитивным внутренним обменом. В сущности она не противоречит и теории А. И. Опарина — А. И. Опарин просто не рассматривал подобный аспект проблемы.

4

В обоснование гипотезы усвоения фотонов ультрафиолетового света можно привести три категории фактов.

1. На основании представления об одновременном возникновении гетеро- и автотрофии следует ожидать сохранения остатков гетеротрофного питания у автотрофных организмов и, наоборот, каких-то рудиментов автотрофии у типичных гетеротрофов.

Способность большинства автотрофных, и в частности фотоавтотрофных, организмов к питанию за счет готовых органических веществ в настоящее время доказана (Таусон, 1950; Опарин, 1957, 1960; Красильников, 1958). А. И. Опарин видит в этом доказательство первичности гетеротрофной формы обмена. Рудиментов автотрофной формы обмена у гетеротрофов, как отмечает А. И. Опарин, нет. Действительно, рудименты современного фотосинтеза у гетеротрофных организмов не найдены. Однако если за первичную форму автотрофии принять усвоение ультрафиолетовых фотонов, то таких рудиментов более чем достаточно.

Все основные биологически важные соединения, с помощью которых осуществляются биосинтезы, такие как нуклеиновые кислоты, белки, нуклеозидтрифосфаты, большинство коэнзимов, построены из кольцевых молекул с конъюгированными двойными связями. Такие молекулы поглощают фотоны ультрафиолета как раз той спектральной области, которая, согласно гипотезе, была ответственна за примитивный фотосинтез, т. е. 240—290 мкм (Sinsheimer, 1955; В. Pullman а. А. Pullman, 1962; А. Pullman, В. Pullman, 1963).

Нуклеиновые кислоты, нуклеозидтрифосфаты, в частности адепозинтрифосфат, белки, многие коэнзимы, имеются у всех организмов, как автотрофных, так и гетеротрофных. Значит, они возникли с самого начала. Их формирование неизбежно происходило под влиянием мощного потока ультрафиолетового излучения. Почему организмы «набрали» именно эти структуры? Трудно допустить случайное совпадение. Вероятнее предположение, что протоорганизмы с помощью подобных структур, пока еще не вполне понятным образом, не использовали энергию ультрафиолетового излучения для своих энергетических потребностей. Пульман (В. Pullman а. А. Pullman 1962; А. Pullman, В. Pullman, 1963) обращают внимание на некоторые особенности химических соединений углерода с конъюгированной системой связей. В таких системах электроны делокализованы, образуя вокруг молекулы электронное облако. Делокализация электронов увеличивает стабильность молекулы. Они оказываются более устойчивыми при облучении ультрафиолетовым светом, сравнительно легко под влиянием облучения переходят в возбужденное состояние с относительно длительным периодом существования. Пульман указывают, что способность соединений с конъюгированными двойными связями

образовывать под влиянием фотонов ультрафиолета долгоживущие возбужденные молекулы могла давать таким соединениям преимущество на начальных этапах эволюции. Она способствовала образованию полимеров, что увеличивало стабильность, кроме того, она давала возможность более эффективно использовать световую энергию. Наличие системы конъюгируемых связей благоприятствовало передаче энергии электронного возбуждения вдоль молекулы к местам синтезов.

Выбор и утилизация соединений с конъюгированными двойными связями в качестве структурных компонентов жизни, по Пульманам, представляет собой один из наиболее важных квантовых эффектов биохимической эволюции. Н. Винер (1958), говоря о таких соединениях, обращает внимание на то, что они «обычно обладают ненормально большой способностью запасать энергию и информацию» (стр. 129). И то и другое существенно для прогрессивной эволюции.

Таким образом, молекулярное строение основных классов биохимически важных соединений свидетельствует в пользу гипотезы раннего происхождения автотрофного способа обмена. Это тот самый «рудимент», который являлся основой ультрафиолетового этапа в развитии жизни.

2. Поппамперума и др. (Popperuma a. oth., 1963) экспериментально доказали возможность абиогенного синтеза аденозинтрифосфата под влиянием ультрафиолетовых лучей с длиной волны 253.7 мкм. Аденозинтрифосфат, сокращенно АТФ, представляет собой соединение, содержащее богатые химической энергией макроэнергетические связи. В АТФ запасается световая энергия в процессе фотосинтеза, это же соединение образуется при окислении органических веществ в ходе гетеротрофного обмена. Значит, не только световая энергия через хлорофилл, не только «сгорание» органических веществ при их деструкции приводят к «зарядке» АТФ. Этот же процесс могут осуществлять ультрафиолетовые лучи длиной волны 253.7 мкм, интенсивно поглощаемые аденином молекулы АТФ.

Еще в 1951 г. Г. Блум (Blum, 1951) обращал внимание на возможность абиогенного синтеза АТФ в примитивной атмосфере Земли за счет абсорбции фотонов ультрафиолета. Согласно его представлениям, АТФ мог быть одним из самых первых соединений, вошедших в состав протоорганизмов. Работа Поппамперумы с соавторами подводит фактическое обоснование под это представление, вместе с тем она свидетельствует в пользу гипотезы ультрафиолетовой автотрофии как начального этапа развития жизни на Земле.

3. Исследование Поппамперумы интересно в связи с работами группы Д. Арнона (Arnon, 1961; Арнон, 1962а, 1962б). Арнон пришел к выводу, что первыми продуктами фотосинтеза современных растений и бактерий являются АТФ и дифосфорпиридинуклеотид — также соединение, содержащее аденин и интенсивно поглощающее ультрафиолетовые лучи. В работе М. Лосада с соавторами (Losada a. oth., 1960) показана эквивалентность света и АТФ в бактериальном фотосинтезе. «И при бактериальном фотосинтезе и при фотосинтезе в растении, — пишет Арнон (1962б), — собственно фотохимические реакции ограничиваются образованием АТФ и восстановленного пиридинуклеотида в процессах циклического и нециклического фотофосфорилирования. Это превращение света в единую валюту клеточной энергетики принципиально независимо от процессов ассимиляции CO_2 » (стр. 235). Арнон предлагает более широкое в сравнении с общепринятым определение фотосинтеза: «Фотосинтез может быть определен как синтез клеточных веществ за счет химической энергии, полученной при фотохимических реакциях. Это определение включает возможность ассимиляции CO_2 , но не ограничивается ею» (там же, стр. 235).

Такое определение фотосинтеза может включать и примитивный фотосинтез с использованием ультрафиолетовых фотонов.

Три перечисленные группы фактов позволяют в самых грубых чертах нарисовать схему примитивного фотосинтеза:

а) поглощение ультрафиолетовых фотонов молекулами азотистых оснований (аденином), переход молекул, поглотивших фотоны, в возбужденное состояние;

б) синтез за счет поглощенной энергии АТФ;

в) использование АТФ для синтетических нужд протоорганизмов.

5

Нарисованная схема фотосинтеза в ультрафиолетовых лучах встречает весьма важное возражение. Крупные фотоны ультрафиолета — фактор не только синтетический, но и деструктивный. Современные организмы, как правило, не выдерживают больших доз этого агента.

Резистентность протоорганизмов по отношению к ультрафиолетовым лучам неизвестна. Они могли быть достаточно резистентными, и тогда все ранее приведенные рассуждения справедливы. Однако они могли быть и весьма чувствительными. В таком случае вся схема фотосинтеза в ультрафиолетовых лучах пописает в воздухе. Если придерживаться этой второй возможности, придется принять схему абиогенного синтеза пищевого субстрата и справедливость гипотезы первичности гетеротрофного способа жизни. При этом следует допустить, что протоорганизмы были как-то защищены от деструктивного действия ультрафиолетовых лучей, находясь, скажем, на дне водоемов, вода которых содержит вещества, поглощающие ультрафиолетовый свет. Это могут быть пищевые вещества — продукты абиогенного фотосинтеза. Так как в итоге абиогенного синтеза возникают вещества, поглощающие фотоны ультрафиолета, их усвоение для построения жизненного субстрата приводило к тому, что этот субстрат оказывался сам построенным из веществ, поглощающих ультрафиолетовое излучение. Поглощение фотонов ультрафиолета многими важными соединениями современных организмов в таком случае свидетельствует не о биогенном фотосинтезе в ультрафиолетовых лучах, а об абиогенном фотосинтезе.

Подобный ход рассуждений вполне закономерен и кажется не менее вероятным, чем изложенная вначале схема автотрофного усвоения фотонов ультрафиолета первичными организмами.

Имеются, однако, факты, делающие более вероятной первую схему. Если протоорганизмы были защищены от ультрафиолетового излучения, то, кажется, не было оснований для выработки специальных механизмов против деструктивного действия этого фактора. Между тем у подавляющего большинства ныне живущих организмов имеется специальный механизм против деструктивного действия фотонов ультрафиолета.

В 1949 г. И. Ф. Ковалев (1949, 1958) и А. Кельнер (Kellner, 1949, 1951, 1961) обнаружили, что видимый свет устраняет многие повреждения, вызванные коротковолновым ультрафиолетом. Было открыто явление фотореактивации. По данным Кельнера (Kellner, 1949), видимый свет увеличивает выживаемость *Streptomyces griseus* после облучения коротковолновым ультрафиолетом в 300 000 раз. По данным А. А. Прокофьевой-Бельговской, Г. Р. Михайловой и Л. И. Ерохиной (1961), выживаемость *Actinomyces olivaceus* в результате фотореактивации увеличивается в 3—45 тыс. раз. Фотореактивирующее действие видимого света оказалось крайне распространенным явлением. Оно было обнаружено почти у всех изученных организмов, от вирусов до высших растений и животных

(Dulbecco, 1955; Jagger, 1958; Лозина-Лозинский, 1960; Giese, 1961a, 1961b; Shugar, 1961; Лозина-Лозинский и Заар, 1963). Г. Блум (Blum a. oth., 1950; Blum, 1951; Blum a. Matthews, 1952) был первым и пока, кажется, единственным исследователем, указавшим на эволюционное значение фотореактивации. Если протоорганизмы были защищены от деструктивного действия коротковолнового ультрафиолета каким-то экраном, явление фотореактивации становится бессмысленным и его широчайшее распространение — непонятным. Напротив, при развитии жизни под непрерывным потоком ультрафиолетового излучения фотореактивация приобретает большое значение. Ультрафиолетовое излучение Солнца всегда сопровождалось излучением в видимой области, и потому, естественно, использование фотонов ультрафиолета шло при одновременном освещении видимым светом. Реактивирующее действие оказывает и повышенная температура (Anderson, 1949, 1951; Stein a. Meutziar, 1950) — также фактор, игравший большую роль в период становления жизни.

Явления фотореактивации и отчасти тепловой реактивации могут быть причислены к четвертой группе доказательств в пользу существования ультрафиолетовой фотоавтотрофии.

Приведенные материалы показывают, что имеется много аргументов в пользу представления об одновременном возникновении авто- и гетеротрофного способов обмена. *По-видимому, жизнь с самого начала развивалась как круговорот веществ, основанный на взаимодействии автотрофов и гетеротрофов.* Противоречие синтеза и деструкции органического вещества в пределах одного протобиоценоза явилось основной движущей силой эволюции.

При такой постановке вопроса все факты «становятся на свои места». Делается понятным «выбор» жизнью соединений, поглощающих ультрафиолетовые фотоны, использование в качестве основного энергетического резервуара АТФ, построение субстрата жизни из полимеров, более устойчивых к облучению в сравнении с мономерами, явление фотореактивации. Наконец, становится ясным, почему в качестве основного жизненного элемента был выбран углерод, а не кремний, хотя последнего в земной коре значительно больше: кремний не способен к образованию соединений с конъюгированными двойными связями и потому не обладает теми возможностями, которые имеются у углерода (B. Pullman a. A. Pullman, 1962).

III. ДЕЙСТВИЕ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА СОВРЕМЕННЫЕ ОРГАНИЗМЫ

1

Главным источником энергии биотического круговорота в настоящее время являются кванты солнечного света, поглощаемые хлорофиллом.

В дохлорофилловой период развития жизни таковыми были фотоны ультрафиолета. Естественно, возникает вопрос, *утратили ли современные организмы свойство использовать ультрафиолетовое излучение в биосинтезах, или эта способность в какой-то мере сохранилась до наших дней?* Подобный вопрос возникает в связи с весьма интересной и принципиально важной мыслью А. И. Опарина (1960). Он считает, что «возникавшие в процессе эволюции все новые и новые сочетания биохимических реакций далеко не всегда полностью подменяли собой старые звенья обмена, а обычно включали их в себя, лишь дополняя вновь сформированными звеньями» (стр. 92). При этом старый путь обмена «сохранялся неповрежденным, и поэтому обладающий им организм может иногда, при коренном изменении условий существования, легко вернуться к этому пути» (стр. 92).

Особый интерес представляет вопрос о влиянии ультрафиолетовых лучей на течение биосинтезов гетеротрофных организмов, не имеющих специальных рецепторов для улавливания фотонов этой области спектра.

Почти не вызывает сомнений положительный эффект длинноволнового ультрафиолетового излучения (290—390 мкм), достигающего и сейчас земной поверхности, особенно в горных районах. Исследования, относящиеся к влиянию длинноволнового ультрафиолетового света, с большой полнотой освещены в ряде сборников под редакцией Г. М. Франка (Ультрафиолетовое излучение и гигиена, 1950; Ультрафиолетовое излучение, 1958; Ультрафиолетовое излучение, 1960), Я. А. Росина, М. В. Соколова (Использование ультрафиолетового излучения в животноводстве, 1963), а также в работах, касающихся синтеза витаминов D_2 и D_3 из предшественников под влиянием облучения (Вендт, 1958, 1961; Букин и др., 1961, и др.). По Н. Ф. Галанину (1950), «ультрафиолетовое излучение и есть то излучение, которое наиболее необходимо человеку и другим живым существам» (стр. 22). Он цитирует мнение клиницистов и гигиенистов, согласно которому «человек питается не только хлебом, но и светом». Возник даже специальный термин «световое голодание». По А. А. Шахову (1962), «под влиянием УФ-облучения у растений развивается способность более полной утилизации энергии видимого света, особенно в области зеленых и ближних инфракрасных лучей» (стр. 88). Положительное действие длинноволнового ультрафиолетового света нашло широкое применение в медицинской практике, в частности в физиотерапии, в животноводстве и птицеводстве. Также положительно влияет ближний ультрафиолет на растения (Шахов, 1962; Соколов, Гурский, 1962; Дубров, 1963).

В отношении действия коротковолнового ультрафиолетового света спектральной области 240—290 мкм, не достигающего в настоящее время земной поверхности, почти все исследователи придерживаются одной точки зрения: это деструктивный фактор. Абсорбируясь нуклеиновыми кислотами, он прекращает их синтез, что в конечном итоге ведет к гибели. В связи с обсуждаемой проблемой особый интерес, конечно, представляют исследования, выполненные на одноклеточных организмах. С одной стороны, одноклеточные ближе стоят к исходным организмам, с другой — действие ультрафиолетовых фотонов проявляется здесь более непосредственно. Ф. Гейтес (Gates, 1933) наблюдал поведение единичных клеток *Escherichia coli* под влиянием облучения ультрафиолетом спектральной зоны от 237.7 до 302.2 мкм. У клеток сохранялся рост, но прекращалось деление. В результате образовались активно двигающиеся нитевидные бактерии, достигавшие 50—150 мкм в длину. Аналогичное явление наблюдала Е. М. Виткин (Witkin, 1947). В линии *Escherichia coli* В. после облучения слабыми дозами коротковолнового ультрафиолета, 50 эрг/мм², деление было подавлено, но рост продолжался. Формировались длинные нити. У мутантной линии *E. coli* В/г, возникшей под влиянием ультрафиолетового облучения, доза 50 эрг/мм² не препятствовала делению, оно шло с обычной скоростью. Б. Деляпорт (Delaporte, 1949) установил, что длинные нити *E. coli* многоядерные.

В табл. 1 приведены данные о величине дозы коротковолнового ультрафиолета (в основном 253.7 мкм), существенно снижающей жизнеспособность одноклеточных организмов. Данные по бактериям взяты из статьи Целле и Холлендера (Zelle, Hollaender, 1955), по бактериофагам — у А. С. Крижиского (1964), по инфузориям — у Гизе (Giese a. oth., 1953), Л. К. Лозина-Лозинского (1960), К. А. Самойловой (1963а, 1963б), по грибам — у Л. И. Ерохиной (1961, 1964), Л. А. Кузюриной (1959), А. А. Прокофьевой-Бельговской и др. (1961). Грибы и инфузории оказы-

вались более резистентными, чем бактерии. Самым резистентным был гриб *Aspergillus niger*, переживший облучение в 12 000 эрг/мм² (Кузюрипа, 1959). Среди бактерий вегетативные клетки чувствительнее спорных. Наиболее резистентным был штамм бактерий *Escherichia coli* В/г, полученный Е. М. Виткин (Witkin, 1946, 1947) в результате

Таблица 1

Доза коротковолнового ультрафиолетового излучения (в основном $\lambda = 253.7$ мик), подавляющая 90% образования колоний у бактерий и существенно снижающая жизнеспособность других организмов

Доза, эрг/мм ²	Бактерии (число ви-дов)	Вирусы	Грибы	Инфузо-рии
100	1	—	—	—
100—200	6	—	—	—
200—300	12	—	—	—
300—400	3	—	—	—
400—500	6	—	—	—
500—600	3	—	—	—
600—700	3	—	—	—
700—800	1	+	—	—
800—900	1	—	—	—
900—1000	1	—	+	+
1100—1200	2	—	—	—
1200—1500	—	—	+	—
1500—2000	1	—	—	—
2000—3000	—	—	+	—
3000—5000	—	—	—	+
5000—10000	—	—	—	+
12000	—	—	+	—

Примечание. Знак плюс означает существенное подавление жизнеспособности при данной дозе, минус — отсутствие данных.

эрг/мм². Рекорд в этом отношении принадлежит некоторым высокогорным растениям. Ю. Л. Соколов, А. В. Гурский (1962) сообщают об успешных опытах облучения растений на высокогорной Памирской станции ультрафиолетовой лампой ДРШ-500, излучающей коротковолновый ультрафиолет. Они облучали подошвные растения дозой порядка 90 000 эрг/мм² ежедневно в течение всего вегетационного периода без вредных последствий.

Следовательно, гибель организмов под влиянием коротковолнового ультрафиолета, по-видимому, не является фатальной неизбежностью. Л. К. Лозина-Лозинский (1960, 1962а, 1962б) показал, что у парameций под влиянием облучения слабыми дозами коротковолнового ультрафиолета, особенно при сочетании с видимым светом, значительно возрастает устойчивость к значительным дозам этого агента. Он приходит к заключению: «... возможно приспособление организмов к довольно большим дозам ультрафиолетового излучения» (Лозина-Лозинский, 1962а, стр. 29).

2

Возможность приспособления организмов к большим дозам коротковолновой ультрафиолетовой радиации снимает очень важное возражение

облучения исходного штамма В ультрафиолетовыми лучами. Гизе (Giese, 1953) приводит данные об относительной резистентности к коротковолновому облучению различных простейших. Самой резистентной была *Fabrea salina*, самой чувствительной — *Euglena gracilis*. Различие в чувствительности среди простейших, по данным этого автора, достигает 36-кратной величины.

Несмотря на неполноту данных, приведенных в табл. 1, она довольно наглядно указывает на сравнительно невысокую резистентность современных одноклеточных организмов по отношению к коротковолновому облучению.

Доза в 400 эрг/мм² подавляет образование 90% колоний более чем у 50% изученных штаммов бактерий. Дозы порядка 10—12 · 10³ эрг/мм², по-видимому, являются предельными (см. также Sagan, 1961). Этот предел, однако, довольно существенно отодвигается в итоге фотореактивации. Л. Н. Ерохина (1961), работая со штаммом ЛС-1 *Streptomyces*, продуцентом стрептомицина, путем восьмикратного облучения сублетальной дозой в 2000 эрг/мм², чередующегося с воздействием видимого света, довела дозу облучения коротковолновым ультрафиолетом до 16 000

против гипотезы фотосинтеза в ультрафиолетовых лучах: организмы не обязательно должны разрушаться при прямом воздействии этого фактора. Но могут ли они его использовать в биосинтезах? Может ли коротковолновый ультрафиолет оказывать какое-то положительное влияние на ход синтетических процессов протоплазмы? 20 лет тому назад А. Г. Гурвич отвечая на этот вопрос утвердительно (А. Гурвич и Л. Гурвич, 1945, 1948; A. G. Gurwitsch u. A. A. Gurwitsch, 1958; A. G. Gurwitsch u. L. D. Gurwitsch, 1959). А. Г. Гурвич говорил о возможности синтеза пептидов не ферментативным, а фотохимическим путем с помощью абсорбции квантов ультрафиолетового излучения слабой интенсивности. По его данным, при облучении ультрафиолетовым светом интенсивностью около 1000 фотонов на 1 см^2 в секунду растворов аминокислот и их смесей возникают высокомолекулярные полимеры. В листьях растений, по данным А. А. Гурвича (A. G. Gurwitsch u. L. D. Gurwitsch, 1959), стимулируется синтез пептидов. По мнению А. Г. Гурвича, лучевой фактор необходим для поддержания максимальной мобильности клеточных белков. Фотоны ультрафиолета слабой интенсивности стимулируют митотическую активность. Отсюда название лучей — митогенетические. Наличие сверхслабого ультрафиолетового излучения живых клеток в настоящее время доказано (Хан-Магомедова и др., 1960; Троицкий и др., 1961). Значение этого фактора в жизни клеток пока еще продолжает оставаться не вполне ясным.

Значительное число исследований выполнено с целью обнаружить стимуляцию клеточного деления слабыми дозами коротковолнового ультрафиолетового излучения от обычных физических источников. В первую очередь нужно назвать работу Г. А. Надсона и Г. С. Филиппова (1927). Создавая с помощью непроницаемого экрана градиент интенсивности ультрафиолетового излучения, авторы обнаружили сразу за зоной гибели пояс стимуляции. Стимуляция выражалась в усиленном росте и размножении клеток. Усиленный рост и размножение дрожжевых клеток, подвергнутых действию слабых доз ультрафиолетовых лучей, сохранялся без облучения в течение трех пересевов на свежий субстрат. Авторы говорят о длительной модификации, возникшей под влиянием облучения. С. Помпер и К. Атвуд (Pomper u. Atwood, 1955) считают, что эффект стимуляции, обнаруженный Надсоном и Филипповым, может быть объяснен стимулирующим действием веществ, выделяющихся из убитых ультрафиолетовыми лучами клеток. В связи с исследованиями Дж. Луббороу (Loofbougou u. oth., 1938; Loofbougou, 1942, 1948), доказавшего стимуляцию жизнедеятельности под влиянием веществ, выделенных из клеток, подвергнутых продолжительному облучению ультрафиолетовым светом, подобное объяснение не лишено основания. Однако объяснить таким путем сохранение повышенного темпа размножения в течение нескольких пересевов на свежую среду вряд ли возможно.

Г. А. Надсон и Э. Я. Рохлина-Глейхгевихт (1927) сообщают о стимуляции движения протоплазмы слабыми дозами ультрафиолетового света у *Elodea densa*.

В. В. Аллатов и О. К. Настюкова (1932), Г. И. Роския и Э. Шишляева (1933), облучая парameций ультрафиолетовыми лучами от горелки с широким спектром излучения, включающим и коротковолновое ультрафиолетовое излучение, обнаружили явную стимуляцию клеточных делений непосредственно после облучения слабыми дозами! О стимулирующем влиянии слабых доз ультрафиолета на деление парameций сообщают Л. К. Лозина-Лозинский (1958, 1960), К. А. Самойлова (1963а, 1963б). И. П. Осадчих (1943) пишет о стимуляции размножения клешечной палочки

под влиянием слабых доз ультрафиолетового облучения. Большое количество примеров стимуляции различных сторон жизнедеятельности у разных организмов под влиянием ультрафиолетового облучения приводит Р. Вейнтрауб (Weintraub, 1944). Многие работы по стимулирующему эффекту слабых доз ультрафиолетового облучения, однако, содержат методические неточности, лишаящие их убедительности. А. Гизе (Giese, 1947, 1953), подробно разбирая все подобные работы, приходит к отрицанию стимулирующего эффекта слабых доз коротковолнового ультрафиолетового излучения. Заключение А. Гизе не во всех случаях достаточно аргументировано. Его негативная позиция не вполне обоснованна. В. С. Луканин в нашей лаборатории недавно снова и вполне убедительно показал, что у парameций под влиянием слабых доз ультрафиолета спектральной линии 253.7 мкм интенсивностью 12 эрг/мм² происходит ускорение клеточных делений. Оказалось, что стимулирующий эффект зависит от темпа деления инфузорий. Ультрафиолетовое облучение повышает темп деления лишь у относительно медленно делящихся особей. Даймонд и Дуггар (Diamond a. Duggar, 1940a, 1940b), облучая грибок *Rhizopus stolonatus* монохроматическим светом с длиной волны 265.0 мкм, обнаружили у некоторых облученных спор стимуляцию роста, больший диаметр питей и большую ветвистость мицелия. Было показано, что эффект определялся непосредственным действием лучевого фактора, а не побочными явлениями, такими, скажем, как обогащение среды веществами убитых клеток и пр.

Сухой вес особей, выросших из облученных спор, был статистически достоверно выше, чем у контрольных. Холлендер и Дуггар (Hollaender a. Duggar, 1938), облучая *Escherichia coli* слабыми дозами монохроматического ультрафиолета с длиной волны 265 мкм, зарегистрировали относительно большее увеличение числа клеток в начальный момент в облучаемых культурах в сравнении с контролем. Вместе с тем у облученных культур лаг-фаза была более растянутой. А. С. Гизе (Giese, 1942) при облучении дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* ультрафиолетовыми лучами с длиной волны 253.7 мкм обнаружил стимуляцию эндогенного дыхания. Облучение дозами 5250, 21 000 и 42 000 эрг/мм² стимулировало поглощение кислорода соответственно на 20, 80 и 200%. Высокий уровень потребления кислорода сохранялся в течение нескольких часов. Стимулирующий эффект проявлялся лишь при облучении дрожжей в минеральной среде. Небольшие добавки глюкозы перед облучением полностью снимали стимуляцию. Репродуктивная способность дрожжевых клеток, однако, сильно уменьшалась даже после 10-минутного облучения. Способность образовывать колонии сохранялась лишь у одной клетки из 40 000. Весьма интересно исследование стимулирующего эффекта коротковолнового ультрафиолетового облучения, выполненное Ф. Е. Мейер (Meier, 1939). Она облучала зеленую водоросль *Stichococcus bacillaris* сублетальными дозами монохроматического ультрафиолетового света с длинами волн 235.2, 248.3, 265.2, 296.7 мкм. Максимальная стимуляция была обнаружена при дозах, составляющих примерно 2/3 от летальных. Наибольший стимулирующий эффект получен при облучении ультрафиолетом с длиной волны 265.2 мкм, наименьший — при длине волны 296.7 мкм. Стимулирующее действие однократного облучения водоросли сохранилось в течение двух лет. Клетки в культурах, подвергавшихся облучению, сохранили повышенную жизнеспособность в сравнении с контролем: они были короче и толще контрольных, число мертвых неокрашенных клеток в контроле было более высоким.

Большой интерес представляют исследования В. Я. Александрова (1948, 1964). После освещения парameций ультрафиолетовым светом

достаточной интенсивности инфузории заболели лучевой болезнью. Способность к размножению оказывалась подавленной на срок до 18 дней. Большая часть инфузорий отмирала, однако некоторые выздоравливали. После выздоровления нередко наблюдалось повышение темпа клеточного деления. Повышение темпа деления у реконвалесцентов после УФ-облучения отмечает и Гизе (Giese, 1947).

Обзор материалов, касающихся феноменологии положительного действия коротковолнового ультрафиолета на живые организмы, показывает, что материал этих очень мало и он противоречив. Влияние многократного ежедневно повторяющегося облучения коротковолновым ультрафиолетом вообще не изучалось. Имеющиеся данные не подтверждают и не опровергают гипотезу возможности сохранения у ныне живущих организмов способности усваивать коротковолновое ультрафиолетовое излучение в качестве энергетического источника биосинтезов. В значительной мере это зависит от того, что под таким углом зрения работы никогда и не проводились.

Для обнаружения интересующей нас способности, видимо, необходимы дополнительные исследования в следующих направлениях:

- 1) изучение резистентности одноклеточных бесцветных организмов к большим дозам коротковолнового ультрафиолетового облучения;
- 2) анализ возможностей приспособления простейших к большим и систематически повторяющимся дозам коротковолнового ультрафиолета;
- 3) изучение стимулирующего эффекта коротковолнового ультрафиолета, возможности сохранения и накопления стимулирующего действия, анализ механизма стимуляции;
- 4) выяснение возможности повышения энергетического уровня клетки в итоге усвоения квантов ультрафиолета.

Следующий раздел настоящей статьи посвящен изложению некоторых результатов исследований в трех первых направлениях.

IV. МАТЕРИАЛ И МЕТОД

В качестве объекта для настоящего исследования были выбраны морские бесцветные голые ягутиконосцы сем. *Bodoniidae* *Bodo marina* Braagud. Выбор объекта диктовался следующими соображениями. Необходимо было избрать организм, наиболее низко стоящий на эволюционной лестнице. Бесцветные ягутиконосцы, бесспорно, принадлежат к наиболее примитивным формам жизни. По мнению Ф. Кавера (Caver, 1945), они являются родоначальниками всех простейших и грибов. Подопытный организм должен хорошо культивироваться в лабораторных условиях и выдерживать достаточно большие дозы ультрафиолетового облучения. *Bodo marina*, как показали предварительные опыты, вполне удовлетворяет и этим требованиям (Камшилов, 1963). *B. marina* прекрасно культивируется на севном отваре, приготовленном на морской воде, на среде Вудхолла — морской воде, обогащенной минеральными солями и микроэлементами (Vassago a. Ryther, 1960), и просто на прокипяченной морской воде. Опыты проводились в стерилизованных чашках Петри. В каждую чашку помещалось от 10 до 20 мг культуральной жидкости, содержащей чистую культуру ягутиконосцев. Чашки с культурой взвешивались, что позволяло длительное время поддерживать один и тот же объем культуральной жидкости путем добавления по мере испарения бидистиллированной воды. В некоторых культурах, подвергавшихся длительным ежедневным облучениям, возмещение испарившейся жидкости производилось ежедневно через несколько часов после облучения. Развитие ягутиковых шло за счет органического вещества, присутствующего в небольших ко-

Условия проведения опытов

№ опыта	Число серий	Дата начала опыта	Культуральная среда	Объем культуральной жидкости, мл	Исходное число бактерий в 1 мл	Температура культивирования, °С	Световой режим сразу после облучения, лк	Световой режим культивирования, лк	Источники облучения
Р-0	1	4 VI 1964	Натуральная морская вода.	10	2.4×10^5	18—22	200	200	ПРК-2, БУВ-15
В-2	2	27 VI 1962	Среда Вудхолла.	20	2.3×10^5	18—22	200	200	ПРК-2, БУВ-15
К ₁	1	13 III 1964	Промышленная морская вода.	20	2.0×10^5	18—22	200	200	То же.
К-2	1	13 III 1964	То же.	20	2.0×10^5	18—22	200	200	» »
ЛК	1	17 III 1964	Сейной отвар.	20	5.3×10^5	18—22	200	200	» »
Л-1	9	23 IV 1964	Промышленная морская вода.	20	1.3×10^5	18—22	200	200	» »
Л-2	9	5 V 1964	То же.	20	5.4×10^5	18—22	200	200	» »
Л-3	9	12 V 1964	» »	20	4.9×10^5	28	2800	2800	» »
Л-4С	11	17 VI 1964	» »	20	3.8×10^4	18—22	2800	200	» »
Л-4Т	10	17 VI 1964	» »	20	3.8×10^4	18—22	Темнота.	200	» »
Л-5С	6	21 VII 1964	» »	20	3.5×10^4	18—22	2800	200	» »
Л-5Т	6	21 VII 1964	» »	20	3.5×10^4	18—22	Темнота.	200	» »
И-1—И-5	5	4 VIII 1964	» »	10	1.05×10^5	18—22	2800	200	» »
И-6—И-10	5	4 VIII 1964	» »	10	1.05×10^5	18—22	Темнота.	200	» »
ЛСТ-300С	6	14 V 1964	» »	5	4.0×10^3	28	2800	2800	» »
ЛСТ-300Т	6	14 V 1964	» »	5	4.0×10^3	28	Темнота.	Темнота.	» »
ЛСТ-30С	6	25 V 1964	» »	5	1.2×10^4	28	2800	2800	» »
ЛСТ-30Т	6	25 V 1964	» »	5	1.2×10^4	28	Темнота.	Темнота.	» »
МС	4	1 VIII 1964	» »	20	1.4×10^5	18—22	200	200	» »
МТ	4	1 VIII 1964	» »	20	1.4×10^5	18—22	Темнота.	Темнота.	» »
Г	2	16 XII 1963	Сейной отвар.	20	1.4×10^5	18—22	200	200	» »

личествах в культуральной жидкости, а также за счет поступления органики из воздуха. Никакой специальной подкормки не производилось. Несмотря на такой «жесткий» режим, культуры сохранялись в отличном состоянии годами. Так, линия Р₆₀ ведется с 4 VI 1961.

Жгутиконосец *V. magna* имеет два жгутика, один направлен вперед и обеспечивает поступательное движение, другой направлен назад. Размер организма 2—3 мк. На сенном отваре и на среде Вудхолла бодо делится 7—8 раз в сутки. В первые дни после заражения свежей среды жгутиконосоцы, как правило, активно двигаются. Затем они начинают прикрепляться одним из жгутиков ко дну чашки, совершая колебательные движения. По мере старения культуры число таких прикрепленных бодо становится все больше и больше. В культурах всегда можно встретить жгутиконосцев в трех состояниях: слабоподвижных, прикрепленных ко дну или к поверхностной пленке и совершающих колебательные движения и, наконец, быстро плавающих в толще жидкости.

Численность прикрепленных жгутиконосцев учитывалась путем просмотра 25—50 полей зрения микроскопа МБИ-3 с объективом 10 и окуляром 7, содержащим счетную сетку. Число подвижных бодо определялось в результате подсчета их числа в 100—150 полях зрения микроскопа при объективе 10 и окуляре 10. При окончательных расчетах все приводилось к числу жгутиконосцев при окуляре 10.

Источниками ультрафиолетовых лучей служила ртутно-кварцевая лампа ПРК-2, излучающая в основном ультрафиолет спектральной области от 240 до 400 мкм или установка из строчных ламп БУВ-15, поток излучения которой на 80% состоит из ультрафиолета спектральной линии 253.7 мкм. Объект облучался на расстоянии 1 м от горелки. При этом интенсивность облучения лампой ПРК-2 составляла 2680 эрг/мм² в 1 мин., лампами БУВ-15 — 350 эрг/мм² в 1 мин. Измерение доз производилось с помощью уфидозиметра с магнитным катодом УФД-4. Как показали специальные исследования, культуральная жидкость начинала поглощать 1% излучения лишь при толщине слоя жидкости 6 мм. В культурах слой жидкости не достигал 3 мм. После облучения, за исключением некоторых специальных опытов, культуры оставлялись на рассеянном дневном свете интенсивностью около 200 лк. В табл. 2 приведены основные данные, характеризующие условия проведения 21 опыта, включающего 110 серий.

У. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Выживаемость жгутиконосцев после однократного облучения разными дозами ультрафиолетового света

В 17 опытах жгутиконосоцы облучались в открытых чашках Петри установкой из трех ламп БУВ-15 (табл. 2, опыты с 6 по 14 включ.). Каждый опыт содержал несколько серий, контрольную и серии с облучением в течение разных сроков от 1 до 1440 мин. Одноминутная доза составляла 350 эрг/мм². Полная гибель обнаружилась лишь при облучении в течение 480 и 1440 мин., т. е. при дозах более $1,68 \cdot 10^5$ эрг/мм². Учитывалась подвижность жгутиконосцев и их способность к размножению. Слабые дозы, как будет показано в дальнейшем, стимулировали подвижность, дозы начиная с 40 мин. ее подавляли. После облучения большими дозами (80—320 мин.) подвижность и способность к размножению возобновлялась лишь через несколько дней после облучения. Продолжительность лаг-периода в днях в разных сериях 17 опытов представлена в табл. 3.

На рис. 1 *ломаной линией* изображено изменение продолжительности лаг-периода в зависимости от дозы облучения для первых 4 опытов.

Таблица 3

		Продолжительность лаг-периода в днях												
№ опыта	Условия освещения сразу после облучения, лк	Продолжительность лаг-периода при облучении, мин.												
		0	1	5	7.5	10	15	20	40	80	160	320	480	1440
Л-1	200	0	0	0	—	0	—	0	6	11	11	25	—	—
Л-2	200	0	0	4	—	4	—	4	7	14	14	18	—	—
Л-3	2800	0	0	0	—	0	—	0	0	0	3	10	—	—
Л-4С	2800	0	0	0	0	0	0	0	0	8	15	11	—	—
Л-4Т	Темнота.	0	0	0	4	4	—	4	11	15	19	15	—	—
Л-5С	2800	0	0	—	0	—	—	—	—	—	—	17	~	~
Л-5Т	Темнота.	0	0	—	0	—	—	—	—	—	—	14	~	~
Н-1	2800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—
Н-2	2800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—
Н-3	2800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—
Н-4	2800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—
Н-5	2800	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	—	—
Н-6	Темнота.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11	—	—
Н-7	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	~	—	—
Н-8	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	~	—	—
Н-9	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	~	—	—
Н-10	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	~	—	—

Примечание. Знак минус означает отсутствие соответствующей серии; знак ~ — культура не реконвалесцировала.

Лаг-период закономерно увеличивается с увеличением дозы. После облучения большими дозами выживают не все жгутиконосцы. Пережившие облучение, видимо, болеют лучевой болезнью, обнаруженной у инфузрий В. Н. Александровым (1948). Реконвалесценты после какого-то периода начинают размножаться. В табл. 4 представлены данные о средней численности жгутиконосцев в различных сериях опыта Л-1 за период с 11-го по 41-й день с момента облучения.

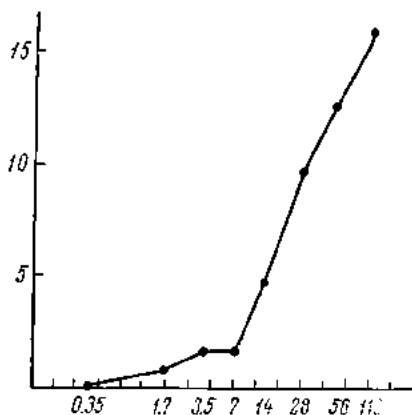


Рис. 1. Средняя продолжительность лаг-периода в зависимости от дозы УФ-облучения в опытах Л-1—Л-4.

По оси абсцисс — доза УФ-облучения, 10^3 эрг/мм², масштаб логарифмический; по оси ординат — продолжительность лаг-периода, сутки.

ультрафиолетового облучения, достигавшего земной поверхности в докислородный период существования Земли: $3 \cdot 10^7$ эрг/мм² в 1 млн. При продолжительности дня 12 час. каждый квадратный миллиметр

Материалы таблицы показывают, что в течение 30 дней число жгутиконосцев в сериях, даже подвергшихся облучению большими дозами, существенно не отличается от контроля. В других опытах картина была аналогичной.

Особый интерес представляет выживание и сохранение способности к размножению у бодо, облучавшихся в течение 320 мин. и получивших дозу облучения $1.12 \cdot 10^5$ эрг/мм². Они оказались примерно в 100 раз более резистентными к облучению коротковолновым ультрафиолетом, чем самые резистентные простейшие, в 10 раз более резистентными, чем споры содержащего черный пигмент гриба *Aspergillus niger* (табл. 1).

К. Саган (Sagan, 1961) приводит расчет интенсивности коротковолнового

Среднемесячная численность жгутиконосцев после однократного облучения разными дозами УФ в опыте Л-1

	Продолжительность облучения, мин.								
	0	1	5	10	20	40	80	160	320
Среднее число жгутиконосцев в одном поле зрения	173.4	319.5	86.2	138.2	81.1	91.0	134.6	246.0	81.1

поверхности получал в сутки $2.16 \cdot 10^6$ эрг. Это лишь в 19 раз больше дозы облучения, выдерживаемой ныне живущими бесцветными жгутиконосцами. Вода задерживает коротковолновый ультрафиолет. Уже на глубине 50 см интенсивность облучения уменьшается в 10^3 раз (Sagan, 1961). Следовательно, уже на глубине 20 см современные жгутиконосцы могли бы выдержать облучение, характерное для условий докислородной атмосферы. Способность противостоять высоким дозам ультрафиолетового излучения сохранилась у наиболее примитивных организмов до настоящего времени.

Как показывают данные табл. 3, из 17 опытов в 7 жгутиконосцы, облучавшиеся в течение 320 мин., были сразу после облучения перенесены в темное помещение, они, следовательно, не могли фотореактивироваться. Несмотря на это, в 3 опытах (Л-4Г, Л-5Г, Н-6) они выздоровели от лучевого поражения и дали жизнеспособное потомство.

2. Многократное облучение большими дозами коротковолнового ультрафиолета

В нашей предыдущей работе (Камшилов, 1963) было показано, что ежедневно повторяющееся в течение двух лет облучение микробиоценозов морских простейших лампой ПРК-2 дозами до $40\ 200$ эрг/мм² не препятствует размножению *Vodotritina*. Начиная с 4 VI 1961 года из контрольных чашек опыта Р, содержащая микробиоценоз простейших, включая бодо (Камшилов, 1963), стала подвергаться ежедневному облучению лампой ПРК-2 в течение часа, получая дозу суммарного ультрафиолета порядка $1.6 \cdot 10^5$ эрг/мм² (опыт Р₆₀). Если учесть, что бактерицидная часть спектра излучения этой лампы (зона С) составляет около 25% (Скобелев, 1958), дозу облучения коротковолновым ультрафиолетом следует принять равной $4 \cdot 10^4$ эрг/мм². В опыте Р₆₀ учитывалось число подвижных жгутиконосцев до облучения и сразу после облучения.

Результаты опытов, проведенных в 1961 и 1962 гг., представлены в табл. 5. Данные таблицы показывают, что в течение первых 16 дней часовое облучение подавляло активность бодо, затем оно начало оказывать стимулирующее действие, которое сохранилось и в 1962 г. Самое интересное в этом опыте то, что бодо выдержали в течение 570 дней облучения дозу $4 \cdot 10^4$ эрг/мм², составляющую 2% от дозы, указанной Сaganом. Суммарная доза коротковолнового ультрафиолета, которую получила культура Р₆₀ за 1961—1962 гг., составила $2.3 \cdot 10^7$ эрг/мм².

Облучение культуры Р₆₀ продолжалось в 1963 и 1964 гг. С середины 1963 г. облучение производилось исключительно с помощью установки из трех ламп БУВ-15, излучающих преимущественно коротковолновый ультрафиолет линии 253.7 мкм. Систематическое каждодневное 30-минутное облучение не привело линию к гибели. Эксперименты 1963 и 1964 гг.,

Таблица 5

Число подвижных бодо в 100 полях зрения до и после облучения УФ

Год	Число облучений	До облучения			После облучения			M, M ₁
		n	N	M ₁ ± m	n	N	M ₂ ± m	
1961	Первые 16 облучений	321	1346	23.8 ± 1.16	304	1486	20.4 ± 1.04	0.855
	Последующие 194 облучения	413	8057	5.13 ± 0.24	556	6715	8.28 ± 0.336	1.615
1962	360 облучений	941	16594	5.68 ± 0.18	1765	16500	10.70 ± 0.24	1.880

Примечание. Здесь и в дальнейшем n — суммарное число подвижных жгутиконосцев; N — число просмотренных полей зрения; M — среднее число подвижных жгутиконосцев в 100 полях зрения.

таким образом, подтверждают вывод о способности *V. parva* противостоять большим дозам коротковолнового ультрафиолетового излучения.

Совершенно аналогичные данные получены при облучении большими дозами коротковолнового ультрафиолета чистой культуры бодо В-2. Начав свое существование 27 VI 1962, культура жива до сих пор.

Таким образом, ныне живущие жгутиконосцы *V. parva* выдерживают не только большие дозы однократного облучения, они сохраняют жизнеспособность после систематических каждодневных облучений значительными дозами коротковолнового ультрафиолета. *Возможность выживания примитивных организмов в условиях интенсивной ультрафиолетовой радиации, близкой к существовавшей в докислородный период формирования Земли, может считаться доказанной. По-видимому, у самых низкоорганизованных существ из ныне живущих сохранилось это свойство далеких предков.*

3. Стимулирующий эффект коротковолнового облучения

Резистентность жгутиконосцев по отношению к коротковолновому облучению — свойство очень важное, но оно скорее характеризует пассивное отношение организма к интересующему нас фактору. Большое значение имеет анализ активных реакций организма на радиацию.

Будучи подвижными формами, жгутиконосцы удобны для изучения стимулирующего действия разных факторов. Подсчитывая число под-

Таблица 6

Число подвижных бодо сразу после облучения разными дозами УФ

№ опыта	Число подвижных бодо при продолжительности облучения, мин.										
	0	1	5	7.5	10	15	20	40	80	160	320
Л-1	19	42	89	—	43	—	34	5	9	1	0
Л-2	12	23	59	—	18	—	33	10	2	0	0
Л-3	8	15	18	—	17	—	19	15	5	0	0
Л-4С	3	13	18	37	15	11	15	9	2	0	0
Сумма	42	93	184	—	93	—	101	39	18	1	0
По отношению к контролю	1	2.2	4.38	12.3	2.2	3.7	2.4	0.9	0.4	0.02	0

вижных особей в стандартной культуре или процент подвижных форм от общей численности организмов, можно получить количественные критерии «возбуждающего» действия того или иного агента.

В табл. 6 приведены данные о числе подвижных жгутиконосцев непосредственно после облучения разными дозами коротковолнового ультрафиолета в четырех опытах. На рис. 2 представлена суммарная кривая, составленная на основании материалов табл. 6. И табл. 6, и рис. 2 демонстрируют стимуляцию подвижности бодо слабыми дозами от 350 до 7000 эрг/мм² и подавление подвижности при облучении большими дозами. Максимум стимулирующего действия приходится на дозу 2600 эрг/мм². Специальными опытами, в которых необлученные организмы помещались в облученную среду, было показано, что стимуляция подвижности зависит от непосредственного действия лучевого фактора на организмы.

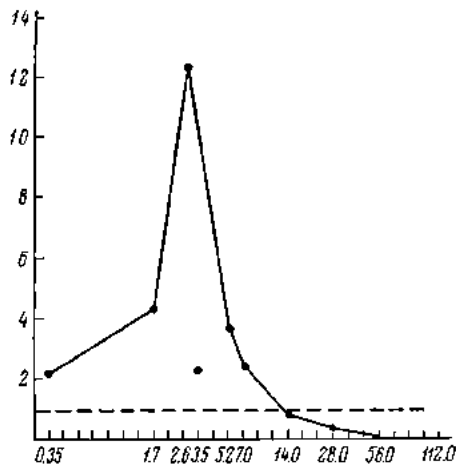


Рис. 2. Стимуляция подвижности бодо после УФ-облучения разными дозами.

По оси абсцисс — доза УФ-облучения, 10¹ эрг/мм², масштаб логарифмический; по оси ординат — число подвижных бодо по отношению к контролю. Горизонтальная пунктир — контроль.

Спектр стимулирующего эффекта ультрафиолетового света выяснялся в нескольких опытах облучения бодо суммарным ультрафиолетом лампы РРК-2, прошедшим через фильтр УФС-1, пропускающий коротковолновый ультрафиолет, ультрафиолетом эритемных ламп ЭУВ-15, лучистый поток которых не содержит коротковолнового ультрафиолета, наконец, лампы БУВ-15 со спектром излучения, состоящим преимущественно из линии 253,7 мкм. Стимулирующий эффект обнаружен лишь при облучении коротковолновым ультрафиолетовым светом. В табл. 7 представлены данные опыта К. В энергетическом отношении лучистый поток лампы БУВ-15 и ЭУВ-15 был выравнен, однако стимуляция подвижности обнаружилась лишь при облучении коротковолновым ультрафиолетом лампы БУВ-15.

Таблица 7

Спектр стимулирующего эффекта ультрафиолетового облучения

№ опыта	Исходная культура			До облучения			После облучения			M ₂ /M ₁
	n	N	M	n	N	M ₁	n	N	M ₂	
К-1, лампа БУВ-15 . .	130	335	38,9	629	4175	15,05	3347	3810	90,5	6,02
К-2, лампа ЭУВ-15 . .	142	400	35,4	4119	2265	18,2	4065	2261	17,9	0,985

Уже из материалов, представленных в табл. 5, было видно, что при систематически повторяющемся каждодневном облучении число подвижных жгутиковых с течением времени возрастает. В табл. 8 суммированы данные опыта Р₆₀ за четыре года.

Табл. 8 включает результаты просмотра почти 95 тыс. полей зрения. Если в начале опыта, после первых 16 облучений, ультрафиолетовый

Увеличение подвижности бодо по мере нарастания числа облучений в культуре P_{60}

	До облучения			После облучения			M_2/M_1
	n	N	M_1	n	N	M_2	
Исходная культура	321	1346	23.8	304	1486	20.4	0.857
1961 г.	413	8057	5.13	556	6715	8.28	1.614
1962 г.	941	16594	5.68	1765	16500	10.70	1.883
1963 г.	631	13503	4.7	1778	13397	13.20	2.808
1964 г.	1048	9229	11.4	3048	8154	37.50	3.201

свет несколько тормозил активность жгутиконосцев, то по мере продолжения облучения он начал все более и более ее стимулировать. Хотя приведенным цифрам, характеризующим возрастание числа подвижных жгутиконосцев, и нельзя придавать абсолютного значения, так как источники коротковолнового ультрафиолетового излучения в разные годы были

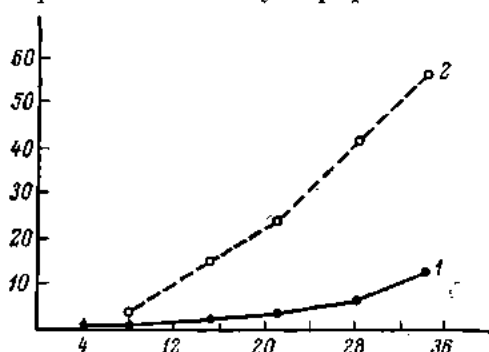


Рис. 3. Возрастание числа подвижных бодо в культуре P_{60} в результате ежедневных облучений дозой УФ-света $4.2 \cdot 10^9$ эрг/мм².

1 — до облучения; 2 — сразу после облучения. По оси абсцисс — сутки; по оси ординат — число подвижных бодо.

различными (ПРК в 1961—1962, первой половине 1963 г., БУВ-15 во второй половине 1963 и в 1964 г.), они, несомненно, свидетельствуют, во-первых, о приспособляемости бодо к коротковолновому ультрафиолетовому облучению, во-вторых, о каком-то последствии облучения, в итоге которого не только меняется отношение M_2/M_1 , но возрастает число подвижных жгутиконосцев в культуре до облучения. Стимуляция подвижности бодо, обнаруженная в опытах с облучением коротковолновым ультрафиолетом, не может быть объяснена стимулирующим эффектом веществ, выделившихся из убитых клеток. Во-первых, в опыте P_{60} в первые дни облучений никакой стимуляции обнаружено не было, хотя гибель была даже более значительной, чем в последующие дни. Во-вторых, стимулирующий эффект обнаружился при облучении самыми слабыми дозами, не вызывающими гибели клеток. Следовательно, в этих опытах стимулирующий эффект непосредственного действия на клетку коротковолнового облучения выявился с полной определенностью. *Возможность стимуляции некоторых процессов жизнедеятельности коротковолновым ультрафиолетом можно считать вполне доказанной.*

В результате систематических облучений культура P_{60} приобрела ряд весьма интересных свойств. С 5 XI 1963 по 25 III 1964 культура не облучалась и не просматривалась. При просмотре 25 III 1964 подвижные жгутиконосцы не были обнаружены, не было и колеблющихся. Просмотр 2761 поля зрения в период с 25 III по 30 III 1964 позволил обнаружить лишь 3 подвижных бодо, что составляет 0.11 на 100 полей зрения. Облучение лампой ЭУВ-15 в течение 17 мин. не привело к положительным результатам. С 31 III 1964 возобновилось облучение установкой из стронциевых

лампы БУВ-15. Облучение производилось ежедневно по 15 мин. (доза 4200 эрг/мм^2).

Результаты опыта представлены на рис. 3. Сразу же после облучения в культуре появились подвижные бодо и число их продолжало неуклонно возрастать по мере хода облучения.

Через некоторое время облучение было прекращено. Численность подвижных бодо упала почти до нуля. С 24 VI культура стала снова облучаться. Результаты этого второго периода облучения представлены на рис. 4. Первые 20 дней облучение производилось дозой 4200 эрг/мм^2 . Однако теперь эта доза оказалась неэффективной. Она была увеличена в 2 раза (8400 эрг/мм^2). Эффект не замедлил обнаружиться, причем он был более значительным, чем в первый период облучения меньшей дозой.

Зависимость стимуляции подвижности бодо от дозы облучения в линии, не подвергавшейся ранее облучению, представлена на рис. 2. Максимальная стимуляция подвижности наблюдалась при дозе 2625 эрг/мм^2 . На рис. 5 сопоставляется зависимость стимулирующего эффекта непосредственного облучения (M_2/M_1)

от дозы у линий, не подвергавшихся ранее облучению, с линиями, систематически облучавшимися (P_{60} , В-2). Сдвиг максимума стимуляции в сторону больших доз в линиях, подвергавшихся систематическому облучению, совершенно очевиден.

Таким образом, по мере хода облучения меняется реакция организма на облучение. Дозы, ранее подавлявшие подвижность, постепенно перестают быть таковыми, превращаясь в стимулирующие.

Лучевой фактор подчиняется той же закономерности, которая была обнаружена автором по отношению к другим повреждающим факторам (Камшилов, 1941а, 1941б): в ходе отбора такие факторы превращаются из деструктивных в стимулирующие.

4. Продолжительность возбужденного состояния

Уже первые опыты показали, что возбуждение жгутиконосцев коротковолновым ультрафиолетовым облучением, выражающееся в увеличении подвижности, наиболее сильно проявляется тотчас после облучения, затем оно постепенно затухает.

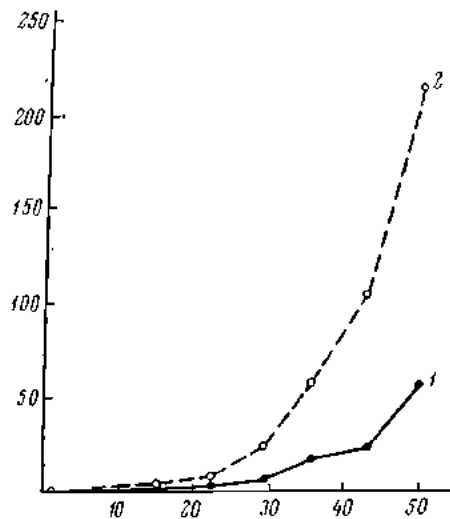


Рис. 4. Возрастание числа подвижных бодо в культуре P_{60} в результате ежедневных облучений дозой УФ-света $8.4 \cdot 10^3 \text{ эрг/мм}^2$.

Обозначения те же, что на рис. 3.

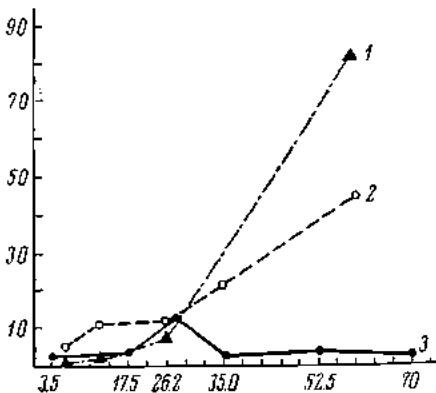


Рис. 5. Стимуляции подвижности бодо в зависимости от дозы УФ-облучения в культурах P_{60} (1), В-2 (2), в ранее не облучаемой культуре (3).

По оси абсцисс — доза УФ-облучения, 10^2 эрг/мм^2 ; по оси ординат — число подвижных бодо по отношению к контролю.

Таблица 9

Продолжительность возбужденного состояния бодо после облучения УФ-лучами

№ опыта	Число облученных чешуй	Доза, мпп.	Число подвижных жгутикоосцев																	
			5-минутный интервал до облучения					5-минутный интервал после облучения												
			1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й	11-й	12-й
ДК	18	7	—	—	—	—	—	101	405	350	333	302	307	277	234	228	205	215	192	183
В-2	14	15	80	78	79	66	74	76	704	501	290	231	195	171	154	134	92	80	107	91
В-2	6	3,5	—	—	—	—	—	27	875	697	305	153	74	45	43	38	36	29	28	26
В-2	8	1,7	—	—	—	—	—	11	61	41	25	21	14	13	12	9	10	11	7	8
В-2	10	1,7	2,9	2,5	4,1	3,9	3,4	5,4	14,9	13,3	8,0	6,0	6,4	3,7	2,4	3,0	2,3	4,1	3,6	4,3
Г-2	15	5	5,8	11,2	9,9	10,8	12,6	14,3	67,5	45,3	33,8	27,6	26,1	21,7	21,1	21,0	22,3	19,3	18,3	19,8
Сумма . . .	71	—	—	—	—	—	—	234,7	2127,4	1047,6	1003,8	740,6	622,5	531,4	466,5	433	367,3	358,4	355,9	332,1
Среднее . .	—	—	—	—	—	—	—	39,2	354	274	167	123	104	88	78	72	61,3	59,6	59,2	55,3

Примечание. Цифры означают среднюю численность подвижных жгутикоосцев на 100 чешуй зрения.

Важно было выяснить продолжительность периода возбуждения и характер перехода к нормальному состоянию.

В табл. 9 представлены суммарные данные 6 опытов, в которых изучалось затухание стимулирующего эффекта после облучения. Время наблюдения разбито на 5-минутные интервалы, в течение которых подсчитывалось число подвижных жгутиконосцев. Во всех случаях сразу после облучения обнаружилось значительное возрастание активности, которая затем постепенно затухала. Ход процесса затухания изображен в логарифмическом масштабе на рис. 6 и 7. В первые 30 мин. после облучения затухание активности довольно хорошо следует логарифмической зависимости, что указывает на равномерность течения процесса.

На рис. 6 и 7 вместе с кривыми, характеризующими возбуждение коротковолновым ультрафиолетом, приведены кривые контроля, в котором изучалось изменение подвижности жгутиконосцев в течение 2 час. без облучения. Ничего похожего на кривые стимуляции контрольные кривые не обнаруживают.

Таким образом, максимальное возбуждение после воздействия ультрафиолетом сохраняется в течение часа. Очевидно, этого срока вполне достаточно для трансформации, при наличии соответствующих механизмов, энергии возбуждения в потенциальную химическую энергию.

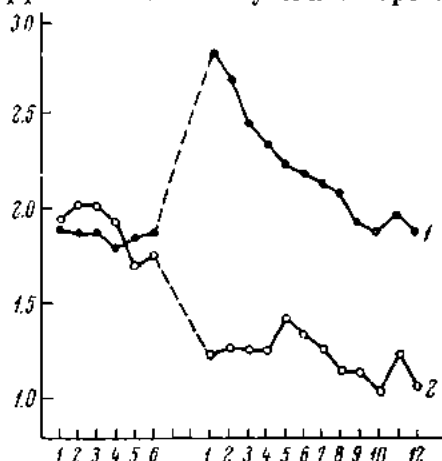


Рис. 6. Продолжительность возбуждения в культуре В-2 после облучения УФ-лучами $5.25 \cdot 10^3$ эрг/мм².

1 — облучавшаяся, 2 — необлучавшаяся. По оси абсцисс — 5-минутные интервалы; по оси ординат — логарифм числа подвижных бодо. Штриховая — период облучения, или соответственно черервы в просмотре.



Рис. 7. Продолжительность возбуждения в культуре ДК после облучения дозой УФ-лучей $2.45 \cdot 10^9$ эрг/мм².

Обозначения те же, что и на рис. 6.

прекращении облучения после 16-го дня. Интересно, что после прекращения облучения подвижность жгутиковых в первые 30 мин. значительно превосходила их активность в последующие 60 мин. По-видимому, это объяс-

При анализе результатов опыта с культурой Р₆₀ отмечалось нарастание стимулирующего эффекта по мере увеличения числа облучений. То же самое обнаружилось и в опытах, в которых изучалась продолжительность возбужденного состояния. На рис. 8 представлены кривые увеличения подвижности бодо в культуре В-2 в ходе опыта с повторными облучениями. До 13—14-го дня идет нарастание эффекта стимуляции, затем подвижность уменьшается. Это уменьшение подвижности продолжалось и по пре-

няется тормозящим активностью действием видимого света в культуре, развившейся в результате систематических облучений ультрафиолетовым светом. В культуре ДК, ранее не облучавшейся, ничего подобного не обнаружено (рис. 9).

Следовательно, под влиянием облучения коротковолновым ультрафиолетом жгутиконосцы возбуждаются. Повышенная подвижность сохраняется в течение часа, нарастание интенсивности возбуждения при повторных облучениях продолжается до полумесяца.

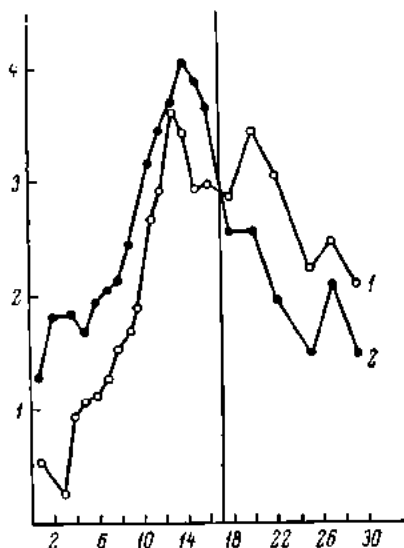


Рис. 8. Изменение числа подвижных бодо в культуре В-2 в ходе опыта с повторными облучениями.

1 — до облучения; 2 — после облучения. По оси абсцисс — дни облучений; по оси ординат — логарифм числа подвижных бодо. Вертикальная линия означает прекращение облучений.

ные численности бодо в результате облучения, если таковое обнаружится, можно объяснять не непосредственным эффектом на жгутиконосцев, а следствием подавления бактерий-конкурентов.

Поэтому прежде чем приступить к экспериментам по стимуляции клеточного деления, нужно было выяснить характер взаимоотношений жгутиковых и бактерий во время облучений.

Анализ проводился в трех направлениях.

1. В нашей совместной с Э. С. Фишковой работе (Камшилов и Фишкова, 1963) изучалось влияние различных доз ультрафиолетового облучения лампой ПРК-2 на морских бактерий, встречающихся в культурах жгутиконосцев. Исследование производилось методом прямого счета подвижных бактерий и путем подсчета колоний на твердой питательной среде. Оба метода дали аналогичные результаты: слабые дозы ультрафиолетового облучения стимулировали развитие бактерий весьма значительно. Численность бактерий в культурах, облучаемых длительное время в течение 1 мин. в сутки, превосходила численность в контроле в 8.5 раз. Даже 15-минутная доза ($40\ 200$ эрг/мм² суммарного ультрафиолета или около $10\ 000$ эрг/мм² коротковолнового) далеко не полностью стерилизовала культуру. Количество колоний при посеве на мидиевый агар составило 28% от контроля.

5. Стимуляция клеточных делений коротковолновым ультрафиолетовым светом

А. Г. Гурвич в серии уже цитированных работ по митогенетическому излучению пришел к выводу о стимуляции клеточных делений ультрафиолетом сверхслабой интенсивности. Гизе (Giese, 1947, 1953) отрицает возможность стимуляции деления простейших под влиянием ультрафиолета от физических источников. В. С. Луканин в нашей лаборатории обнаружил некоторую стимуляцию клеточных делений у парameций в итоге облучения слабой дозой коротковолнового излучения лампы БУВ-30.

Анализ стимулирующего действия малых доз коротковолнового излучения на клеточное деление жгутиконосцев встречается с серьезным затруднением. Культуры жгутиконосцев не были свободными от бактерий. Поэтому повыше-

Таким образом, морские бактерии, сопутствующие жгутиконосцам, не подавляются при облучении слабыми дозами.

2. В культуре Р₆₀ производилось облучение большими дозами части культуральной жидкости, содержащей бактерий и лишенной жгутиконосцев. Облученная фракция сразу после облучения выливалась обратно в чашку Петри, содержащую культуру Р₆₀.

Ожидалась стимуляция размножения жгутиконосцев в итоге подавления развития бактерий. Результаты опыта были отрицательными: облучение среды, содержащей бактерий, не способствовало размножению жгутиконосцев.

3. В опыте Л-1 был произведен подсчет абсолютного числа бактерий двух типов наряду с подсчетом суммарного числа жгутиконосцев. Результаты подсчета представлены на рис. 10. В полном соответствии с данными работы М. М. Кампилова и Э. С. Фишковой (1963) слабые дозы ультрафиолетового облучения (350 эрг/мм²) стимулировали не только размножение жгутиковых, но и бактерий, причем стимуляция мелких бактерий была даже большей, чем жгутиконосцев.

Таким образом, нет оснований относить возможную стимуляцию деления жгутиконосцев коротковолновым ультрафиолетом за счет подавления развития конкурентов.

После этих замечаний можно рассмотреть опыты, в которых анализировалось влияние облучения коротковолновым ультрафиолетовым светом на клеточные деления жгутиконосцев.

На рис. 11 представлены результаты опытов МС, МТ, в которых изучалось влияние облучения дозой 350 эрг/мм² на численность бодо. Как показывает рисунок, численность бодо в контрольных сериях вначале была выше, чем в облучавшейся. Однако к 8-му облучению «линия опыта» при условии фотореактивации пересекла «линии контроля» и держалась выше них до 23-го облучения. Как показывает табл. 10, различие между контролем и опытом в этом интервале статистически вполне достоверно.

Таким образом, слабая доза ультрафиолетового света (350 эрг/мм²) при условии фотореактивации способствует увеличению численности жгутиконосцев.

Таким образом, слабая доза ультрафиолетового света (350 эрг/мм²) при условии фотореактивации способствует увеличению численности жгутиконосцев.

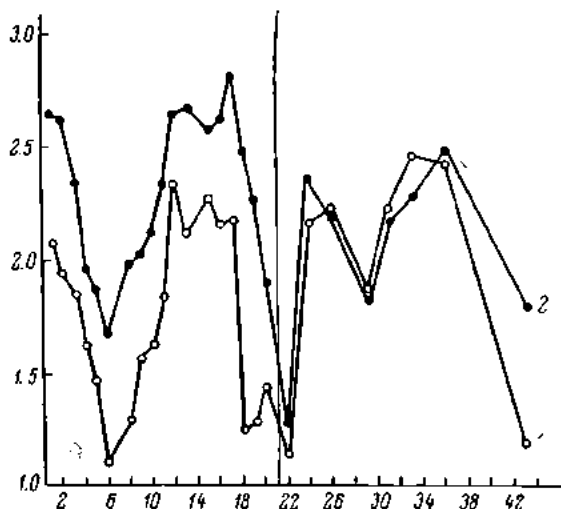


Рис. 9. Изменение числа подвижных бодо в культуре ДК в ходе опыта с повторными облучениями.

Обозначения те же, что и на рис. 8.

Таблица 10

Возрастание абсолютного числа жгутиконосцев в итоге облучения в опыте МС

Контрольные		Облучаемые		
N	M ± m	N	M ± m	d/md
200	147 ± 7.5	200	365.5 ± 11.6	16.3

Примечание. d,md — достоверность различия.

Изменение численности жгутиконосцев в итоге облучения в опыте ЛСТ-300

Серия опыта	Исходная культура	На 7-й день	Прирост, %	Константа роста K
	$M \pm m$	$M \pm m$	$\Delta M \cdot 100$	
Контроль на свету	12.30±0.55	15.65±1.02	27.2	0.03
Облучение, затем на свету	12.25±0.54	39.70±1.09	224.0	0.17
Контроль в темноте	9.16±0.41	12.71±0.68	38.8	0.05
Облучение, затем в темноте	10.83±0.50	0.667±0.08	-38.5	-0.40

В опыте ЛСТ-300 три серии облучались дозой коротковолнового ультрафиолета, равной 1750 эрг/мм² (облучение в течение 5 мин.), три серии служили контролем. Все серии культивировались в люминистате. Результаты опыта ЛСТ-300 представлены в табл. 11 (строки первая и вторая). Численность жгутиконосцев в облучаемой серии после 6 облучений значительно превосходила численность в контроле. Различия статистически достоверно. Численность жгутиконосцев в контроле по сравнению с исходной за шесть дней опыта возросла на 27.3%, в облучаемой серии на 224%.

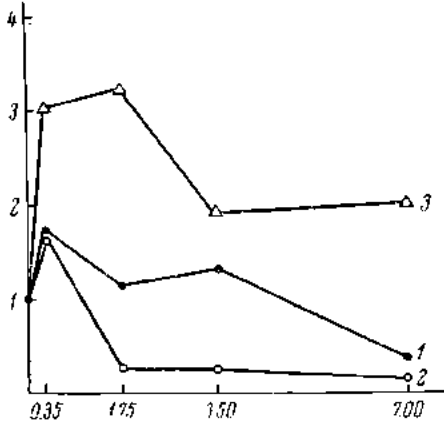


Рис. 10. Число бодов, крупных и мелких бактерий по отношению к контролю в культуре Л-1 после однократного облучения разными дозами УФ-лучей.

По оси абсцисс — доза УФ-облучения, 10⁷ эрг/мм²; по оси ординат — относительные числа бодов (1), крупных бактерий (2), мелких бактерий (3).

Аналогичные данные получены в опыте ЛСТ-30 (табл. 12) при облучении дозой 175 эрг/мм² (облучение в течение 30 сек.). И в этом опыте облучаемая культура дала больший прирост в сравнении с контрольной (табл. 12, первая и вторая строки). Статистическая вероятность различия опыта и контроля не превышает 90%.

Материалы опытов МС, ЛСТ-300, ЛСТ-30 позволяют говорить о стимулирующем влиянии малых доз коротковолнового ультрафиолетового излучения на клеточные деления жгутиконосцев.

Таблица 12

Изменение численности жгутиконосцев в итоге облучения в опыте ЛСТ-30

Серия опыта	Исходная культура	На 7-й день	Прирост, %	Константа роста K
	$M \pm m$	$M \pm m$	$\Delta M \cdot 100$	
Контроль на свету	24.85±1.35	73.9±9.04	197.0	0.22
Облучение, затем на свету	20.46±0.92	95.5±10.1	267.0	0.31
Контроль в темноте	31.93±1.40	127.9±12.4	300.0	0.28
Облучение, затем в темноте	33.65±1.43	137.5±12.3	308.0	0.29

6. Стимуляция и фотореактивации

Как было обнаружено многочисленными исследователями (Dulbesso, 1955; Jagger, 1958), свет спектральной области 343—549 мкм устраняет значительную часть повреждений, возникающих в клетке под влиянием коротковолнового ультрафиолетового излучения. Свет с большей длиной волны выступает как антагонист по отношению к коротковолновому. Влияние видимого света на стимуляцию жизнедеятельности не изучалось, видимо, отчасти потому, что сама стимуляция под влиянием коротковолнового облучения большинством исследователей ставилась под сомнение.

Как показывает рис. 11, ежедневное облучение культур опытов МТ, МС 4-минутной дозой коротковолнового ультрафиолетового света вызвало существенную стимуляцию клеточных делений только при условии фотореактивации.

Аналогичный результат наблюдался в опыте ЛСТ-300. Облучение с последующей фотореактивацией стимулировало размножение, облучение без фотореактивации вело к снижению численности жгутиконосцев. Константа роста стала отрицательной (табл. 11). При меньших дозах, однако, получился существенно иной результат. В опытах Л-5С, Л-5Т произво-

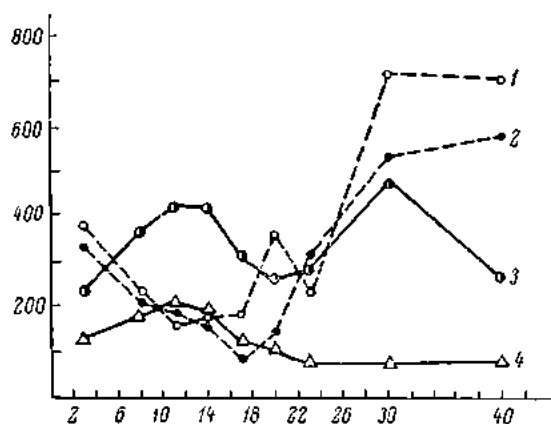


Рис. 11. Влияние коротковолнового УФ-облучения на численность бодо в опытах МС и МТ.

По оси абсцисс — дни облучений; по оси ординат — среднее число бодо: контроль на свету (1); контроль в темноте (2); облучение с фотореактивацией (3); облучение без фотореактивации (4).

Т а б л и ц а 13

Влияние фотореактивации на численность жгутиконосцев в опытах Л-5С, Л-5Т

Доза облучения, мин.	Численность жгутиконосцев		Разница между сериями	d/mg
	на свету	в темноте		
0* (контроль)	101.4 ± 6.29	110.9 ± 7.25	-9.5	0.99
1	161.5 ± 31.0	399.0 ± 31.0	-237.5	7.54
7.5	751.0 ± 34.0	136.2 ± 11.03	-614.8	17.8

* Исходная численность (до облучения) 76.0 ± 3.2 .

дилось однократное облучение чашек Петри с культурами бодо ультрафиолетовыми лучами в продолжение 1 и 7.5 мин. Сразу после облучения, в течение суток, половина культур содержалась в люминостате (Л-5С), половина — в темном помещении при той же температуре, что и в люминостате (Л-5Т). Через сутки все культуры были перенесены на рассеянный

дневной свет. Численность жгутиковых подсчитывалась пять раз в течение месяца. Результаты представлены в табл. 13.

Как показывают материалы табл. 13, численность жгутиконосцев по сравнению с необлученным контролем возросла во всех сериях, подвергавшихся облучению.

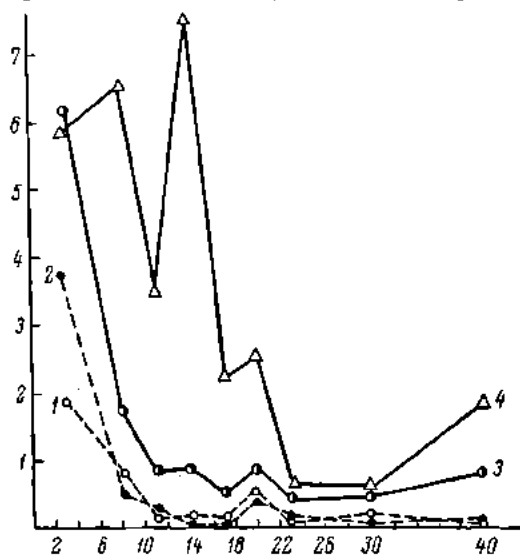


Рис. 12. Фотореактивация стимуляции подвижности бодо в опытах МС и МТ.

По оси абсцисс — дни облучений; по оси ординат — процент подвижных бодо по отношению к сумме всех бодо.

Обозначения те же, что на рис. 11.

Видимо, можно подобрать дозу облучения, которая будет стимулировать размножение при фотореактивации и окажется нейтральной без фотореактивации. Такой случай действительно имел место в опыте ЛСТ-30 при шестикратном облучении слабой дозой (табл. 12, строки третья и четвертая).

Таким образом, стимуляция размножения коротковолновым ультрафиолетом происходит при условии фотореактивации при больших дозах.

Стимулирующий эффект коротковолнового ультрафиолетового излучения обнаруживается очень отчетливо при изучении подвижности бодо.

На рис. 12 представлены результаты опытов МС и МТ — итог ежедневного облучения жгутиконосцев дозой 350 эрг/мм² в течение 40 дней.

Процент подвижных жгутиконосцев в световом и темновом контроле практически одинаков; кривая, изображающая изменение процента подвижных жгутиконосцев в серии, облучавшейся и фотореактивирующей (МС), расположена стойко выше обеих контролей. Самое высокое положение занимает линия, выражающая изменение процента подвижных жгутиконосцев, облучавшихся, но не фотореактивирующихся. Видимый свет, таким образом, и в этом случае тормозит стимуляцию подвижности, вызванную коротковолновым ультрафиолетовым светом. В табл. 14 приведены средние проценты подвижных жгутиконосцев в четырех сериях опытов за 40 дней облучения. Отличие обеих облучаемых серий от суммарного контроля статистически вполне достоверно; также вполне достоверно различие между двумя облучаемыми сериями.

Таблица 14

Фотореактивация стимуляции подвижности бодо, вызванной коротковолновым ультрафиолетом в опытах МС и МТ, %

Контрольные		Облучаемые коротковолновым ультрафиолетом	
на свету	в темноте	на свету	в темноте
0.655 ± 0.159	0.500 ± 0.125	1.288 ± 0.202	4.125 ± 0.571

В опытах Л-4 и Л-5 культуры, облученные разными дозами ультрафиолетовой радиации лампы БУВ-15, тотчас после облучения подразделялись на две группы. Одна группа помещалась на сутки в люминистат (Л-5С), другая — в темный ящик, находящийся в люминистате (Л-5Т). Через сутки культуры вынимались из люминистата, помещались на столе, освещаемом рассеянным дневным светом. Подсчитывалось как общее количество жгутиконосцев, так и процент подвижных особей. Результаты опыта представлены на рис. 13—15. Как показывают рис. 13—15, стимуляция подвижности под влиянием облучения ультрафиолетовым светом без фотореактивации наступает при меньших дозах, чем при фотореактивации. Видимый свет почти полностью снимает стимулирующий эффект слабых доз облучения. Результаты опытов, в которых изучалось влияние видимого света на подвижность, стимулируемую коротковолновым ультрафиолетом, таким образом, аналогичны результатам опытов с влиянием фотореактивации на стимуляцию подвижности.

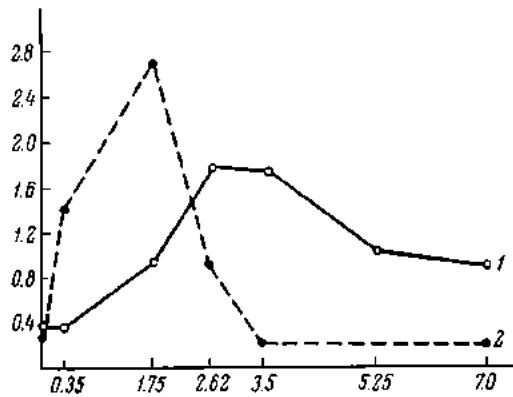


Рис. 13. Фотореактивация стимуляции подвижности бодо в опытах ЛЧС и Л5С на 4-й день после облучения.

1 — с фотореактивацией; 2 — без фотореактивации. По оси абсцисс — доза УФ-облучения в 10^3 эрг/мм². По оси ординат — процент подвижных бодо.

Результаты опытов, в которых изучалось влияние видимого света на подвижность, стимулируемую коротковолновым ультрафиолетом, таким образом, аналогичны результатам опытов с влиянием фотореактивации на стимуляцию подвижности.

В обоих случаях видимый свет сдвигает стимулирующий эффект ультрафиолетового облучения в сторону больших доз. При облучении малыми дозами видимый свет может полностью снять эффект стимуляции.

Таким образом, видимый свет выступает в качестве антагониста коротковолнового ультрафиолета не только при повреждающих дозах последнего, но и при стимуляции жизнедеятельности слабыми дозами.

VI. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенных экспериментов позволяют ответить на три из четырех поставленных вопросов.

1. Современные низшие организмы — голые бесцветные жгутиконосцы — способны выдерживать дозы коротковолнового ультрафиолетового излучения, по своей интенсивности близкие к ультрафиолетовому излучению, достигавшему поверхности Земли в докислородный период существования.

Следовательно, коротковолновый ультрафиолет не мог препятствовать развитию жизни.

2. Бесцветные жгутиконосцы обладают способностью приспособляться к большим дозам ультрафиолетового облучения, которое при

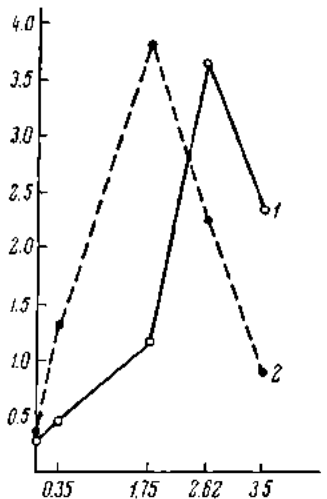


Рис. 14. Фотореактивация стимуляции подвижности бодо в опытах Л4С и Л4Т на 11-й день после облучения.

Обозначения те же, что и на рис. 13.

повторении облучений постепенно превращается из деструктивного фактора в стимулирующий.

Это данные большого принципиального значения. Они позволяют отвести *одно из самых существенных, если не самое существенное, возражение против гипотезы фотосинтеза и ультрафиолетовых лучах. Прямая связь фотосинтеза первичных организмов за счет ультрафиолетовых фотонов с абиогенным фотосинтезом органических соединений оказывается вполне возможной.*

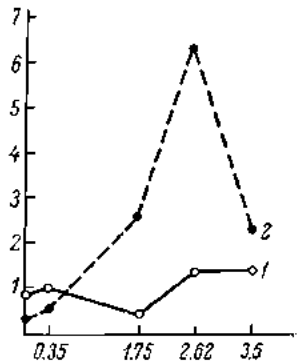


Рис. 15. Фотореактивация стимуляции подвижности бодо в опытах Л4С и Л4Т на 15-й день после облучения.

Обозначения те же, что и на рис. 13.

Таким образом, ультрафиолетовые лучи спектральной области 253,7 мкк слабой интенсивности, поглощаясь клеточным субстратом жгутиконосцев, вызывают у них ряд физиологических процессов, которые могут быть охарактеризованы как возбуждение. *Совершенно очевидно, клетка, поглощая кванты ультрафиолета и перешедшая в длительное возбужденное состояние, в энергетическом отношении оказывается выше исходной клетки. Может ли, однако, эта энергия возбуждения ультрафиолетовыми фотонами преобразовываться в химическую энергию биосинтезов, консервироваться в форме богатых энергией химических соединений?*

Первый вопрос, который при этом возникает, это вопрос о принципиальной возможности использования в биосинтезах современных организмов больших квантов ультрафиолетового излучения.

1. Могут ли кванты коротковолнового ультрафиолета быть конструктивным фактором?

Фотосинтез ныне живущих зеленых растений происходит в основном при поглощении фотонов красного света с энергией около 2 эв. Фотоны ультрафиолетового излучения спектральной линии 253,7 мкк несут энергию 4,9 эв. Сцент-Дьёрдьи (1964) высказывает сомнение в возможности использования таких концентрированных сгустков энергии. «Быть может, — пишет он, — тонкие структуры, составляющие машину жизни, нельзя подвергать разрушительному действию квантов большой энергии» (стр. 36).

3. *Бесцветные жгутиконосцы, даже специально не адаптированные к ультрафиолетовому свету, реагируют на слабые дозы этого фактора повышением интенсивности размножения, усилением активности.* Возбужденное состояние оказывается длительным. Повышение подвижности, в частности, сохраняется в течение часа. Видимый свет тормозит стимулирующий эффект слабых доз коротковолнового ультрафиолетового излучения. Стимуляция без фотореактивации наблюдалась при меньших дозах, чем при фотореактивации.

Стимуляцию клеточных делений, а тем более подвижности, нельзя объяснить ни выходом в среду продуктов распада, оказывающих в слабых концентрациях возбуждающее действие, ни подавлением конкурентов. Она вызывается прямым влиянием фотонов коротковолнового ультрафиолета спектральной линии 253,7 мкк на клетку. Подтверждаются представления А. Г. Гурвича о роли лучевого фактора в жизни клетки.

Думается, что опасения Сцент-Дьёрди не имеют достаточного основания. А. Г. Гурвич (А. Гурвич и Л. Гурвич, 1945, 1948) показал, что фотоны ультрафиолетового излучения даже с большей энергией, чем 4.9 эв, постоянно образуются в процессе жизнедеятельности, как он думал, в итоге рекомбинации свободных радикалов. Э. С. Бауэр (1935), о работе которого напомнил своей блестящей монографией-этюдом В. П. Токин (1963), считал, что состояние устойчивого неравновесия живых систем определяется возбужденным состоянием входящих в их состав молекул. Поддержание живой структуры требует затрат энергии — структурной энергии, величина которой в расчете на молекулу измеряется величиной порядка 4.9 эв (Бауэр, 1935, стр. 92). При отмирании происходит освобождение энергии возбуждения в форме лучей, открытых Гурвичем, — фотонов ультрафиолетового излучения с длиной волны от 1900 до 3260 Å, интенсивностью около 1000 фотонов на 1 см² в 1 сек.

Открытое А. Г. Гурвичем излучение сейчас обнаружено физическими методами исследования. Н. А. Троицкий, С. В. Конев, М. А. Катибников (1961) сообщают о хемилюминесценции в ультрафиолетовой области спектра у твердой культуры дрожжей (классический объект исследования А. Г. Гурвича), при сокращении сердечной мышцы лягушки, у листьев растений после освещения солнцем или в результате кратковременного подсвечивания лампой, излучающей ультрафиолетовые лучи. Интенсивность излучения твердой культуры дрожжей составляет 10⁴ квант/см²·сек.

Б. Н. Тарусов и др. (1962) зарегистрировали сверхслабое спонтанное свечение клеток и органов животных в сине-зеленой и ультрафиолетовой области с энергией квантов люминесценции до 3.3 эв интенсивностью 10⁻¹² эрг/см²·сек., т. е. того же порядка, что и излучение, описанное А. Г. Гурвичем.

Люминесценция бактерий начинается с 400 мкм, т. е. при энергии фотонов 3.1 эв.

Если учесть, что кванты света люминесценции, как правило, несут меньше энергии, чем возбуждающие их процессы, следует признать доказанной возможность возбуждения молекул субстрата жизни в ходе нормальной жизнедеятельности до высоких энергетических состояний, во всяком случае превосходящих 3.3 эв (по мнению А. Г. Гурвича, до 6 эв). По С. Риду (1960), «в реакциях *in vivo* могут образовываться возбужденные молекулы, энергия которых на 70 ккал. выше энергии основного состояния, . . . в процессах обмена веществ должно образовываться гораздо больше таких молекул, возбужденных до высоких уровней, чем удастся фактически обнаружить благодаря излучению света» (стр. 179).

Если крупные кванты возникают в ходе нормальных физиологических процессов, значит, клетки способны использовать их энергию, как думали А. Г. Гурвич и Э. С. Бауэр, или по крайней мере могут нейтрализовать их возможное деструктивное действие.

Явление биолюминесценции, по-видимому, представляет собой один из способов освобождения организма от избытка энергии. А. С. Гизе, П. А. Лейтон (Giese, Leighton, 1933) описали люминесценцию у инфузорий и бактерий под влиянием облучения искусственными источниками ультрафиолетового излучения. Особенно сильной была люминесценция при облучении ультрафиолетом с длиной волны менее 300 мкм. В. Д. Макелрой, Г. Г. Селинджер (1962) рассматривают биолюминесценцию как способ выделения избыточной энергии электронного возбуждения, возникший на заре жизни в период появления кислорода.

Следовательно, крупные кванты ультрафиолетового излучения не обязательно должны действовать деструктивно. Л. Г. Грей (Gray, 1961),

совершенно справедливо замечает, что различие между деструктивным и конструктивным влиянием фотонов зависит вовсе не от их размера, а от особенностей реакции, в которую могут включаться кванты света. Например, малые фотоны видимого света при действии на клетку, окрашенную фотодинамическим красителем, будут обладать весьма сильным деструктивным действием (Дубинин, 1961). Материалы настоящего исследования показывают, что крупные фотоны спектральной линии 253.7 мкм, несущие энергию 4.9 эв, могут стимулировать клеточные деления и подвижность жгутиконосцев.

Таким образом, *нет принципиальных препятствий для использования в биосинтезах современных организмов энергии крупных фотонов ультрафиолетового света. Фотоны ультрафиолетового света могут быть и конструктивным фактором.* Более того, если в какой-то мере окажется справедливой точка зрения Э. С. Бауэра, величина структурной энергии, ответственной за устойчивое неравновесие субстрата жизни, имеет тот же порядок, что и энергия ультрафиолетовых фотонов. Это означало бы, что современные организмы за счет фотосинтеза или гетеротрофного обмена поддерживают неравновесное состояние жизненного субстрата на том уровне, на котором оно поддерживалось в период ультрафиолетового фотосинтеза путем непосредственного усвоения фотонов ультрафиолета.

Если фотоны ультрафиолетового излучения не обязательно оказываются фактором деструктивным, как можно понять их конструктивную роль? Для ответа на этот вопрос, видимо, следует рассмотреть проблему механизма действия фотонов ультрафиолетового излучения на клетку.

2. Механизм влияния на клетку коротковолнового ультрафиолетового излучения

1

Изучение поведения жгутиконосцев при облучении ультрафиолетовым светом различного спектрального состава показало, что эффективной частью спектра является линия коротковолнового ультрафиолета 253.7 мкм. Ультрафиолетовое излучение этой длины волны поглощается преимущественно азотистыми основаниями, входящими в состав нуклеиновых кислот (Sinsheimer, 1955). Следовательно, стимуляция размножения и подвижности определяется абсорбцией квантов ультрафиолета азотистыми основаниями (пуринами и пиримидинами).

Согласно Л. Грэю (Gray, 1961), вообще биологически эффективна лишь энергия ультрафиолетовых фотонов, поглощенная нуклеиновыми кислотами, или нуклеотидами. Энергия, абсорбированная нуклеопротеидами (комплекс белка и нуклеиновой кислоты), биологически неэффективна, так как возбуждение молекул нуклеопротеида почти немедленно передается на белок, с которого избыточная энергия высвечивается в виде света люминесценции (см. также: Конов, 1963).

Д. Шугар (1962) пишет: «... данные, полученные при изучении спектров действия, решительно говорят в пользу того, что нуклеиновые кислоты служат первичными рецепторами излучения при многих биологических процессах» (стр. 72).

Фотохимия нуклеиновых кислот посвящена огромная литература. Основные результаты исследований достаточно полно сведены в обзорных статьях Д. Шугара (1962), Р. А. Диринга (Deering, 1962), в книге С. Е. Бреслера (1963), в статьях В. и А. Пульманов (В. Pullman, A. Pullman, 1960), М. Каша (Kasha, 1960), Дж. Мармура с соавторами (Mar-

mur a. oth., 1961), К. С. Руверта и др. (Goodgal a. oth., 1957; Rupert, 1960, 1961, 1962).

Как уже говорилось, главными рецепторами коротковолнового ультрафиолета с максимумом в районе 240—270 мкм являются азотистые основания нуклеиновых кислот — пурины (аденин, гуанин) и пиримидины (цитозин, тимин, урацил).

Поглощая ультрафиолетовые фотоны, азотистые основания переходят в возбужденное состояние. Первый результат самых слабых воздействий — разрыв водородных связей (рис. 16), соединяющих азотистые основания комплементарных цепей двойной спирали ДНК. Двухспиральная структура ослабевает, происходит частичная денатурация ДНК.

ДНК чернеет окрашиваться метиленовым зеленым, быстрее реагирует с формальдегидом (Marmur a. oth., 1961). Вместе с тем повышается ее устойчивость к облучению коротковолновым ультрафиолетом (Kasha, 1960).

Согласно А. Корнбергу (1961), синтез биополимера ДНК осуществляется с помощью фермента ДНК-полимеразы на матрице из одиночной цепи ДНК, служащей в качестве затравки. По-видимому, существует особый фермент, при посредничестве которого двойные спирали сначала раскручиваются на одиночные нити, после чего только и может осуществляться синтез нового биополимера. Слабое облучение, следовательно, в известной степени имитирует действие этого фермента. Поэтому оно может оказывать положительное воздействие на ход биосинтезов.

Более сильные дозы приводят к существенным изменениям в самих азотистых основаниях. При этом пиримидины оказываются чувствительнее пуринов. В цитозине и урациле происходит добавление молекул воды (рис. 16) по месту двойной связи в гетероциклическом кольце между 5-м и 6-м атомами углерода. Реакция обратима. Под влиянием нагревания или подкисления измененный цитозин возвращается в исходное состояние. Существенные изменения происходят в молекуле тимина. Absorbция кванта ультрафиолета приводит к возникновению связи между тиминами, расположенными в противоположных нитях двойной спирали — «спшивки» — или между рядом расположенными тиминами в той же самой

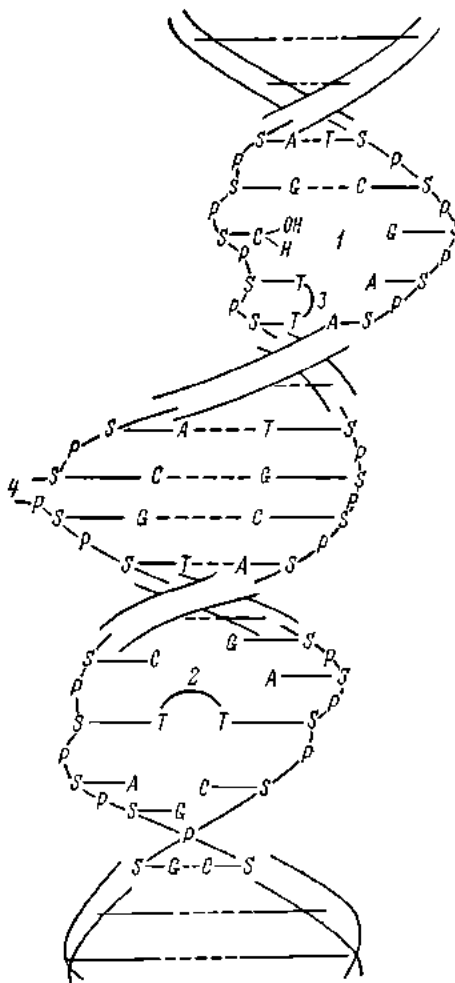


Рис. 16. Двойная спираль ДНК.

S — дезоксирибоза; *P* — остаток фосфорной кислоты; *A* — аденин; *G* — гуанин; *C* — цитозин; *T* — тимин. Путир — водородные связи между азотистыми основаниями. 1 — присоединение молекулы воды к цитозину; 2 — «спшивки», образование димеров тимина, связывающих две комплементарные цепи ДНК; 3 — образование димеров тимина в пределах одной цепи; 4 — разрыв биополимера по линии главных валентностей между *S* и *P*.

ншти (рис. 16). И в том и в другом случае нарушается нормальное функционирование ДНК. Степень димеризации тимина меняется с длиной волны абсорбированного света. При облучении светом с длиной волны 280 мкм димеризация идет наиболее интенсивно. Фотоны ультрафиолета 240 мкм вызывают разрыв связей между тиминами, способствуя возврату молекул в исходное состояние. Разрыв димеров тимина также происходит под влиянием найденного Рулертом фермента. Активным является фермент, облученный видимым светом. Взаимодействием облученного фермента с нарушенной ультрафиолетовым облучением структурой ДНК Руперт объясняет фотореактивацию. Резистентность по отношению к облучению некоторых штаммов бактерий может быть объяснена независимым от видимого света синтезом большого количества фермента, разрушающего димеры тимина.

При замене реактивных групп в молекуле пиримидинов удается существенно изменить чувствительность ДНК по отношению к коротковолновому ультрафиолету. Бактерии, выросшие на среде с галондопроизводными пиримидинов, за исключением производных фтора, обладают повышенной чувствительностью к ультрафиолету. Клетки *Escherichia coli* линии W, выросшие на 5-фторурациле, оказываются значительно более резистентными к облучению, чем исходные (Ben Ishai a. oth., 1962). Частичная замена тимина на азатимин повышает резистентность к облучению в 10 раз (Günther, Prusoff, 1962; Wacker, Diether, 1962). Причина повышения резистентности в данном случае заключается, видимо, в том, что азотистые производные тимина не способны к образованию димеров (Margur a. oth., 1961). Предварительное облучение слабыми дозами, вызывая частичную денатурацию ДНК, также препятствует образованию «спивок». Может быть, в этом заключается один из механизмов адаптации к сильным дозам ультрафиолета в результате предварительного облучения слабыми дозами, о чем сообщает Л. К. Лозина-Лозинский (1960).

На фотохимические реакции нуклеиновых кислот оказывает большое влияние их связь с белком. Разные штаммы вируса табачной мозаики, скажем, обладают различной чувствительностью к ультрафиолету и неодинаковой способностью к фотореактивации после облучения. Это зависит от характера связей между нуклеиновой кислотой вируса и его белковой оболочкой (Kleczkowski, 1961).

Вызывая перестройку в структуре азотистых оснований непосредственно или в итоге возникновения «спивок», ультрафиолетовое излучение средней интенсивности оказывается эффективным мутагенным фактором. В частности, под влиянием ультрафиолетовых фотонов образуются не только ауксотрофные формы, лишенные способности синтезировать какой-либо важный компонент биосинтезов, но и прототрофы, у которых в результате мутации восстанавливается способность к синтезу компонента, который не могла синтезировать исходная ауксотрофная форма (Witkin, 1961). Это явно конструктивное действие ультрафиолетовых фотонов. Видимый свет препятствует реализации многих мутаций, возникших под влиянием УФ-облучения. Фотореактивируя ауксотрофные мутации, он оказывает положительное действие, напротив, при фотореактивации мутаций к прототрофности видимый свет выступает как явно вредный фактор. Здесь проявляется та же закономерность, что и при облучении жгутиконосцев. Положительная или отрицательная роль видимого света определялась характером изменений, вызванных УФ-облучением. При повреждающих воздействиях он оказывает положительное действие (фотореактивация), при стимуляции может снять положительный эффект (фоторешрессия).

Следовательно, и эффект средних доз ультрафиолетового облучения, особенно при осуществлении некоторых дополнительных условий (предварительное облучение слабыми дозами, освещение видимым светом, повышение температуры и др.), может оказаться положительным. Во всяком случае он не является всегда фатальным.

Самые сильные дозы коротковолнового ультрафиолета приводят к разрушению азотистых оснований, к разрыву двухспиральной структуры ДНК по линии главных валентностей (рис. 16). Происходит деструкция и фрагментация биополимера. Изменения, возникающие в структуре нуклеиновых кислот под влиянием больших доз облучения, необратимы и, по-видимому, всегда вредны.

2

Так как абсорбция квантов коротковолнового ультрафиолетового излучения осуществляется не самими нуклеиновыми кислотами, а входящими в их состав азотистыми основаниями, следует иметь в виду влияние коротковолнового ультрафиолета на другие компоненты клеток, в состав которых входят пурины и пиримидины. Это в первую очередь АТФ, ди- и трифосфорпиридиннуклеотиды.

Как уже говорилось, К. Поннамперума с соавторами (Ponnamperuma a. oth., 1963) доказали возможность абиогенного синтеза АТФ из компонентов под влиянием облучения фотонами спектральной линии 253.7 мкк. Еще успешнее происходила реакция присоединения к аденозинмонофосфату второго, а затем и третьего остатка фосфорной кислоты, что вело к запасанию энергии ультрафиолетового излучения в макроэргической связи АТФ. Нет никаких оснований отрицать возможность аналогичной реакции и в живой клетке.

И. Тискевич (Tyskiewicz, 1955), например, показал, что при ультрафиолетовом облучении растений происходит более интенсивное включение радиоактивного фосфора в АТФ по сравнению с контролем. Д. Канадир и М. Эррера (Kanazir et Errera, 1955) облучали сперматозоиды лягушки дозами ультрафиолета спектральной линии 253.7 мкк ($15 \cdot 10^3$ эрг/мм² и выше). Они сообщают о быстром уменьшении содержания АТФ, уменьшении подвижности и оплодотворяющей способности спермиев. Этот вывод, однако, не вполне соответствует приведенным в работе данным. Так, в опыте 11 (там же, табл. 1, стр. 199), в котором спермии *Rana fusca* облучались в течение 2 мин. ($15 \cdot 10^3$ эрг/мм²), содержание АТФ было выше контроля на 15% (3.5 гаммы против 3.01 в контроле). Даже после 5-минутного облучения (доза $3.75 \cdot 10^4$ эрг/мм²) количество АТФ в облученной серии было выше, чем в контроле (3.1 гаммы). Лишь после 15-минутного облучения (доза превышала 10^5 эрг/мм²) отмечено существенное уменьшение содержания АТФ во всех опытах.

По-видимому, и в живых клетках под влиянием коротковолнового облучения может осуществляться реакция образования макроэргических связей $АДФ + \Phi + h\nu = АТФ$, доказанная для неорганических систем исследованием К. Поннамперума, К. Сагана и Р. Маринер.

3. Механизмы повышения резистентности к УФ-облучению и стимулирующего эффекта слабых доз

Фактический материал, приведенный в предыдущем разделе, показывает, сколь многообразны способы влияния ультрафиолетовых фотонов на основные структуры жизненного субстрата. Все это многообразие поведения обнаружилось в опытах со жгутиконосцами. Они оказались

резистентными к высоким дозам коротковолнового ультрафиолетового облучения, способными приспособляться к большим дозам ежедневных УФ-облучений, обнаружили стимуляцию жизнедеятельности при воздействии слабыми дозами ультрафиолетовых лучей. Каковы механизмы повышения резистентности к облучению и стимулирующего действия слабых доз?

В качестве одного из способов повышения резистентности можно назвать частичную денатурацию двухспиральной структуры ДНК в результате разрыва водородных связей между азотистыми основаниями при облучении слабыми дозами. Разделение двухспиральной структуры на отдельные нити препятствует образованию «спивок» между темпами, затрудняющих нормальную редупликацию ДНК. О другом возможном механизме пишет К. О. Дудней (Doudney, 1961). Показано, что восстановление синтеза ДНК после значительных доз ультрафиолетового облучения осуществляется при наличии синтеза и РНК и белка. Так как трудно предположить, чтобы РНК и белок непосредственно участвовали в ликвидации «спивок» между комплементарными нитями ДНК, К. О. Дудней допускает существование некоего альтернативного механизма, с помощью которого информация о характере биосинтезов переносится не от одиночных, а от двоспиральных («спитых») нитей ДНК на некоторую промежуточную структуру из РНК и белка, при посредничестве которой затем осуществляется синтез новой ДНК. Согласно Дуднею, это более древний механизм, чем Корнберговский. Он лучше противостоит разрушительному действию ультрафиолета, чем система Корнберга. Дудней считает, что описанный им механизм защищает клетки современных организмов от ультрафиолетового излучения солнца. Раз это более древний механизм, чем система Корнберга, логично заключить, что он возник еще в докислородное время, в условиях коротковолнового излучения Солнца.

Поведение жгутиконосцев после больших доз облучения и особенно способность возобновлять размножение без фотореактивации, ликвидирующей «спивки», свидетельствует в пользу гипотезы Дуднея. При анализе эффекта облучения большими дозами постоянно создавалось впечатление о переключении хода биосинтезов на какой-то иной резервный путь, отличный от обычного. Адаптация к высоким дозам коротковолнового ультрафиолетового облучения у жгутиконосцев могла бы означать некоторое усовершенствование в этом древнем и частично разрушенном механизме.

Наибольший интерес, несомненно, представляет вопрос о механизме стимуляции размножения и подвижности жгутиконосцев слабыми дозами коротковолнового ультрафиолетового облучения.

Стимулирующий эффект ультрафиолетовых фотонов может осуществляться двумя путями.

Путь первый — опять-таки разделение двухспиральной структуры ДНК на отдельные нити в результате разрыва водородных связей, т. е. денатурация ДНК. Так как синтезу новых полимеров ДНК должно предшествовать разделение на отдельные нити, абсорбция ультрафиолетовых фотонов будет способствовать редупликации. Р. И. Салганик (1963) считает, что уже этого воздействия ультрафиолета достаточно для стимуляции клеточных делений. Оно, однако, не может быть ответственным за стимуляцию подвижности.

После классического исследования В. А. Энгельгардтом и М. Н. Любимовой (1942) взаимодействия сократимого белка с АТФ работами многочисленных авторов доказано с полной очевидностью, что все типы клеточ-

ного движения имеют одну молекулярную основу — взаимодействие сократимого белка с АТФ (Хайопи, 1962). Таким образом, стимуляция движения неизбежно должна быть связана с воздействием на систему сократимый белок—АТФ.

В нашем случае воздействие производилось фотонами ультрафиолета, не поглощаемыми белком и интенсивно поглощаемыми аденином. Отсюда вырисовывается второй путь, по которому может осуществиться стимулирующее действие ультрафиолетовых фотонов — зарядка АТФ путем реакции $АДФ + Ф + h\nu$. Этот второй способ воздействия прекрасно объясняет скачкообразное возрастание подвижности жгутиконосцев в итоге воздействия коротковолновым ультрафиолетом и ее последующее затухание по прекращении воздействия. Под влиянием фотонов ультрафиолета осуществлялась реакция $АДФ + Ф + h\nu = АТФ$. Затухание подвижности легко объясняется потреблением АТФ на осуществление движения. Учитывая специфичность поглощения ультрафиолета линии 253.7 мкм, трудно предположить какие-либо иные пути, ведущие к стимуляции подвижности.

Стимуляция клеточных делений также может происходить с помощью реакции синтеза АТФ. Существенным элементом процесса клеточного деления является репликация дочерних нитей ДНК на основе материнской двуспиральной структуры. Корнбергу (1961) удалось воспроизвести процесс репликации ДНК *in vitro*. Реакция осуществляется при наличии следующих условий:

- 1) разделение двуспиральной цепи ДНК на отдельные полимеры, осуществляется с помощью особого фермента;
- 2) наличие трифосфатов всех четырех нуклеозидов, входящих в состав ДНК (АТФ, гуанилтрифосфат, тимилтрифосфат, цитозинтрифосфат);
- 3) присутствие малоспецифичного фермента ДНК-полимеразы, с его помощью происходит реакция конденсации трифосфатов четырех нуклеозидов в соответствии с затравкой, в качестве которой служит одноцепочковый биополимер ДНК.

Все нуклеозиды поглощают фотоны ультрафиолета. Это может способствовать более успешному осуществлению реакции нуклеозидтрифосфат + фосфорная кислота $h\nu =$ нуклеозидтрифосфат, что, несомненно, должно стимулировать синтез ДНК и, следовательно, клеточные деления.

Таким образом, эксперименты со жгутиковыми подводят к ответу и на четвертый вопрос. *Стимуляция клеточных делений и особенно подвижности может быть объяснена с помощью реакции фотосинтеза АТФ, т. е. энергия коротковолнового ультрафиолета, по-видимому, способна консервироваться в макроэргических связях АТФ.*

Может быть, реакция фотосинтеза АТФ и является рудиментом древнего механизма фотоавтотрофии в коротковолновом ультрафиолете.

4. Фотосинтез в коротковолновом ультрафиолете и проблема возникновения жизни

Фактический материал, приведенный в настоящей статье, дает возможность вновь вернуться к проблеме, с обсуждения которой статья начинается: возникла ли жизнь как взаимодействие синтетиков и деструкторов, осуществляющееся в форме биотического круговорота, или это взаимодействие стало проявляться лишь после возникновения жизни на каком-то историческом этапе ее развития. На пути решения этой проблемы стояло два главных затруднения: деструктивный характер действия коротковолнового ультрафиолетового излучения на подавляющее большинство современных организмов и отсутствие очевидных рудиментов автотрофии

у ныне живущих гетеротрофов. Факты, описанные в предыдущих разделах, дают возможность отвести оба затруднения. Среди современных организмов найдены формы — бесцветные голые жгутиконосцы, — выдерживающие большие дозы ежедневно повторяющегося коротковолнового ультрафиолетового облучения, по своей интенсивности приближающиеся к УФ-излучению Солнца в докислородный период существования Земли. Обнаружено явное положительное действие слабых доз этого фактора. Субстрат жизни построен из молекул, поглощающих УФ-излучение интересующей нас области спектра (пурины, пиримидины). При поглощении ультрафиолетовых фотонов такие молекулы переходят в возбужденное состояние с относительно длительным периодом возбуждения. Это явный рудимент автотрофии. Он присущ всем современным организмам.

В результате исследований Поннамперумы, Сагана и Маринер, а также в итоге работ школы Арнона, стало возможным говорить и о конкретном механизме примитивного фотосинтеза в ультрафиолетовых лучах. Представления В. И. Вернадского, приведшие к гипотезе возникновения жизни в форме биотического круговорота, получили серьезное подтверждение.

По В. И. Вернадскому (1940), вопрос о возникновении жизни на Земле сводится к вопросу о начале на ней биосферы. «Вне биосферы, — пишет он, — мы жизнь научно не знаем и проявление ее научно не видим. Организм, удаленный из биосферы, есть не реальное, есть отвлеченное логическое построение. . .» (стр. 198). Та же мысль приводится в интереснейшей посмертной статье В. Н. Беклемишева (1964). «Чем больше мы исматриваемся, — пишет В. Н. Беклемишев, — тем больше находим связей между живыми существами и, наконец, понимаем, что ни одно из них не может жить без других, как не может жить отрезанный палец. Ни один организм не обладает действительной автаркией. Условия, необходимые для жизни каждого организма, создаются жизнедеятельностью других организмов. . . Происходящий в биосфере круговорот веществ, энергии и особой осуществляется при участии всех населяющих ее организмов и стабилизирован в такой мере, что обеспечивает длительное существование жизни на Земле» (стр. 25—26).

Таким образом, жизнь в ее современной форме немыслима вне биотического круговорота. По своей физической субмолекулярной сущности, как об этом пишет Сцент-Дьёрдьи (1964), она представляет собой круговой процесс использования в биосинтезах избыточной энергии молекул, возбужденных фотонами. Жизнь, по Сцент-Дьёрдьи, управляется электронами, т. е. энергией, отдаваемой электронами отдельными порциями при их спуске с высокого уровня, на который они были подняты фотонами. С этой точки зрения возникновение жизни представляет собой становление механизмов кругового процесса использования фотонов света для длительного сохранения возбужденного состояния, того состояния, которое Э. С. Бауэр (1935) так удачно назвал устойчивым неравновесием. Эволюция жизни начинает вырисовываться как расширение кругового процесса использования энергии электронного возбуждения путем его дифференциации на все новые и новые звенья.

Первоначальный круговорот органического вещества — зародки жизни, — по-видимому, мало походил на современный биотический круговорот, он осуществлялся в результате взаимодействия протоорганизмов (может быть, даже коацерватов), которые не были в такой степени живыми, какими являются ныне живущие растения и животные. Видимо, был прав Э. С. Бауэр (1935), когда писал: «. . . эволюция заключается в повышении и усилении основных свойств живой

материи» (стр. 206). Таким образом, живое становилось все более и более живым в процессе развития жизни, оно не могло возникнуть сразу из безжизненной материи.

То же справедливо и в отношении отдельных частей живого, сколь бы существенными они ни были. Все они — продукт длительного развития коацерватов, протоорганизмов, а не возникли внезапно. Тем более они не могли быть родоначальниками жизни.

Наступило время для четкого разграничения трех понятий — жизнь, живое, часть живого. Неудачи многих даже весьма остроумных гипотез возникновения жизни объясняются тем, что их авторы говорили в сущности не о возникновении жизни, а о возникновении живого или даже части живого (живой молекулы, гена и т. п.). По-видимому, как это ни парадоксально звучит, жизнь как круговорот органического вещества возникла раньше возникновения живого. Живое становилось все более и более живым в процессе развития жизни.

Жизнь находится в неразрывных отношениях с неживой природой, от которой она произошла и с которой в силу этого преемственно связана. В результате подобной преемственности не только жизнь приспособлена к неорганической среде, но и неорганическая среда приспособлена к жизни (Гендерсон, 1924). Из факта взаимной приспособленности жизни и ее абиотической среды, а также из очевидной невозможности существования отдельных организмов вне биотического круговорота следует принципиальная невозможность панспермии. Зародыши жизни, занесенные на безжизненную поверхность какой-либо планеты, не имеют шансов стать родоначальниками жизни. «Живая среда не могла произойти из единого одноклеточного организма, принесенного из космической среды. . .», — писал В. И. Вернадский (1940, стр. 173). И это несомненно так. Среда жизни должна создавать сама жизнь в процессе развития, в ходе взаимодействия с неорганической природой. Только преемственная связь органического и неорганического при становлении жизни может обеспечить их взаимное приспособление, без которого жизнь невозможна. Следовательно, жизнь на разных небесных телах должна возникать и развиваться самостоятельно. Может показаться, что это серьезное ограничение возможности распространения жизни в космосе. На самом деле скорее следует говорить об обратном. Если жизнь — круговой процесс порционного использования энергии электронного возбуждения молекул фотонами света, она *неизбежно будет развиваться и в условиях, отличных от земных, готова почва для возникновения живых существ с их относительно замкнутым внутренним обменом, способностью к приспособлению и прогрессивной эволюции.*

VII. КРАТКОЕ РЕЗЮМЕ

В статье развивается представление, согласно которому *жизнь на Земле появилась в форме круговорота органического вещества, основанного на взаимодействии фотоавтотрофов и гетеротрофов.* Так как фотосинтез современных растений с помощью хлорофилла возник лишь на каком-то этапе развития жизни, первичные автотрофы осуществляли примитивный фотосинтез за счет энергии коротковолнового ультрафиолетового излучения Солнца спектральной области 240—290 мкм. Первичная фотоавтотрофия преемственно связана с фотохимическими реакциями абиогенного синтеза органических веществ под влиянием ультрафиолетового излучения Солнца, развивалась на основе этих реакций.

В обоснование развиваемой гипотезы приводятся следующие факты.

1. Все основные биологически важные соединения, с помощью которых осуществляется жизнь, построены из молекул, активно поглощающих фотоны ультрафиолетового излучения спектральной области 240—290 мкм.

2. Доказана (Пошамперума, Саган, Маринер) возможность абиогенного синтеза АТФ из аденина, пентозы и фосфорной кислоты в итоге облучения фотонами ультрафиолета спектральной линии 253.7 мкм.

3. Арнон показал, что первыми продуктами фотосинтеза ныне живущих растений и бактерий, по-видимому, являются АТФ и дифосфорпиридин-нуклеотид (ДПН) — соединение, активно поглощающее коротковолновый ультрафиолет. Показана эквивалентность видимого света и АТФ в биосинтезах фотоавтотрофных организмов.

4. Явление фотореактивации повреждений, вызванных коротковолновым облучением.

Для подтверждения гипотезы проведены опыты с бесцветными жгутиконосцами *Vodo magna* с целью обнаружения у современных низших гетеротрофных организмов рудиментов древнего механизма использования в биосинтезах фотонов ультрафиолета.

Опыты показали следующее.

1. Современные низшие организмы — голые бесцветные жгутиконосцы, способны выдерживать дозы коротковолнового ультрафиолетового облучения, по своей интенсивности близкие к интенсивности ультрафиолетового излучения Солнца, достигавшего поверхности в докислородный период существования Земли. Эти данные позволяют отнести одно из самых существенных возражений против фотосинтеза в ультрафиолетовых лучах. Прямая связь фотосинтеза первичных организмов при помощи УФ-фотонов с абиогенным фотосинтезом органических соединений оказывается вполне возможной.

2. Жгутиконосцы могут приспосабливаться к значительным дозам ультрафиолета, которые постепенно превращаются из фактора деструктивного в стимулирующий. Рассматриваются возможные фотохимические механизмы подобной адаптации.

3. Ультрафиолетовый свет слабой интенсивности стимулирует размножение и подвижность жгутиконосцев. Приводятся соображения в пользу гипотезы аккумуляции энергии фотонов ультрафиолета в макроэргических связях АТФ.

Предлагается разграничить три понятия — жизнь, живое, часть живого.

Живое становилось таковым лишь в процессе развития жизни, оно не могло возникнуть сразу из безжизненной материи. То же справедливо и в отношении отдельных частей живого, сколь бы существенными они ни были.

Жизнь как круговой процесс порционного использования энергии электронного возбуждения молекул фотонами света будет с неизбежностью развиваться и в условиях, отличных от земных, готовя почву для возникновения живых существ с их относительно замкнутым внутренним обменом, способностью к приспособлению и прогрессивной эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. И. 1948. Специфическое и неспецифическое в реакции клетки на повреждающие воздействия. Тр. Инст. цитол., гистол., эмбриол., т. III, вып. 1.
- Александров В. И. 1964. Проблемы авторегуляции в цитологии. Цитология, т. VI, № 2.

- Алпатов В. В. и О. К. Настюкова. 1932. Влияние различных доз ультрафиолетовых лучей на скорость деления парameций. ДАН СССР, А, № 12.
- Арион Д. И. 1962а. Хлоропласты и фотосинтез. В сб.: Структура и функция фотосинтетического аппарата, Изд. иностр. лит., М.
- Арион Д. И. 1962б. Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. Тр. V Междунар. биохим. конгр. Симпозиум VI. Изд. АН СССР, М.
- Бауэр Э. С. 1935. Теоретическая биология. Изд. ВИЭМ, М.—Л.
- Беклемишев В. Н. 1964. Об общих принципах организации жизни. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., Отд. биол., т. 69 (2).
- Бреслер С. Е. 1963. Введение в молекулярную биологию. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Буклин В. П., Н. Н. Гарина и В. Промисский. 1961. Метод определения витамина D в растворах облученного эргостерина, 7-дегидрохолестерина и в облученных дрожжах. Укр. биохим. журн., т. 33, № 2.
- Венда П. В. 1958. О применении новых источников ультрафиолетового излучения для фотохимического превращения 7-дегидрохолестерина в витамин D₃. В сб.: Витамины, т. 3. Изд. АН УССР, Киев.
- Венда П. В. 1961. Провитамины и витамин D₃. Автореф. дисс. Киев.
- Вернадский В. И. 1940. Биогехимические очерки. Изд. АН СССР, М.
- Вилнер Н. 1958. Кибернетика. Изд. «Советское радио», М.
- Галагани П. Ф. 1950. Проблема ультрафиолетового излучения в гигиене. В сб.: Ультрафиолетовое излучение и гигиена под ред. Г. М. Франка, Изд. АМН СССР, М.
- Гафрон Г. 1962. Эволюция фотосинтеза. Тр. V Междунар. биохим. конгр. Симпозиум III, Изд. АН СССР, М.
- Гепдерсон Л. Ж. 1924. Среда жизни. ГИЗ, Л.
- Гурвич А. и Л. Гурвич. 1945. Митогенетическое излучение. Медгиз, М.
- Гурвич А. и Л. Гурвич. 1948. Введение в учение о митогенезе. Изд. АН СССР, М.
- Дублин Н. П. 1961. Проблемы радиационной генетики. ГИЗ, М.
- Дубров А. П. 1963. Действие ультрафиолетовой радиации на растения. Изд. АН СССР, М.
- Ерохина Л. П. 1961. Использование ультрафиолетовых лучей в селекции штаммов продуцентов стрептомицина. В сб.: Экспериментальное получение полезных форм микроорганизмов. Изд. АН СССР, М.
- Ерохина Л. П. 1964. Закономерности индуцированной изменчивости у полезных форм микроорганизмов. В сб.: Генетика и селекция микроорганизмов, изд. «Наука», М.
- Использование ультрафиолетового излучения в животноводстве. 1963. Сб. статей, ред. Я. А. Росин, М. В. Соколов, Изд. АН СССР, М.
- Камшилов М. М. 1935. Отбор в различных условиях проявления признака. Биол. журн., т. 4, вып. 6.
- Камшилов М. М. 1939. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменения внешних условий. ДАН СССР, т. 23, № 4.
- Камшилов М. М. 1940. Проявление признака и изменчивость. ДАН СССР, т. 26, № 2.
- Камшилов М. М. 1941а. К вопросу об отборе на холодоустойчивость. Журн. общ. биол., т. 2, № 2.
- Камшилов М. М. 1941б. Корреляция и отбор. Журн. общ. биол., т. 2, № 1.
- Камшилов М. М. 1948. Отбор — фактор усложнения организации. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3.
- Камшилов М. М. 1959. Взаимные отношения между организмами и их роль в эволюции. Журн. общ. биол., т. 20, № 5.
- Камшилов М. М. 1960. Значение в эволюции взаимных отношений между организмами. Тр. Мурманск. морск. биол. инст., вып. 6.
- Камшилов М. М. 1961. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. Изд. АН СССР, М.
- Камшилов М. М. 1963. Влияние ультрафиолетовых лучей на микробиоценозы морских простейших. ДАН СССР, т. 150, № 6.
- Камшилов М. М. и Э. С. Филикова. 1963. Изменение численности бактерий в экспериментальных микробиоценозах под влиянием ультрафиолетовых лучей. ДАН СССР, т. 151, № 1.
- Ковалев И. Ф. 1949. Влияние видимого участка спектра лучистой энергии на динамику патологического процесса в клетке, поврежденной ультрафиолетовыми лучами. Уч. зап. Укр. эксперим. инст. глазн. болезней и трансевой терапии им. акад. В. П. Филатова, т. I, Одесса.
- Ковалев И. Ф. 1958. Специфичность биологического действия отдельных участков видимого и ультрафиолетового спектра лучистой энергии. Уч. зап. Укр.

- эксперим. инст. глаза. болезней и тканевой терапии им. акад. В. П. Филатова, т. IV, Одесса.
- К о в е в С. В. 1963. К вопросу об участии белка и нуклеиновых кислот в процессах, приводящих к хемилюминесценции. Первый Всесоюзн. биохим. съезд. Тез. докл., вып. II, Изд. АН СССР, М.
- К о р н б е р г А. 1961. Биосинтез нуклеиновых кислот. В сб.: Современные проблемы биохимии, т. I, Изд. иностр. лит., М.
- К р а с и л ь н и к о в Н. А. 1958. Микроорганизмы почвы и высшие растения. Изд. АН СССР, М.
- К р и в и с к и й А. С. 1964. Мутагенное действие излучений на вирусы и бактериофаги. В сб.: Генетика и селекция микроорганизмов, изд. «Наука», М.
- К у з ю р и н а Л. А. 1959. Об устойчивости конидий *Aspergillus nidulans* и *A. niger* к ультрафиолетовым лучам. Микробиология, т. 28, вып. 1.
- Л о з и н а - Л о з и н с к и й Л. К. 1958. О приспособительных реакциях клетки к ультрафиолетовым лучам. Тез. докл. Всесоюзн. съезда цитологов, гистологов, эмбриологов в Киеве. Харьков.
- Л о з и н а - Л о з и н с к и й Л. К. 1960. Влияние некоторых факторов на реактивность *Paramecium caudatum* после облучения ультрафиолетовыми лучами. В сб.: Вопросы цитологии и протистологии, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Л о з и н а - Л о з и н с к и й Л. К. 1962а. Цитологические исследования и космическая биология. В сб.: Проблемы космической биологии, т. 2, Изд. АН СССР, М.
- Л о з и н а - Л о з и н с к и й Л. К. 1962б. Границы жизни. (Проблемы космической биологии). Изд. «Знание», М.
- Л о з и н а - Л о з и н с к и й Л. К. и Э. И. З а а р. 1963. О фотореактивации *Paramecium caudatum* в длинноволновой области спектра видимого света. В сб.: Реакция клеток на экстремальные воздействия, Изд. АН СССР, М.—Л.
- М а к е л р о й В., Г. С е л и п д ж е р. 1962. Происхождение и эволюция биолуминесценций. Тр. V Междунар. биохим. конгр. Симпозиум III. Изд. АН СССР, М.
- Н а д с о н Г. А. и Э. Я. Р о х л и н а - Г л е й х г е в и х т. 1927. Об образовании кристаллов оксалата кальция в растительных клетках под влиянием ультрафиолетовых лучей. Вестн. рентгенол. и радиол., т. V, вып. 6.
- Н а д с о н Г. А. и Г. С. Ф и л и п о в. 1927. О возбуждающем действии ультрафиолетовых лучей на развитие дрожжевых и плесневых грибков. Вестн. рентгенол. и радиол., т. V, вып. 6.
- П а у м о в Н. П. 1956. Взаимодействие со средой единичных организмов и популяций животных. В сб.: Философские вопросы биологии, Изд. МГУ, М.
- О п а р и н А. И. 1957. Возникновение жизни на Земле. Изд. АН СССР, М.
- О п а р и н А. И. 1960. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. Изд. АН СССР, М.
- О с а д ч и х И. П. 1943. Стимулирующее действие ультрафиолетового света на кишечную палочку. Микробиология, т. 12, вып. 1.
- П р о к о ф ь е в а - Б е л ь г о в с к а я А. А., Г. Р. М и х а й л о в а, Л. И. Е р о х и н а. 1961. Цитологическое исследование действия ультрафиолетовых лучей и фотореактивации на споры *Actinomyces olivaceus*. Изд. АН СССР, М.
- Р и д С. 1960. Возбужденные электронные состояния в химии и биологии. Изд. иностр. лит., М.
- Р о с к и н Г. И. и З. Ш и ш л я е в а. 1933. К сравнительному изучению влияния ультрафиолетовых лучей на живую массу. Арх. анат., гистол. и эмбриол., № 12.
- С а л г а н и к Р. И. 1963. Роль нуклеиновых кислот в биологическом действии радиации. Первый Всесоюзн. биохим. съезд. Тез. докл., вып. I, симпозиумы I—XV. Изд. АН СССР, М.
- С а м о й л о в а К. А. 1963а. Изменение в содержании жира и гликогена у *Paramecium caudatum* после ультрафиолетового облучения. Цитология, т. V, № 5.
- С а м о й л о в а К. А. 1963б. Повышение устойчивости *Paramecium caudatum* к ультрафиолетовым лучам. В сб.: Реакция клеток на экстремальные воздействия, Изд. АН СССР, М.—Л.
- С ц е н т - Д ь б р д ь и А. 1964. Введение в субмолекулярную биологию. Изд. «Наука», М.
- С к о б е л е в В. М. 1958. Источники ультрафиолетового излучения. В сб.: Ультрафиолетовое излучение, Изд. АН СССР, М.
- С о к о л о в Ю. Л., А. В. Г у р с к и й. 1962. К вопросу об экспериментальном изучении влияния космического радиационного резонанса на высшие растения. В сб.: Проблемы космической биологии, т. 2, Изд. АН СССР, М.

- Соколов Ю. Л., А. В. Гурский, Л. Ф. Остапович. 1963. Фото-реактивация у высших растений. Биофизика, т. 8, вып. 1.
- Тарусов Б. П., А. И. Поливода, А. И. Журавлев и Е. Н. Секамова. 1962. Сверхслабое спонтанное свечение тканей животных. Цитология, т. IV, № 6.
- Таусон В. О. 1950. Основные положения растительной биоэнергетики. Изд. АН СССР, М.
- Токин Б. П. 1935. Вопросы биологии. Ташкент.
- Токин Б. П. 1962. Теоретическая биология и творчество Э. С. Бауэра. Изд. ЛГУ.
- Троицкий Н. А., С. В. Колесов, М. А. Катибликов. 1961. Исследование ультрафиолетовой хемилюминесценции биологических систем. Биофизика, т. 6, вып. 2.
- Ультрафиолетовое излучение и гигиена. 1950. Сб. статей под ред. Г. М. Франка, М. М. Данцига и М. В. Соколова, Изд. АН СССР, М.
- Ультрафиолетовое излучение. 1958. Сб. статей под ред. Г. М. Франка, Изд. АН СССР, М.
- Ультрафиолетовое излучение. 1960. Сб. статей под ред. Г. М. Франка, Изд. АН СССР, М.
- Хайоци Т. 1962. Как клетки движутся. В сб.: Живая клетка, Изд. иностр. лит., М.
- Хап-Магомбетова Ш. Д., А. В. Гуткина, М. Н. Мейсель, Л. С. Агроскиц, Н. В. Королев. 1960. Ультрафиолетовая люминесценция некоторых животных и ее изменение при облучении. Биофизика, т. 5, вып. 4.
- Шахов А. А. 1962. Влияние космического радиационного режима на жизнедеятельность растений. Журн. общ. биол., т. 23, № 2.
- Шугар Д. 1962. Фотохимия нуклеиновых кислот и их компонентов. В сб.: Нуклеиновые кислоты, Изд. иностр. лит., М.
- Энгельгардт В. А. и М. Н. Любимова. 1942. К механохимии мышцы. Биохимия, т. 7, вып. 5 (6).
- Anderson E. H. 1949. Reactivation of ultraviolet irradiated bacteria. Amer. Journ. Bot., v. 36.
- Anderson E. H. 1951. Heat reactivation of ultraviolet-inactivated bacteria. Journ. Bacteriol., v. 61.
- Arnon D. I. 1961. Light induced phosphorylation. В кн.: Progress in photobiology. Amsterdam—London—New York—Princeton.
- Ben-Ishai R., H. Golden a. B. Oppenheim. 1962. The effect of ultraviolet irradiation on 5-fluorouracilpretreated bacteria. Biochim. et biophys. acta, v. 55, № 5.
- Blum H. F. 1951. Time's arrow and evolution. Princeton University press.
- Blum H. F. a. M. R. Matthews. 1952. Photorecovery from the effects of ultraviolet radiation in Salamander larvae. Journ. Cell. a. Comp. Physiol., v. 39, № 1.
- Blum H. F., J. C. Robinson a. G. M. Loos. 1950. The loci of action of ultra-violet and x-radiation, and photorecovery in the egg and sperm of the sea urchin. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, v. 36, № 11.
- Caver F. 1915. The interrelationships of protiste and primitive fungi. New Phytologist, v. XIV.
- Deering R. A. 1962. Ultraviolet radiation and nucleus acid. Scientific Amer, v. 207, № 6.
- Delaporte B. 1949. Cytology of bacteria. Carn. Inst Wash. Year Book, № 48.
- Diamond A. E. a. B. M. Duggar. 1940a. Effect of ultraviolet radiation on the germination and morphology of spore of *Rhizopus suinus*. Journ. Cell. a. Comp. Physiol., v. 16, № 1.
- Diamond A. E. a. B. M. Duggar. 1940b. Effects of monochromatic ultraviolet radiation on the growth of fungus spores surviving irradiation. Amer. Journ. Bot., v. 27, № 10.
- Doudney C. O. 1961. Nucleic acid formation and ultraviolet light induced mutation in bacteria: some consideration in light of recent advances. Journ. Cell. a. Comp. Physiol., v. 58, № 3, part II.
- Dulbecco R. 1955. Photoreactivation. В кн.: Radiation biology, v. 2. New York—Toronto—London.
- Gates F. 1933. The reaction of individual bacteria to irradiation with ultra-violet light. Science, v. 77, № 1997.
- Giese A. C. 1942. Stimulation of yeast respiration by ultraviolet radiation. Journ. Cell. a. Comp. Physiol., v. 17, № 2.
- Giese A. C. 1947. Radiation and cell division. Quart. Rev. Biol., v. 22, № 4.

- Giese A. C. 1953. Protozoa in photobiological research. *Physiol. Zool.*, v. 26, № 1.
- Giese A. C. 1961a. Photoreactivation. B. ru.: *Progress in photobiology*. Amsterdam—London—New York—Princeton.
- Giese A. C. 1961b. Some unsolved problem of photoreactivation. B. ru.: *Progress in photobiology*. Amsterdam—London—New York—Princeton.
- Giese A. C., R. M. Iverson, D. C. Shepard, C. Jacobson a. C. L. Brandt. 1953. Quantum relation in photoreactivation of *Colpidium*. *Journ. Gen. Physiol.*, v. 37, № 2.
- Giese A. C., P. A. Leighton. 1933. Fluorescence of cells in the ultra-violet. *Science*, v. 77, № 2004.
- Goodgal S. N., C. S. Rupert a. R. H. Herriott. 1957. Photoreactivation of *Hemophilus influenzae* transforming factor for streptomycin resistance by an extract of *Escherichie coli* B. B. ru.: *The chem. basis of heredity*. Baltimore.
- Gray L. H. 1961. Some distinguishing features of the initiation of biological damage by photon and ionising radiation. B. ru.: *Progress in photobiology*. Amsterdam—London—New York—Princeton.
- Günther H. L., W. H. Prusoff. 1962. Decrease of sensitivity to ultraviolet radiation of *Streptococcus faecalis* grown in media supplemented with 6-azathymine, an analog of thymine. *Biochim. et biophys. acta*, v. 55.
- Gurwitsch A. G. a. A. A. Gurwitsch. 1958. The problem of autocatalysis (autoreproduction) of some cyclic compounds from lower amino acid. *Enzymologia*, v. 23.
- Gurwitsch A. G. u. L. D. Gurwitsch. 1959. Die mitogenetische Strahlung. Gustav Fischer, Jena.
- Hollaender A. a. B. M. Duggar. 1938. The effects of sublethal doses of monochromatic ultraviolet radiation on the growth properties of Bacteria. *Journ. Bacteriol.*, v. 36, № 1.
- Jagger J. 1958. Photoreactivation. *Bacteriol. Revs.*, v. 22.
- Kanazir D. et M. Errera. 1955. Action des rayons UV sur l'acide adenosinetriphosphorique des spermatozoides de Grenouille. *Biochim. et biophys. acta*, v. 16.
- Kasha M. 1960. Ultraviolet radiation effects: molecular photochemistry. B. ru.: *Comparative effects of radiation*. New York—Toronto—London.
- Kelner A. 1949. Effect of visible light on the recovery of bacteria from ultraviolet irradiation injury. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, v. 35.
- Kelner A. 1951. Action spectra for photoreactivation of ultraviolet irradiated *Escherichie coli* and *Streptomyces griseus*. *Journ. Gen. Physiol.*, v. 34, № 6.
- Kelner A. 1961. Historical background to the study of photoreactivation. B. ru.: *Progress in photobiology*. Amsterdam—London—New York—Princeton.
- Kloczkowski A. 1961. Photoreactivation in viruses and plants. B. ru.: *Progress in photobiology*. Amsterdam—London—New York—Princeton.
- Loofbourow J. B. 1942. Role of adenine nucleotides and growth factors in increased proliferation following damage to cells. *Nature*, v. 150, № 3863.
- Loofbourow J. R. 1948. Effects of ultraviolet radiation on cells. *Growth*, v. 12, Suppl.
- Loofbourow J. R., E. S. Cook, M. M. Stomson. 1938. Chemical nature of proliferation — promoting factors from injured cells. *Nature*, 242.
- Losada M., A. V. Trebst, S. Ogata a. D. I. Arnon. 1960. Equivalence of light and adenosine triphosphate in bacterial photosynthesis. *Nature*, v. 186.
- Marmur J., W. E. Anderson, L. Matthews, K. Berns, E. Gajewska, D. Lane a. P. Doty. 1961. The effects of ultraviolet light on the biological and physical chemical properties of deoxyribonucleic acids. *Journ. Cell. a. Comp. Physiol.*, v. 58, № 3, part II.
- Meier F. E. 1939. Stimulative effects of short wave lengths of ultraviolet on the alga *Stichococcus bacillaris*. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, v. 98, № 23.
- Miller S. L. a. H. C. Urey. 1959. Organic compound synthesis on the primitive earth. *Science*, v. 130, № 3370.
- Pomper S. a. K. C. Atwood. 1955. Radiation studies on fungi. B. ru.: *Radiation biology*, v. 2. New York—Toronto—London.
- Ponnamperuma C. 1964. Chemical evolution and the origin of life. *Nature*, v. 201, № 4917.
- Ponnamperuma C., C. Sagan, R. Mariner. 1963. Synthesis of adenoside triphosphate under possible primitive earth conditions. *Nature*, v. 199.
- Pullman A., B. Pullman. 1963. On the mechanism of ultraviolet-induced mutations. *Biochim. et biophys. acta*, v. 75, № 2.
- Pullman B., A. Pullman. 1960. Structural aspects of radiation effect on nucleic acids and related substance. B. ru.: *Comparative effects of radiation*. New York—Toronto—London.

- Pullman B. a. A. Pullman. 1962. Electronic delocalization and biochemical evolution. *Nature*, v. 196.
- Rupert C. S. 1960. The mechanism of photoreactivation. В кн.: Comparative effects of radiation. New York—Toronto—London.
- Rupert C. S. 1961. Repair of ultraviolet damage in cellular DNA. *Journ. Cell. a. Comp. Physiol.*, v. 58, № 3, part II.
- Rupert C. S. 1962. Photoenzymatic repair of ultraviolet damage in DNA. II. Formation of an enzyme-substrate complex. *Journ. Gen. Physiol.*, v. 45, № 4.
- Sagan C. 1957. Radiation and the origin of the gene. *Evolution*, v. XI, № 1.
- Sagan C. 1961. On the origin and planetary distribution of life. *Radiation Research*, v. 15, № 2.
- Shugar D. 1961. Photoreactivation and reversible photolysis of nucleic acids. В кн.: Progress in photobiology. Amsterdam—London—New York—Princeton.
- Sinsheimer R. L. 1955. Ultraviolet absorption spectra. В кн.: Radiation biology, v. 2. New York—Toronto—London.
- Stein W. a. I. Meutzner. 1950. Reaktivierung von UV-inaktivierten *Bacterium coli* durch Wärme. *Naturwiss. Jahrg.*, Bd. 37, H. 7.
- Tyskiewicz J. 1955. Influence de différentes radiations, lumineuses sur l'intégration de l'ion phosphorique dans les molécules organiques. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, Paris, t. 241, № 25.
- Vaccaro R. E. a. J. H. Ryther. 1960. Marine phytoplankton and the distribution of nitrite in the Sea. *Journ. Conseil Perman. Intern. Explorat. Mer*, t. 25, № 3.
- Wacker A., J. Diether. 1962. UV-resistenz azathyminhaltiger Bacterienzellen. *Journ. Mol. Biol.*, v. 4, № 5.
- Weintraub R. 1944. Radiation and plant respiration. *Bot. Rev.*, v. 10, № 7.
- Witkin E. M. 1946. Inherited differences in sensitivity to radiation in *Escherichia coli*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, v. 32.
- Witkin E. M. 1947. Genetics of resistance to radiation in *Escherichia coli*. *Genetics*, v. 32, № 3.
- Witkin E. M. 1961. Modification of mutagenesis initiated by ultraviolet light through posttreatment of bacteria with basic dyes. *Journ. Cell. a. Comp. Physiol.*, v. 58, № 3, part II.
- Zelle M. R., A. Hollaender. 1955. Effect of Radiation on bacteria. В кн.: Radiation biology, v. 2. New York—Toronto—London.

ХАРАКТЕРИСТИКА ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ СЕЗОНОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В результате неравномерного поступления солнечной энергии на земную поверхность в течение года происходит смена сезонов, которая сопровождается двумя основными процессами — весенне-летним прогревом воздуха, суши и воды и осенне-зимним их охлаждением. Ввиду того, что вода прогревается и охлаждается медленнее, чем воздух и суша, при годовой характеристике элементов гидрологического режима неудобно пользоваться календарными сроками сезонов, кроме того, начало года — 1 января — в умеренных широтах Северного полушария приходится на середину зимы. Поэтому при выводе годовых характеристик гидрологического режима обычно пользуются так называемым гидрологическим годом. Это позволяет исследовать процессы в водоеме в их естественном развитии и по срокам, которые заметно отличаются от календарных.

Сезонная характеристика процессов в водоеме имеет существенное значение для анализа биологических явлений, протекающих в нем. Если метеорологические условия определяют ход сезонных гидрологических изменений в водных массах водохранилища, то последние в свою очередь обуславливают развитие биологических процессов в водоеме. Так, особенности гидрологической весны имеют большое значение для размножения и развития промысловых рыб и других организмов. В течение гидрологического лета происходит развитие основной массы беспозвоночных животных и растений. Этот сезон является самым богатым по животной и растительной жизни в водохранилище. Гидрологическая осень характеризуется резким обеднением жизни водоема, так как основная масса растительных и животных организмов, особенно планктонных, закончив годовой жизненный цикл, отмирает. В период гидрологической зимы у большинства организмов резко понижается жизнедеятельность, почти прекращается питание, рост, развитие, у рыб и беспозвоночных уменьшается активность.

Все это свидетельствует о том, что особенности гидрологических сезонов оказывают существенное влияние на развитие биологических процессов, и приводимые ниже краткие сведения о гидрологических сезонах помогут разобраться в сложном ходе биологических явлений, происходящих в водах Рыбинского водохранилища.

За начало гидрологического года некоторые исследователи принимают начало осеннего периода, когда происходит переход от более или менее устойчивого питания реки или водоема за счет подземных вод к питанию поверхностным стоком. По этому признаку начало гидрологического года для района Рыбинского водохранилища можно отнести примерно на вторую половину сентября — начало октября. Другие авторы определяют начало гидрологического года началом зимы, когда совершенно прекращается

поверхностный сток и осадки накапливаются в виде снега. Для района наших исследований это будет примерно первая половина ноября.

Естественно, что начало гидрологического года в обоих случаях в разные годы приходится на разные календарные даты и, как правило, не совпадает с началом отдельных месяцев, но для удобства обработки гидрологических материалов его условно принимают во все годы одинаковым и относят к первому числу того или иного месяца. Как и календарный, гидрологический год подразделяется на сезоны. Гидрологические сезоны существенно отличаются от календарных и климатических по фазам развития процессов и по продолжительности.

При выделении гидрологических сезонов отдельные авторы используют различные показатели. Так, при исследовании внутригодового распределения стока Г. В. Казанцев (1936), П. С. Кузин (1936), В. Д. Зайков (1938, 1944, 1946), Л. К. Давыдов (1953) использовали годовые гидрографы, анализируя их совместно с некоторыми гидрологическими и метеорологическими элементами. В отличие от них Л. Л. Россолимо (1929), И. В. Молчанов (1945, 1946), С. Г. Лепнева (1950), Б. Б. Богословский (1951, 1960) выделяли сезоны по направлению процессов теплообмена или по величине и изменению теплозапаса, а также по характеру вертикального расслоения температуры воды.

Ввиду особенностей Рыбинского водохранилища как водоема с искусственным регулированием притока и сброса, с нашей точки зрения, для выделения гидрологических сезонов в этом водоеме наиболее целесообразно использовать комплекс гидрологических показателей режима и прежде всего — уровня и температуры воды. Первый является показателем изменения объема водной массы, а второй определяет величину теплозапаса в нем. Следовательно, уровень и температура воды характеризуют развитие и сезонную изменчивость основных гидрологических процессов в водоеме, определяющихся прежде всего количеством солнечной энергии, поступившей на поверхность Земли. Поэтому выделение гидрологических сезонов для Рыбинского водохранилища нами проведено по графикам годового хода уровня и температуры воды на поверхности водоема, построенным соответственно по средним месячным (1948—1960 гг.) и средним декадным (1947—1958 гг.) величинам для всех водомерных постов водохранилища (рис. 1). При этом принимались во внимание не только абсолютные значения уровня и температуры, но и характер изменений их во времени. Все это позволило в первом приближении выделить гидрологические сезоны для района исследований и уточнить распределение их по месяцам года.

Анализируя годовое колебание уровня и температуры воды, нетрудно установить, что изменение величин обоих элементов в течение года весьма значительно. Наиболее легко на уровне и температурной кривых выделяется гидрологическая весна, за начало которой мы принимаем период устойчивого повышения уровня и температуры воды в водоеме. Наступление положительных температур воздуха во второй половине марта — начале апреля приводит к увеличению стока малых, а затем и крупных рек. В результате поступления талых вод притоков и берегового склона, имеющих более высокую температуру по сравнению с водой водохранилища, и усиления солнечной радиации температура воды в водоеме начинает постепенно повышаться. С увеличением приточности повышается и уровень водохранилища. Судя по ходу уровненых и температурных кривых, гидрологическая весна в районе Рыбинского водохранилища приходится на апрель — июнь, т. е. продолжается примерно три месяца.

Гидрологическое лето отличается от других сезонов более ровной уровненой кривой и наивысшим положением температурной кривой. Уровень

водохранилища в продолжение этого сезона, как правило, незначительно снижается, а температура воды, имея максимальные значения, может испытывать значительные колебания. Поэтому при выделении гидрологического лета следует обращать внимание не только на положение кривых, но и учитывать характер изменений уровня и температуры. Исходя из этих положений, можно считать, что гидрологическое лето длится около двух месяцев — июль и август.

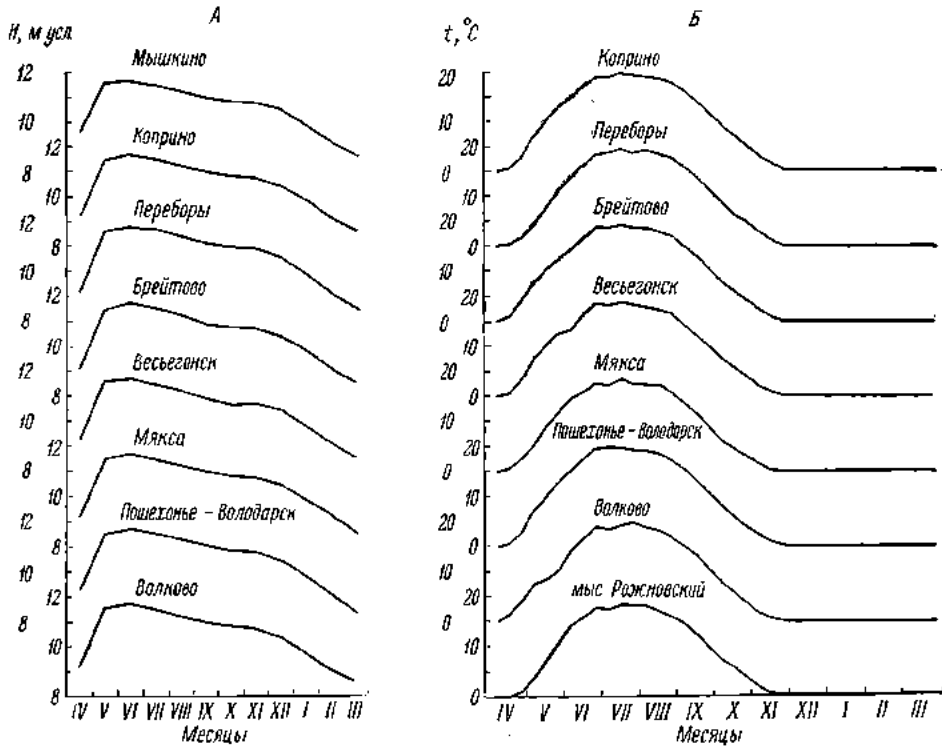


Рис. 1. Многолетние графики годового хода уровня (А) и температуры воды (В) Рыбинского водохранилища.

Гидрологическая осень характеризуется заметным понижением уровня водохранилища и быстрым охлаждением воды. Для данного сезона ход уровней и температурной кривых, как и весной, снова хорошо согласуется. Заканчивается гидрологическая осень выхолаживанием водной массы до низких температур, мало меняющихся во времени, и последующим ледоставом. Таким образом, гидрологическая осень охватывает два месяца — сентябрь и октябрь, а иногда захватывает и первую половину ноября.

Наиболее продолжительна в районе Рыбинского водохранилища гидрологическая зима, которая длится около пяти месяцев. Участок уровней и температурной кривой этого сезона указывает на резкое понижение уровня водохранилища в связи с зимней сработкой, а температурная кривая проходит около минимальных температур и практически представляет прямую линию.

Использованный нами прием позволяет лишь весьма приблизительно наметить границы гидрологических сезонов, но, несмотря на это, дает возможность сделать ряд выводов не только о сроках наступления и продолжительности их, но и о тех особенностях гидрологических процессов, которые происходят в том или ином сезоне.

Гидрологическая весна. Наступление положительных температур воздуха во второй половине марта, а в отдельные годы в начале апреля сопровождается снеготаянием в бассейне и на акватории водосема, увеличением притока талых вод и разрушением ледяного покрова водоема. Наиболее раннее вскрытие водохранилища наблюдается между 18 и 29 апреля, а наиболее позднее — от 28 апреля до 8 мая. Очищение водосема от льда происходит не одновременно: раньше лед разрушается у Вельегонска,¹ позже — у мыса Рожновского. Полное очищение водохранилища от льда обычно наблюдается в первой половине мая.

Характерной особенностью водоема в этом сезоне является увеличение объема воды за счет аккумуляции значительной части половодья, что и обуславливает интенсивное повышение уровня (рис. 1). Средний объем талых вод, поступающих в водохранилище, составляет 19.4 км³. Из них 6.4 км³ (33%) сбрасывается из Угличского водохранилища, 2.9 км³ (15%) поступает из Мологи, 2.0 км³ (10%) из Шексны и 8.1 км³ (42%) дают малые реки, склоновый сток и растаявший лед. Максимальный приток в водохранилище наблюдается в апреле и составляет в среднем около 10 км³. Но в отдельные годы наибольший объем притока смещается на май, так, в мае 1955 г. суммарная величина притока составила 21.1 км³ и превышала апрельский на 12.4 км³.

Сброс из водохранилища за тот же период составляет в среднем 7.5 км³, или 39% от объема половодья. За исключением многоводной весны 1955 г., когда сброс (19.4 км³) составил 53% от притока (36.6 км³), колебание сброса по годам незначительно и распределение его внутри сезона довольно равномерно.

Объем аккумулярованных водохранилищем талых вод составляет за сезон около 12 км³, т. е. примерно половину объема чаши водохранилища при нормальном подпорном горизонте (НПГ).

Весной на акваторию водоема выпадает около 0.58 км³ осадков. Больше половины их, 0.28 км³, выпадает в июне, причем в июне 1955 г. осадки составили 0.57 км³. Объем испарившейся воды близок к сезонной сумме осадков и составляет 0.64 км³.

Началу сезона предшествует годовой минимальный уровень водоема, который, по многолетним данным, примерно на 3.8 м ниже НПГ и наблюдается в первых числах апреля. Наиболее высокий и самый низкий уровни предполоводной сработки соответственно на 2.5 и 5.2 м ниже НПГ. Повышение уровня за сезон в зависимости от зимней сработки и объема половодья колебалось от 1.7 м в 1954 г. до 5.3 м в 1955 г. и составляло в среднем 3.6 м. Наиболее интенсивное наполнение водохранилища происходит в третьей декаде апреля или в начале мая, когда суточный прирост уровня достигает 20—30 см.

С наполнением водохранилища меняется его объем и площадь зеркала. При среднем уровне предвесенней сработки объем водохранилища составляет 11.6 км³, объем аккумуляруемой части половодья около 12 км³, следовательно, средний объем водохранилища к концу сезона равняется примерно 23.5—24 км³. В многоводные годы, при уровне выше НПГ, объем достигает 27.5 км³. Площадь зеркала водосема при среднем уровне зимней сработки составляет около 2800 км² (с колебанием от 2300 до 3380 км²), а при максимальном уровне наполнения — около 4800 км².

Весной с поступлением наводочных вод отчетливо прослеживается неоднородность водной толщи как по акватории водоема, так и по его глубине. Незначительная проточность отдельных участков водохранилища

¹ Расположение отдельных пунктов дано на рис. 3.

затрудняет перемешивание вод и способствует сохранению последними своих характеристик на этих участках в течение длительного времени. Различие вод отдельных участков водохранилища видно по ряду показателей, приведенных в табл. 1, где для двух лет с различным уровнем представлены некоторые гидрологические и гидрохимические характеристики отдельных районов водохранилища. Так, по цветности весной можно легко отличить шексинские и моложские воды от волжских и вод центральной части во-

Таблица 1

Некоторые характеристики воды по участкам Рыбинского водохранилища весной

	Волжский, ст. 2		Моложский, ст. 38		Шексинский, ст. 23		Центральная часть водохранилища			
	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно
9 V 1960. Уровень на 1.6 м ниже ННГ										
Температура воды, °С . . .	7.9	7.6	9.1	8.4	8.0	8.0	4.3	4.0	3.4	3.2
Электропроводность, · 10 ⁻⁶ обратных ом	109	109	88	89	92	93	241	244	272	270
Гидрокарбонаты, мг-экв./л	0.91	0.89	0.72	0.72	0.71	0.69	2.16	2.17	2.39	2.42
Жесткость, »	1.20	1.15	1.03	0.95	1.09	1.04	2.43	2.48	2.48	2.73
Кальций, »	0.89	0.84	0.76	0.72	0.76	0.86	1.77	1.86	1.97	1.94
Магний, »	0.31	0.31	0.27	0.23	0.33	0.18	0.66	0.62	0.51	0.79
Цветность, немецк. град. $\frac{Pt-Co}{l}$	45	38	65	60	70	70	25	23	30	40
12 V 1961. Уровень на 0.1 м выше ННГ										
Температура воды, °С . . .	8.6	8.4	9.2	7.1	6.6	2.2	2.6	2.5	2.2	2.3
Электропроводность, · 10 ⁻⁶ обратных ом	115	116	93	100	105	107	226	227	198	198
Гидрокарбонаты, мг-экв./л	1.00	0.95	0.68	0.75	0.65	0.72	1.95	2.03	1.55	1.70
Жесткость, »	1.76	1.34	1.52	1.33	1.29	1.76	2.60	2.55	2.57	2.25
Кальций, »	0.96	1.01	0.86	0.82	0.90	1.13	1.83	1.91	1.64	1.68
Магний, »	0.80	0.33	0.66	0.51	0.39	0.63	0.77	0.64	0.93	0.57
Цветность, немецк. град. $\frac{Pt-Co}{l}$	40	40	70	65	70	70	40	40	40	40

дохранилища. Шексинские и моложские воды в этом сезоне более темные и имеют цветность 60—70° и выше, тогда как цветность волжской воды обычно немного превышает 40°. Слабоокрашенными водами с цветностью ниже 40° заполнены центральная и юго-восточная части водохранилища. Как видно из табл. 1, цветность вод от водности сезона не меняется, но районы распространения их при разных объемах половодья могут быть различны.

Совершенно иная картина наблюдается в распределении электропроводности. Из табл. 1 видно, что в этом сезоне слабоминерализованными являются речные воды, а высокоминерализованными — воды центральной части водохранилища, особенно на востоке ее. Абсолютные значения электропроводности и горизонтальное распределение вод различной минерализации при разной водности сезона изменяются незначительно, а вертикальные градиенты ее встречаются весной лишь в слабопроточных зонах. Подобно электропроводности, распределяются по акватории водоема и другие гидрохимические показатели (табл. 1), что позволяет довольно точно установить районы распространения отдельных водных масс. Так, в течение гидрологической весны шексинские воды распространяются до

Ольхова, а при низком уровне водохранилища — до Мяксы и несколько южнее ее. Моложские воды отчетливо прослеживаются у Залужья, а в отдельные годы и у Брейтова. Значительно продвигаются в открытую часть водохранилища волжские воды, которые захватывают район Горькой Соли и распространяются к северу почти до Наволока.

Границы между водами Волги, Мологи, Шексны и водами центральной части водохранилища от года к году в зависимости от уровня сработки и объема половодья меняются незначительно и не выходят за пределы указанных выше районов (Ершова, 1965).

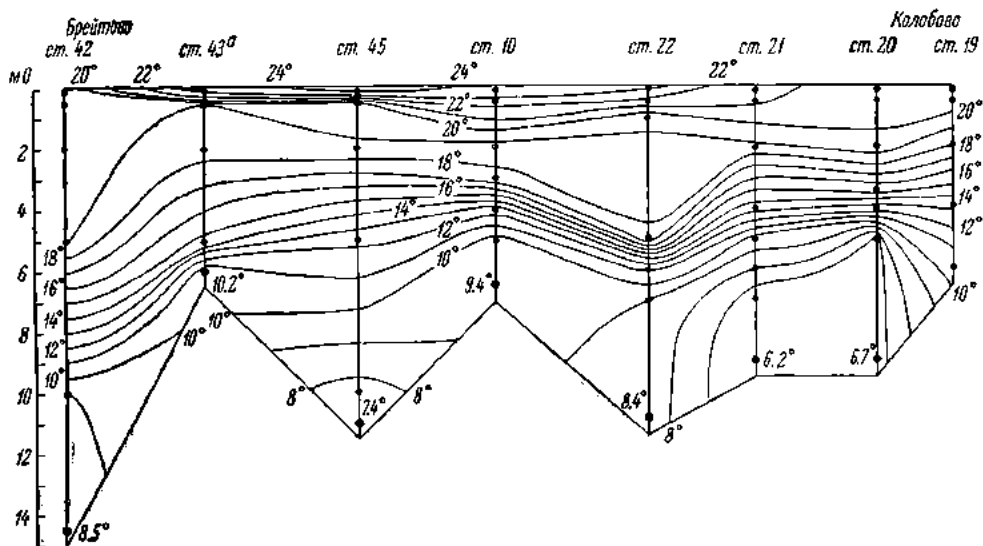


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры воды в глубоководной части водохранилища по разрезу Брейтово—Колобово 8 VI 1961.

Из-за одновременного вскрытия водохранилища прогрев его вод песной идет неравномерно. Так, в начале мая 1959 г. температура воды у кромки льда равнялась 1.3—1.7°, а на свободных от льда участках плёсов крупных и малых рек достигала 9—10°. Различная температура воды по акватории водоема сохраняется длительное время и после полного его очищения от льда. В это время наиболее теплые паводочные воды заполняют речные участки плёсов крупных и малых рек, где и наблюдается максимальная для этого периода температура воды. По мере продвижения речных потоков к центру водохранилища температура их быстро понижается. Вся центральная часть в это время занята холодными зимними водами, температура которых в несколько раз ниже температуры речных потоков. Здесь в местах таяния последнего льда наблюдается минимальная температура воды. При смешивании теплых паводочных и холодных зимних вод создаются зоны максимальных горизонтальных и вертикальных градиентов. Так, разность температур на поверхности и у дна в середине мая 1961 г. достигала 4.5°, максимальный вертикальный градиент составлял 1.1° на 1 м, а горизонтальный — около 1° на 1 км. В зависимости от условий года абсолютные значения температуры воды могут отличаться от приведенных, но отмеченные особенности в распределении ее по площади и глубине водоема сохраняются (табл. 1).

В процессе прогрева водоема обычно наблюдается температурное расслоение его водной толщи. В отдельных случаях стратификация ее весьма

значительна, но, как правило, непродолжительна. Для примера характер вертикального распределения температуры воды на поперечном разрезе водохранилища при максимальной стратификации в начале июня 1961 г. представлен на рис. 2. Ветровое перемешивание, нарушая стратификацию, способствует быстрому перераспределению тепла по глубине, и к концу сезона вся масса воды прогревается примерно до 15—20°.

При интенсивном прогреве быстро повышается теплозапас водохранилища. Так, если 9 V 1960 общий теплозапас водоема определялся в $101776 \cdot 10^{12}$, то к 3 IV 1960 он составлял уже $292729 \cdot 10^{12}$ кал., а к концу сезона теплозапас превышал эту цифру примерно в 1.5—2 раза.

Величина теплозапаса водоема в значительной мере определяется объемом его водной массы и в отдельные годы может колебаться в широких пределах. Так, 3 VI 1960 при уровне водохранилища на 1.3 м выше ННГ теплозапас равнялся $292729 \cdot 10^{12}$, а 8 VI 1961 при более низкой температуре воды, но уровне выше ННГ на 0.3 м он был равен $429653 \cdot 10^{12}$ кал. (Кондрацова, 1965).

На распределение температуры воды в водохранилище существенное влияние оказывают стоковые течения. Особенно отчетливо они прослеживаются в первой половине половодья при относительно низком уровне и больших расходах воды в реках. С наполнением водохранилища и уменьшением расхода рек проточность водоема уменьшается. О проточности водоема весной можно судить по коэффициентам водообмена, которые хотя и меньше зимних, но в первой половине сезона, как правило, выше летних (табл. 2).

Таблица 2

Коэффициенты водообмена Рыбинского водохранилища

	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III
1947/48 г.	0.20	0.12	0.08	0.09	0.10	0.10	0.12	0.13	0.15	0.17	0.21	0.21
1948/49 г.	0.11	0.08	0.09	0.09	0.10	0.10	0.11	0.11	0.09	0.12	0.14	0.10
1949/50 г.	0.07	0.10	0.10	0.09	0.10	0.09	0.12	0.11	0.16	0.22	0.18	0.15
1950/51 г.	0.09	0.09	0.12	0.12	0.10	0.10	0.14	0.12	0.16	0.19	0.23	0.17
1951/52 г.	0.09	0.10	0.11	0.09	0.09	0.09	0.14	0.19	0.27	0.25	0.26	0.19
1952/53 г.	0.11	0.10	0.11	0.11	0.10	0.14	0.11	0.11	0.18	0.19	0.22	0.24
1953/54 г.	0.13	0.10	0.08	0.09	0.11	0.15	0.30	0.19	0.19	0.22	0.24	0.19
1954/55 г.	0.12	0.11	0.12	0.12	0.14	0.16	0.19	0.16	0.29	0.27	0.20	0.19
1955/56 г.	0.21	0.37	0.30	0.16	0.12	0.15	0.18	0.21	0.28	0.21	0.22	0.08
1956/57 г.	0.11	0.07	0.09	0.09	0.10	0.11	0.12	0.13	0.18	0.23	0.20	0.18
1957/58 г.	0.16	0.21	0.11	0.14	0.13	0.15	0.13	0.16	0.19	0.22	0.28	0.42
1958/59 г.	0.31	0.13	0.14	0.14	0.13	0.13	0.12	0.12	0.17	0.20	0.23	0.23
1959/60 г.	0.12	0.09	0.10	0.11	0.11	0.12	0.12	0.12	0.15	0.19	0.25	0.27
1960/61 г.	0.12	0.07	0.10	0.12	0.12	0.08	0.13	0.13	0.08	0.12	0.14	0.19
1961 г.	0.11	0.11	0.11	0.10	0.12	0.12	0.14	0.13	0.18			
Среднее	0.14	0.12	0.12	0.11	0.11	0.13	0.14	0.14	0.18	0.20	0.21	0.20

Некоторое представление о характере стоковых течений в этом сезоне на примере р. Молога даст К. К. Эдельштейн (1961). Отдельные сведения о скоростях течения в водохранилище можно найти в работе А. Н. Кренке (1958). Таким образом, гидрологическая весна для Рыбинского водохранилища характеризуется значительным повышением уровня, а следовательно, увеличением объема и площади водоема, интенсивным прогревом его вод и температурным расслоением их. Несмотря на аккумуляцию зна-

чительной части половодья, полного смешения заводочных вод между собой и с водами центральной части водохранилища весной не наблюдается, и в течение большей части сезона в центре водохранилища сохраняются высокоминерализованные зимние воды.

Гидрологическое лето наступает в Рыбинском водохранилище в конце июня, когда заканчивается весенний прогрев его вод и температура их достигает величин, близких к максимальным для данного года. Другой характерной особенностью сезона является относительное постоянство уровня водохранилища, который обычно близок к максимальному. Абсолютная величина среднего многолетнего уровня за сезон на 0.5—0.7 м ниже ННГ, при крайних значениях на 2 м ниже и 0.3 м выше его. В соответствии с уровнем средняя площадь зеркала водоема составляет 4200—4300 км², а объем 22.4—23.2 км³. При наиболее высоком уровне площадь зеркала увеличивается до 4650 км², а объем до 26.4 км³. Минимальные значения площади и объема водохранилища для данного сезона соответственно 3600 км² и 17.3 км³.

Объем притока в водохранилище составляет за сезон около 3.5 км³ с колебаниями по годам от 1.9 до 5.4 км³. Волга и Шексна приносят в водохранилище примерно по 1.1 км³, что дает 62% притока. Около 1 км³, или 29%, дают малые реки и только 0.3 км³ — Молога. На акваторию водоема за сезон выпадает примерно 0.7 км³ осадков с колебаниями по годам от 0.3 до 1.1 км³, а объем испарившейся воды за это же время составляет около 1 км³ (от 0.8 до 1.2 км³).

Средний объем сброса из водохранилища через ГЭС составляет 4.8 км³, что превышает величину притока на 1.3 км³ и приводит к постепенному понижению уровня (Буторин, 1963а).

Уменьшение притока основных рек и ветровое перемешивание внутри водоема сглаживают различия между водами отдельных районов, однако и летом по некоторым показателям можно обнаружить воды разного происхождения. Так, цветность воды позволила М. А. Фортунатову (1959) дать для этого сезона схематическое распределение вод различной окрашенности и установить границы между ними. По осредненным данным М. А. Фортунатова, летом максимальная цветность воды выше 100° характерна лишь для моложежских вод, расположенных выше Харламовского. От Харламовского до Борка-заповедного цветности воды снижается до 80—100°. Такая же цветность отмечается в шекснинской воде вверх по течению от Мяксы. Воды шекснинского потока от Мяксы до Ягорбк и Моложежского южнее Борка-заповедного, так же как и воды вдоль северо-восточного и восточного берегов водохранилища, обычно менее окрашены, и цветность их колеблется от 60 до 80°. Наименее цветные воды наблюдаются в центральной части водохранилища и в воляжском потоке.

В годы с различной водностью абсолютные значения и распределение цветности по акватории водоема заметно отличаются от приведенных средних. Так, летом маловодного 1960 г. по всей акватории водоема цветность была ниже среднего, а темноокрашенные воды встречались лишь в верховьях Мологи и Шексны. В многоводном 1961 г. летом абсолютные значения цветности были примерно вдвое выше, чем в 1960 г., а темные воды по Мологе и Шексне проникали значительно южнее указанных границ.

С поступлением в водохранилище высокоминерализованных вод летней межени увеличивается электропроводность речных потоков. Одновременно с этим продолжается смещение вод половодья с зимними водами. Все это приводит к выравниванию электропроводности по акватории водоема. Абсолютные значения электропроводности воды по участкам водохранилища для двух лет с различным гидрологическим режимом водоема при-

Таблица 3

Некоторые характеристики воды по участкам Рыбинского водохранилища летом

	Волжский, ст. 2		Моложский, ст. 38		Шекснинский, ст. 23		Центральная часть водохранилища			
							ст. 10		ст. 34	
	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно
25 VII 1960. Уровень на 1.9 м ниже НПП										
Температура воды, °С . . .	24.0	19.9	23.5	22.8	23.2	23.0	23.7	22.9	23.4	21.4
Электропроводность, · 10 ⁻⁶ обратных ом	145	161	154	168	158	173	164	165	163	172
Гидрокарбонаты, мг-экв./л	1.34	1.40	1.45	1.53	1.46	1.46	1.42	1.49	1.41	1.43
Жесткость, »	1.82	1.80	2.01	2.15	2.26	2.24	2.49	1.96	2.48	2.02
Кальций, »	1.22	1.29	1.37	1.45	1.56	1.47	1.35	1.40	1.39	1.33
Магний, »	0.60	0.51	0.64	0.70	0.70	0.77	1.14	0.56	1.09	0.68
Цветность, немецк. град. <i>Pl-Co</i>	25	65	45	30	25	20	20	25	20	25
3 VIII 1961. Уровень — НПП										
Температура воды, °С . . .	21.4	19.7	20.9	19.8	21.0	21.0	21.4	20.0	21.5	19.8
Электропроводность, · 10 ⁻⁶ обратных ом	177	174	—	—	148	148	155	158	153	156
Гидрокарбонаты, мг-экв./л	1.67	1.63	1.37	1.59	1.87	1.41	1.45	1.42	1.43	1.44
Жесткость, »	1.92	1.94	1.96	2.02	1.82	1.82	1.67	1.75	1.77	1.23
Кальций, »	1.38	1.30	1.40	1.40	1.13	1.25	1.21	1.23	1.19	—
Магний, »	0.54	0.64	0.56	0.62	0.69	0.57	0.46	0.52	0.58	—
Цветность, немецк. град. <i>Pl-Co</i>	50	40	48	60	50	50	35	35	50	50

ведены в табл. 3. Из приведенных данных видно, что летом колебания электропроводности по акватории и глубине водоема невелики. Обычно у дна электропроводность несколько выше, и лишь в отдельных случаях наблюдается обратная картина. Различие в значении электропроводности на поверхности и у дна редко превышает $15 \cdot 10^{-6}$ ом⁻¹. К концу сезона минерализация вод речных потоков несколько увеличивается, но общее распределение ее в водоеме сохраняется.

В соответствии с электропроводностью воды распределяются и водоеме и другие гидрохимические показатели, приведенные в табл. 3. Относительно высокий уровень и незначительный водообмен в течение летнего сезона приводят к ослаблению всех стоковых течений водохранилища. Речные потоки в это время выражены очень слабо и выклиниваются значительно выше, чем весной. Отчетливо скорости течения прослеживаются лишь в верхних частях речных потоков, а в волжском потоке и южно-шекснинском участке водохранилища — вблизи ГЭС во время работы.

Стоковые течения в моложском потоке инструментально прослеживаются до Борка-заповедного, а по бывшему руслу Мологи в отдельных случаях — до Первомайских о-вов. В шекснинском потоке скорости течения у Череповца иногда достигают 0.25, в устье Суды — 0.14—0.22, а у Вицелова — 0.05 м/сек. (Кренке, 1958).

Центральная часть водоема находится под воздействием ветровых и компенсационных течений. Водная масса ее в результате этого обладает значительной подвижностью, особенно в поверхностном слое. Даже при слабых и неустойчивых ветрах скорость перемещения поверхностных вод достигает 0.06, а в некоторых случаях — 0.14 м/сек. (Эдельштейн, 1963).

Частое и интенсивное ветровое перемешивание вод способствуют быстрому распространению тепла в придонные слои. В результате этого уже в начале лета температуры поверхностного и придонного слоев близки друг к другу. Если температура верхнего двухметрового слоя воды в летний период колеблется около $20-23^{\circ}$, то в придонных горизонтах она изменяется в пределах $18-22^{\circ}$. Максимальные значения температур отмечаются в речных участках близ мелководий и на мелководьях междуречья. Несколько ниже температура воды по руслу затопленных рек. Время наступления максимальных температур воды в водоеме колеблется от конца июня до первой половины августа, а значения их на поверхности — от 21 до 27° .

В соответствии с равномерным прогревом водной толщи величина теплозапаса придонных слоев мало отличается от поверхностных. Так, 3 VIII 1961 теплозапасы верхнего двухметрового и придонного слоя от пятиметровой изобаты и глубже при близких значениях их объемов были почти одинаковыми и составили соответственно $172931 \cdot 10^{12}$ и $175200 \cdot 10^{12}$ кал. (Кондрацова, 1965).

Таким образом, гидрологическое лето характеризуется максимальным прогревом водной толщи и относительно постоянным положением уровня водохранилища, общим понижением минерализации вод центральной части водоема и постепенным увеличением ее на речных участках.

Гидрологическая осень в водоеме наступает с установлением постоянного отрицательного теплового потока из водоема в атмосферу и с началом интенсивного охлаждения его водной толщи. Увеличение расходов Рыбинской ГЭС и превышение сброса из водохранилища над притоком в него в среднем на 1.3 км^3 , а в отдельные годы до 3.3 км^3 , способствуют проникновению речных вод в центральную часть водоема и вызывают систематическое понижение уровня воды.

За сезон на акваторию водохранилища выпадает в среднем 0.4 км^3 осадков, а средний объем испарившейся воды составляет около 0.5 км^3 . Следует, однако, отметить, что в отдельные годы обильные осенние осадки в бассейне водоема обуславливали превышение притока над сбросом, что вызывало осенний подъем уровня. Такое явление с 1947 по 1960 г. наблюдалось в пяти случаях, причем максимальная величина осеннего повышения уровня равнялась 0.8 м (Буторин, 1963а).

Средняя величина площади водохранилища в сезоне составляет 4050 км^2 , а объем 21.1 км^3 . При максимальном уровне сезона площадь увеличивалась на 400 км^2 , а объем на 3.1 км^3 . С началом осенней сработки водохранилища возрастает его водообмен и значения коэффициентов водообмена приближаются к весенним (табл. 2). При среднем многолетнем коэффициенте водообмена для октября 0.14 в сезоны с большим осенним паводком он может увеличиваться более чем вдвое.

Несмотря на увеличение водообмена и интенсивное ветровое перемешивание, в этом сезоне по ряду показателей речные воды заметно отличаются от вод центральной части водохранилища и различаются между собой. Одним из таких показателей является их цветность. По осредненным данным М. А. Фортунатова (1959), осенью воды с наибольшей цветностью проследиваются в Моложском потоке до выхода на траверз Центрального мыса, в шекснинском — до Мяксы и заполняют предустьевые участки рр. Ухры и Согожи. Наименее цветные воды несет волжский поток. Воды центральной части водохранилища имеют промежуточную цветность между более окрашенными водами Мологи и Шексны и менее окрашенными водами волжского потока. При среднем и небольшом притоке в водохранилище распределение цветности по его акватории более равномерное. В та-

кие годы, особенно после продолжительных штормовых ветров, цветность вод отдельных участков водохранилища выравнивается (табл. 4). Как

Таблица 4

Некоторые характеристики воды по участкам Рыбинского водохранилища осенью

	Волжский, ст. 2		Моложский, ст. 38		Шекснинский, ст. 23		Центральная часть водохранилища			
	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	ст. 10		ст. 34	
	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно
4 X 1960. Уровень на 2.2 м ниже ННГ										
Температура, °С	10.1	9.9	8.6	8.6	8.5	8.4	9.5	9.3	9.4	9.4
Электропроводность, · 10 ⁻⁶ обратных ом	237	233	160	161	178	177	159	159	161	160
Гидрокарбонаты, мг-экв./л	2.41	2.63	1.45	1.40	1.43	1.41	1.30	1.42	1.30	1.30
Жесткость, »	2.52	2.63	2.24	2.50	2.20	2.36	2.04	1.88	1.89	1.98
Кальций, »	1.99	2.18	1.60	1.39	1.50	1.44	1.38	1.27	1.15	
Магний, »	0.53	0.45	0.64	1.11	0.70	0.92	0.66	0.61	0.74	
Цветность, немецк. град. Pt-Co	35	35	25	30	25	30	30	30	30	35
10 X 1961. Уровень на 0.5 м ниже ННГ										
Температура воды, °С	10.2	9.9	9.4	9.5	9.9	9.9	10.0	9.9	9.9	9.8
Электропроводность, · 10 ⁻⁶ обратных ом	192	193	167	168	144	144	165	165	146	147
Гидрокарбонаты, мг-экв./л	1.51	1.51	1.42	1.33	1.10	1.03	1.25	1.25	1.01	0.85
Жесткость, »	1.82	2.04	1.90	1.90	1.94	1.82	1.77	1.72	1.62	1.64
Кальций, »	1.37	1.23	1.32	1.36	1.12	1.17	1.04	1.27	1.02	1.13
Магний, »	0.45	0.81	0.58	0.44	0.82	0.65	0.73	0.45	0.60	0.51
Цветность, немецк. град. Pt-Co	30	30	40	50	40	60	40	50	40	40

в маловодный 1960 г., так и в многоводный 1961 г. различия в цветности воды по акватории на поверхности не превышали 10°, а на глубине 20°. В годы с обильными осенними осадками цветность речных вод и распределение ее по акватории может существенно меняться.

Подобно цветности изменяется и минерализация воды. Увеличение минерализации речных вод, начавшееся в конце лета, продолжается в течение всей осени, но для разных рек оно проходит с различной интенсивностью. Обычно раньше и быстрее повышается электропроводность в водах волжского потока и рр. Молога и Ухры. Абсолютные значения электропроводности для этого сезона на различных участках водохранилища представлены в табл. 4, из которой видно, что в маловодный год минерализация вод волжского и шекснинского потоков несколько выше, чем в многоводный. На остальных участках водохранилища заметных различий в минерализации вод в эти годы не наблюдалось. К концу осени более минерализованные речные воды достигают центральной части водоема и значительно повышают электропроводность окружающих вод.

Понижение температуры воды в течение сезона идет довольно равномерно во всей толще воды. В среднем падение температуры воды на поверхности составляет за сутки 0.2°, достигая в отдельных случаях 0.5° (Рутковский, 1963). За два осенних месяца температура воды водохранилища снижается в среднем от 16—17° до 3—5°, т. е. примерно на 12—13°. Горизонтальное распределение температуры в начале сезона характеризуется гомотермией почти по всему водоему, но уже в это время намечается

поскорее понижение ее к речным участкам Шексны, Мологи и малых рек. К концу осени в результате выхолаживания мелководий возникают горизонтальные градиенты температуры. Температура воды центральной части водохранилища и волжского потока на $1-2.5^{\circ}$ выше, чем на остальных участках водоема, и ледостав здесь наступает позднее (Буторин, 1963б).

Таким образом, характерной особенностью гидрологической осени является интенсивное охлаждение водной толщи водохранилища, понижение его уровня и относительно равномерное распределение гидрологических и гидрохимических характеристик по акватории и глубине водоема.

Гидрологическая зима. Устойчивый переход температуры воздуха через 0° к отрицательным значениям над акваторией Рыбинского водохранилища наблюдается во второй половине октября или в начале ноября. После этого прекращается поверхностный сток, начинается накопление осадков в виде снега и водохранилище покрывается льдом. Наиболее ранние сроки ледостава относятся к концу октября, а наиболее поздние — к первой декаде декабря. Средней датой ледостава можно считать середину ноября. Зимой толщина льда на участках с устойчивым ледяным покровом различна: наименьшая — в районах стоковых течений, наибольшая — в центральной части водоема. Неодинакова и высота снежного покрова на льду водохранилища: за период с 1947 по 1955 г. средняя из максимальных значений высота слоя снега колебалась от 13 до 45 см. По данным В. И. Рутковского и Т. Н. Курдиной (1959), за зиму на акваторию водоема с учетом ее изменения выпадает в среднем 0.46 км^3 осадков.

Существенной особенностью гидрологической зимы является повышенный водообмен в водоеме, так как начало сезона совпадает с началом интенсивной сработки водохранилища. Коэффициенты водообмена зимой почти в два раза выше, чем летом (табл. 2). Средний приток воды в водохранилище за сезон составляет 7.6 км^3 . Из них 3.5 км^3 , или 46%, поступает из Угличского водохранилища, 0.67 км^3 , или 8.8%, из Мологи и 1.3 км^3 , 17.1%, из Шексны. Остальные 28.1% притока дают малые реки. Максимальный приток наблюдается в начале сезона, минимальный — в конце.

Сброс воды Рыбинской ГЭС за сезон составляет 14.6 км^3 , или 192% к притоку. Такое несоответствие приходной и расходной составляющих водного баланса приводит к значительному уменьшению объема и площади зеркала водоема.

Изменения в объеме водной массы определяют и колебания уровня в этот период. Средний уровень водохранилища в начале сезона обычно колеблется около отметки на 1.3 м ниже НПГ, при крайних значениях на НПГ — на 2.6 м ниже. В зависимости от водности года и режима работы ГЭС в начале зимы может быть как повышение, так и понижение уровня. Наибольший подъем уровня в период ледостава, равный 0.9 м, отмечался в ноябре 1952 г. Общее понижение уровня водохранилища за сезон в среднем составляет 2.5 м с колебаниями по годам от 0.9 до 3.8 м. Особенно резко снижается уровень от января к февралю, примерно на 0.7 м.

Значительные колебания уровня водохранилища приводят к аналогичным изменениям площади зеркала водоема, которая в отдельные годы уменьшается за зиму на 2330 км^2 . Средняя величина осушаемой за это время площади составляет около 1050 км^2 (дана *штриховкой* на рис. 3).

Несмотря на заметное увеличение водообмена, в период гидрологической зимы отчетливо проявляется неоднородность водной массы по акватории и глубине водоема. Это прежде всего прослеживается по распределению цветности в водоеме. По данным М. А. Фортунатова (1959), в середине зимы наименьшую цветность ($40-60^{\circ}$) имеют волжские воды, занимающие

всю южную и юго-восточную части водохранилища. Под влиянием молжских и шекснинских вод цветность в центральной части водохранилища повышается до $60-80^{\circ}$, а вверх по Мологе и Шексне — до $80-100^{\circ}$, и лишь в молжском потоке выше Борка-заповедного она достигает 150° . В зависимости от гидрометеорологических особенностей года цветность

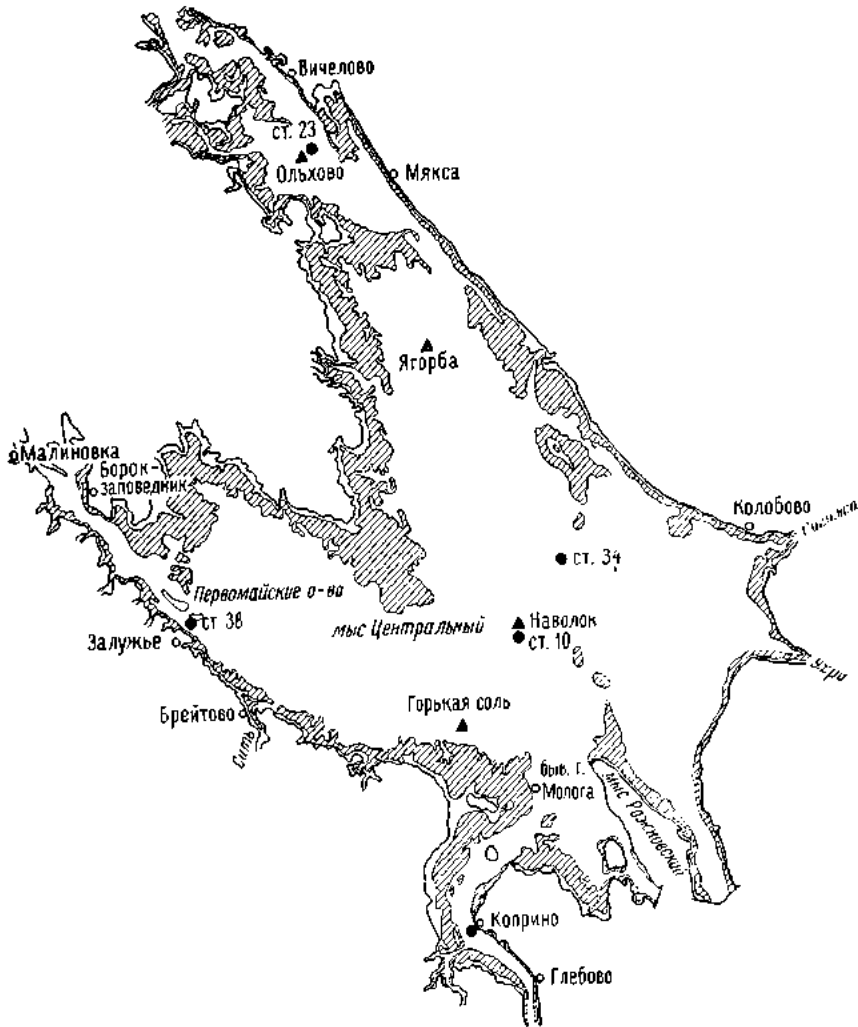


Рис. 3. Рыбинское водохранилище при НПГ и осушаемая на зиму площадь водоема. Заштрихована осушенная зона по среднему уровню на начало и конец зимы.

воды отклоняется от средних значений: так, в суровую зиму 1955/56 г. большая часть водохранилища была заполнена слабоокрашенными водами с цветностью $40-50^{\circ}$, и наоборот, зимой 1953/54 г. цветность вод волжского потока и центральной части водохранилища превышала средние показатели и достигала в центре водоема и в Персборском заливе 100° . Значительно ниже средних значений отмечена цветность воды в зимы 1960/61 и 1961/62 гг. (табл. 5). В эти сезоны абсолютные значения цветно-

Таблица 5

Некоторые характеристики воды по участкам Рыбницкого водохранилища зимой

	Воляжский, ст. 2		Моложский, ст. 38		Шекснин- ский, ст. 24		Центральная часть водохранилища			
	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	поверх- ность	дно	ст. 10		ст. 34	
							поверх- ность	дно	поверх- ность	дно
17—24 III 1961. Уровень на 2.4 м ниже НПГ										
Температура, °С	0.0	0.4	0.0	4.2	0.0	1.4	0.0	1.1	0.0	2.9
Электропроводность, · 10 ⁻⁶ обратных ом	270	270	247	300	288	308	202	217	164	184
Гидрокарбонаты, мг-экв./л	2.25	2.30	1.32	2.70	2.09	2.14	1.85	1.82	1.02	1.48
Жесткость, »	2.90	2.74	2.82	3.59	3.35	3.97	2.49	2.40	2.01	2.34
Кальций, »	2.32	2.16	2.22	2.35	2.46	2.46	1.89	1.91	1.41	2.12
Магний, »	0.58	0.58	0.60	1.24	0.89	1.51	0.60	0.49	0.60	0.22
Цветность, немецк. град. <i>Pl-Co</i>	50	50	60	40	50	50	30	40	30	25
28 III—6 IV 1962. Уровень на 3.7 м ниже НПГ										
Температура, °С	0.0	0.2	0.0	0.3	—	—	0.0	1.2	0.0	1.7
Электропроводность, · 10 ⁻⁶ обратных ом	344	364	289	291	—	—	144	149	175	185
Гидрокарбонаты, мг-экв./л	3.06	3.03	2.65	2.82	—	—	1.15	1.21	1.44	1.53
Жесткость, »	4.20	3.85	3.81	3.50	—	—	1.71	1.86	2.06	2.15
Кальций, »	2.66	2.49	2.29	2.37	—	—	1.12	1.26	1.47	1.47
Магний, »	1.54	1.36	1.52	1.13	—	—	0.59	0.60	0.59	0.68
Цветность, немецк. град. <i>Pl-Co</i>	20	25	50	50	—	—	35	35	55	55

сти вод речных потоков и центральной части водоема не превышали 50—60°.

Еще более четко неоднородность водной толщи зимой прослеживается по электропроводности. Величина электропроводности и распределение ее по акватории не только является показателем происхождения водной массы, но и указывает на пути ее перемещения в пределах водохранилища. Как уже отмечалось, распределение электропроводности в водоеме к началу зимы довольно однородно. На начало ноября 1960 г. электропроводность воды открытой части водохранилища составила $150—165 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ и лишь в речных потоках повышалась до $180 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ у Ольхова и $270 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ у Глебова и Малиновки. В течение сезона по мере поступления в водоем речных и грунтовых вод электропроводность водной толщи непрерывно повышается, и к концу декабря наблюдается расслоение водной толщи по электропроводности. Максимальные величины ее сохраняются в речных водах, а минимальные — в воде центральной части водоема.

К середине февраля 1961 г. при незначительном повышении электропроводности в поверхностных слоях центральной части водоема в придонных она увеличилась до $200—240 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$, а в моложской воде — даже до 290 и местами до $350 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$. Еще интенсивнее увеличилась минерализация в шекснинском потоке. Здесь на поверхности электропроводность достигала $280 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$, а у дна $310 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$. Такая же картина наблюдалась и в приустьевых участках малых рек, например, в устье Ухры электропроводность составляла $255 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ на поверхности и $305 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ у дна.

Максимальной минерализации достигают воды к концу гидрологической зимы. Особенно заметно увеличение ее в воляжском, моложском и

шексинском потоках. Так, 17—24 III 1961 волжская вода в районе Коприна имела электропроводность $270 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$, шексинская у Мяксы $220 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ на поверхности и $330 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ у дна. В моложской воде у Брейтова электропроводность в поверхностном и придонном слоях составляла $200 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ и $370 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$. Разность в значениях электропроводности по вертикали на этой станции была максимальной для всего сезона. В зависимости от условий года величина электропроводности может быть иной, но характер ее распределения и изменения в течение сезона сохраняется, что подтверждают данные табл. 5.

Таким образом, электропроводность водохранилища в течение гидрологической зимы испытывает существенные изменения. Под влиянием

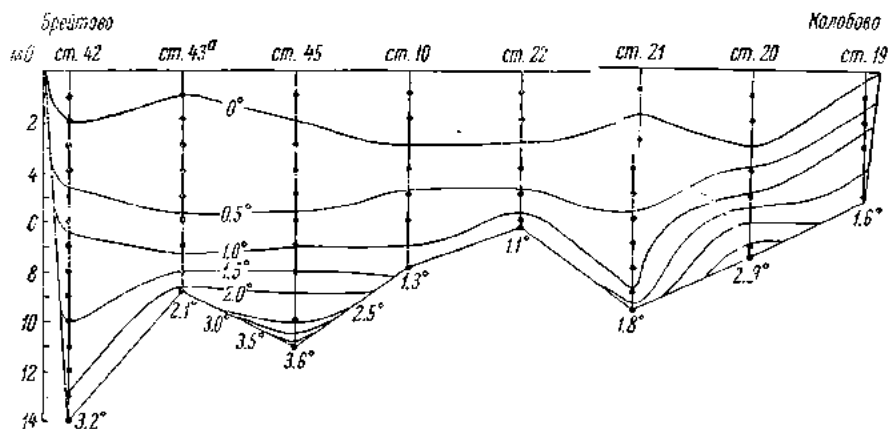


Рис. 4. Вертикальное распределение температуры воды в глубоководной части водохранилища по разрезу Брейтово—Колобово 25—29 XII 1961.

речного стока, который в этот период формируется за счет грунтового питания, минерализация воды в течение зимы непрерывно повышается и к концу сезона достигает максимальной величины. В соответствии с электропроводностью изменяется в течение сезона и содержание в воде гидрокарбонатов, жесткость, а также содержание кальция и магния (табл. 5).

Наблюдения над течениями в зимний период показали, что в данном сезоне проследживается относительно высокая проточность водоема (Кренке, 1958; Буторин и Литвинов, 1963), которая обуславливает наиболее интенсивный в течение года водообмен (табл. 2).

Проточность водохранилища оказывает существенное влияние на температуру воды и ее распределение по акватории водоема. Наиболее низкая температура наблюдается в речных потоках Волги, Мологи и Шексны, где она в течение всей зимы ниже 1° . С выходом потоков в расширенные части плёсов и уменьшением скорости течения температура воды заметно повышается. Так, в шексинском потоке уже в районе Вичелова и Ягорбы температура воды, как правило, выше 1° . В центральной части водоема температура весьма неоднородна и сильно колеблется по годам. Наиболее холодной была зима 1957 г., когда в придонном слое температура практически не превышала 1° . Высокие придонные температуры в малопроточных зонах (до $4,9^\circ$) зарегистрированы зимой 1959 г. В течение зимы температура воды на проточных участках систематически понижается, а на слабопроточных — повышается. Так, с февраля по март 1959 г. у бывшего города Мологи температура придонного слоя понизилась от $0,7$ до 0° , а в моложском потоке у Первомайских о-вов — с $0,7$ до $0,3^\circ$. За то же

время у Центрального меча она повысилась с 0.6 до 2.0°, а на бывшем русле Яны — с 3.7 до 4.9°.

Характер вертикального распределения температуры воды в центральной части водоема по профилю Брейтово—Колобово 25—29 XII 1961 представлен на рис. 4.

Таким образом, гидрологическая зима для Рыбинского водохранилища характеризуется систематическим уменьшением объема водной массы и понижением уровня, усилением стоковых течений, низкими температурами воды, высокой минерализацией и высокой водных масс. В зимний период отчетливо прослеживаются различия между водами разного происхождения и района их распространения. Характерными особенностями сезона являются постепенное повышение минерализации вод водоема с заметным расслоением их и увеличение теплозапаса к концу зимы.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

Анализ годового хода уровня и температуры воды позволил определить для Рыбинского водохранилища примерные сроки гидрологических сезонов, а исследование отдельных элементов гидрологического режима и некоторых гидрохимических показателей дало возможность выявить особенности гидрологических условий сезонов. Оказалось, что основные водные потоки, за счет которых идут наполнение и сработка водохранилища, в разные сезоны играют различную роль в формировании водных масс водоема. Этим обстоятельством в значительной степени объясняются особенности гидрологических и гидрохимических условий сезонов, которые в основном сводятся к следующему.

1. Гидрологическая весна характеризуется увеличением объема и повышением уровня водохранилища, интенсивным прогревом его вод, максимальными различиями в температуре по акватории и глубине, а также большой неоднородностью гидрохимических свойств вод отдельных участков водохранилища.

2. Гидрологическое лето — время относительно постоянного уровня, максимального прогрева вод и выравнивания температуры и электропроводности по акватории и глубине водоема.

3. Для гидрологической осени характерно понижение уровня и интенсивное выхолаживание водоема при относительно равномерном распределении гидрологических и гидрохимических характеристик в его водной толще.

4. Гидрологическая зима характеризуется значительным уменьшением объема и понижением уровня водохранилища, усилением водообмена в нем, высокой минерализацией и низкой температурой воды.

ЛИТЕРАТУРА

- Богословский В. В. 1951. О термическом режиме Глубокого озера в безледный период. *Вопр. геогр.*, сб. 26.
- Богословский В. В. 1960. *Озероведение*. Изд. МГУ.
- Буторин Н. В. 1963а. Уровень Рыбинского водохранилища и его колебания (1948—1960 гг.). *Тр. Инст. биол. водохр.*, вып. 5 (8).
- Буторин Н. В. 1963б. Температура воды Рыбинского водохранилища в период замерзания. В сб.: *Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ*, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Буторин Н. В. и А. С. Литвинов. 1963. О течениях Рыбинского водохранилища. *Тр. инст. биол. водохр.*, вып. 6 (9).
- Давыдов Л. К. 1953. *Гидрография СССР*, ч. 1. Метеоиздат, Л.
- Ершова М. Г. 1965. Распределение вод Рыбинского водохранилища в весенний период. В сб.: *Динамика водных масс водохранилищ в связи с распределением организмов*, изд. «Наука», М.—Л.

- Зайков Б. Д. 1938. Изменчивость годового стока рек СССР. Сб. ГГИ, № 1, М.—Л.
- Зайков Б. Д. 1944. Внутригодовое распределение речного стока на территории Европы. Гидрометеопздат, М.
- Зайков Б. Д. 1946. Средний сток и его распределение в году на территории СССР. Тр. НИУ ГУГМС СССР, сер. IV, вып. 24. Гидрометеопздат, Л.—М.
- Казанцев Г. В. 1936. Сезонные колебания стока на юге европейской части СССР. В сб.: Исследование рек СССР, вып. VIII, Л.
- Кондратова О. Ф. 1965. Теплозапас Рыбинского водохранилища и его сезонные изменения. В сб.: Динамика водных масс водохранилищ в связи с распределением организмов, изд. «Наука», М.—Л.
- Крепке А. Н. 1958. Материалы по течениям Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 3.
- Кузин П. С. 1936. Зависимость годового стока р. Волга у Ярославля от метеорологических факторов. В сб.: Исследование рек СССР, вып. VIII, Л.
- Лепнева С. Г. 1950. Жизнь в озерах. В сб.: Жизнь пресных вод СССР, т. III, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Молчанов И. В. 1945. Ладожское озеро. Гидрометеопздат, Л.—М.
- Молчанов И. В. 1946. Онежское озеро. Гидрометеопздат, Л.—М.
- Россолимо Л. Л. 1929. Термика Косинских озер. Тр. Косинск. биол. ст., вып. 10.
- Рутковский В. И. 1963. Температурный режим Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр., вып. 5 (8).
- Рутковский В. И. и Т. Н. Курдина. 1959. Водный баланс Рыбинского водохранилища за период с 1947 по 1955 г. Тр. Инст. биол. водохр., вып. 1 (4).
- Фортунатов М. А. 1959. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима. Тр. Инст. биол. водохр., вып. 2 (5).
- Эдельштейн К. К. 1961. О влиянии уровня Рыбинского водохранилища на стоковые течения Моложского плёса. Бюлл. Инст. биол. водохр., № 11.
- Эдельштейн К. К. 1963. О слое температурного скачка и его динамике в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр., вып. 6 (9).

**I. Итоги работы Института биологии внутренних вод АН СССР
за период с 1952 по 1964 г.**

<i>Б. С. Кузин, И. Д. Чанцани</i> — организатор и руководитель Института биологии внутренних вод АН СССР	5
<i>А. Г. Поддубный и Л. К. Ильина</i> . Основные результаты ихтиологических исследований на водохранилищах Верхней и Средней Волги	19
<i>Н. В. Бодрова и Б. В. Краюхин</i> . Основные итоги изучения физиологии рыб	39
<i>Ф. Д. Мордухе и-Болтовской</i> . Итоги работ по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных	48
<i>К. А. Гусева и В. А. Энзерцев</i> . Итоги изучения фитопланктона и высшей водной растительности водных водохранилищ	78
<i>С. И. Кузнецов</i> . Итоги изучения микробиологических процессов в водоемах и роли микроорганизмов в трофических связях	96
<i>Н. В. Буторин</i> . Итоги изучения гидрологического режима волжских водохранилищ	104
<i>Н. Д. Евсеева</i> . Работы, выполненные на материалах исследований, проведенных Институтутом биологии внутренних вод АН СССР за период с 1952 по 1964 г. (Библиографический указатель)	115

II. Специальные статьи

<i>Н. В. Бодрова</i> . Рецепторы химического чувства рыб	148
<i>Б. А. Вайнштейн</i> . Строение личинок водяных клещей (Hydrachnellae)	163
<i>Т. А. Поддубная</i> . Питание <i>Chaetogaster diaphanus</i> Grun. (Naididae, Oligochaeta) в Рыбинском водохранилище	178
<i>Е. А. Цихон-Луканина</i> . Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков.	191
<i>С. И. Кузнецов</i> . Основные пути применения радиоактивных и стабильных изотопов при изучении круговорота веществ в водоемах	210
<i>В. И. Романенко</i> . Сравнительная характеристика микробиологических процессов в водохранилищах различных типов	233
<i>С. М. Драчев</i> . Состояние и перспективы развития химического анализа воды	247
<i>М. М. Камшилов</i> . Влияние ультрафиолетового света на бесцветных жгутиконосцев	255
<i>Н. В. Буторин и Т. Н. Курдина</i> . Характеристика гидрологических сезонов Рыбинского водохранилища	300

Труды Института биологии внутренних вод АН СССР до выпуска 5(8) не имели тематического названия. Начиная с вып. 6(9) они выходят в виде тематических сборников:

Вып. 6(9) — «Биологические аспекты изучения водохранилищ» (1963).

Вып. 7(10) — два сборника: «Биология дрейссены и борьба с ней» (1964) и «Динамика водных масс водохранилищ (в связи с распределением организмов)» (1965).

Вып. 8(11) — «Экология и биология пресноводных беспозвоночных» (1965).

Настоящий сборник является выпуском 9(12) Трудов Института.

Редколлегия.

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ
ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ**

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Л. Ф. Пухильская*
Технический редактор *Л. А. Любимова*
Корректоры *И. М. Бова, Ш. А. Иванова,*
Г. А. Мирошниценко

Сдано в набор 21/V 1965 г. Подписано к печати
17/VII 1965 г. М-29826, РИСО АН СССР № 1—
15Р. Формат бумаги $70 \times 108 \frac{1}{16}$. Бум. л. 10.
Печ. л. 20 = 27,4 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 28,51.
Над. № 2687. Тираж 1600. ТП 1965 г. № 329.
Тип. зак. 277 Цена 2 р. 19 к.

Ленинградское отделение изд. «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская зяв., д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12