

ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО



Сборник содержит результаты исследований озера Глубокого: зоопланктона, наблюдений за показателями состояния крови рыб и др. Публикуются данные о фауне и питании рыб, взаимоотношениях водных растений и их населения, приведено описание методов и результатов изучения остатков ветвистоусых ракообразных в донных отложениях.

Сборник представляет интерес для гидробиологов, экологов, зоологов, физиологов рыб, лимнологов, специалистов по истории озер и для специалистов в области оценки и сохранения природной среды человека.

Ответственный редактор

доктор биол. наук
Г.Д. ПОЛЯКОВ

ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО

*Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии
и экологии животных им. А.Н. Северцова Академии наук СССР*

Редактор издательства *А.М. Гидалевич*. Художник *Н.А. Якубовская*
Художественный редактор *Н.Н. Власик*. Технический редактор *Н.А. Посканная*

ИБ № 7505

Подписано к печати 31.07.78. Т — 13013. Усл.печ.л. 11,0. Уч.-изд.л. 12,7
Формат 60 x 90 1/16. Бумага офсетная № 1. Тираж 700 экз. Тип. зак.337.Цена 1р. 90к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94^а
Орденя Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

ЗАДАЧИ ИЗУЧЕНИЯ СООБЩЕСТВ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

Н.Н. СМЕРНОВ, Л.И. СМЕРНОВА

Основанная в 1891 г. гидробиологическая станция на Глубоком озере стала первой отечественной озерной станцией. Она способствовала изучению фауны и флоры озера Глубокого и других водоемов, а также общему развитию отечественной гидробиологии. За длительный период существования станции изучены многие виды и сообщества организмов, обитающих в озере. Работы были начаты с изучения планктона озера Глубокого, с участием первого заведующего биостанцией С.А. Зернова, а затем Н.В. Воронкова (1891–1913 гг.). Обрастания изучались еще С.А. Зерновым, а затем с 1923 г. С.Н. Дуплаковым и Г.С. Карзинкиным. С 1925 г. также развернуто изучение микробиологических и гидрохимических процессов (С.И. Кузнецов). Изучение бентоса начато лишь в 1933 г. Е.В. Боруцким. Питание рыб изучалось в 30-е годы Г.С. Карзинкиным, преимущественно в физиологическом аспекте. Литоральная фауна изучалась с начала века, но от случая к случаю, и до сих пор оставалась наименее изученной.

Морфометрия, гидрология, грунты исследовались с 1906–1913 гг. С 1900 г. проводились исследования по эмбриологии пресноводных животных. А.П. Щербаков до 1969 г. изучал планктон, микробентос и химизм оз. Глубокого, а также обобщил все данные в книге "Озеро Глубокое" (1967).

К настоящему времени накоплен значительный объем данных по гидробиологии и гидрологии озера, отражающий исторический ход развития этих дисциплин.

В настоящее время биостанция "озеро Глубокое" входит в состав Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР (ИЭМЭЖ). С 1972 г. исследовательские работы на биостанции продолжены силами группы ИЭМЭЖ "Экология сообществ пресноводных животных". В целом на биостанции ежегодно работает до двадцати научных сотрудников и студентов.

Биостанция с 1972 г. комплектуется собственным научным оборудованием для проведения полевых работ, микроскопирования и другой обработки материала. Значительно пополнена библиотека.

В окружении и сообществах озера произошли некоторые изменения, вызванные главным образом устройством мелиоративных каналов. Значительно увеличилась посещаемость озера Глубокого туристами и рыбаками-любителями. Рыбаки для наживки или стремясь "улучшить"

рыбное стадо приносят и выпускают в озеро тысячи карасей и других рыб. В примыкающем к озеру лесу образовались многочисленные поляны, выжженные и замусоренные согнями туристов. Со всех окружающих озеро берез до высоты человеческого роста ободрана береста для разжигания костров.

Гидробиологическая станция "озеро Глубокое" была учреждена для изучения водных организмов и их практического значения. Однако в течение всего длительного существования первой отечественной озерной станции гидробиологические работы часто вытеснялись другими биологическими исследованиями, иногда не связанными с водными организмами, или совсем прекращались, и биостанция понималась как база летних работ. При таком понимании, как справедливо отметил А.П. Щербakov (1967, с. 18), в предвоенные годы изучение "самого озера в это время почти приостановилось".

В то же время до сих пор не выполнена инвентаризация населения озера и его окружения, многие группы организмов и биологические процессы не изучались (например, паразитофауна). Поэтому для озера Глубокое известно только 360 видов животных и растений, тогда как в действительности это число намного больше (например, для озера Выртсъярв известно 1398 видов, для озера Онежского — около 2 тыс. видов).

Повторные съемки состава и распределения различных сообществ и многолетняя регистрация биологических процессов за длительное время изучения озера Глубокое почти не проводились.

Между тем к задачам изучения озера прибавилась проблема оценки и сохранения природной среды. В этом аспекте большое значение приобретает изучение закономерностей структуры и функционирования озерных сообществ, выяснение нормы биологических показателей. Озеро Глубокое должно продолжать служить эталоном среднерусской природы. В качестве главного пути развития гидробиологической научной программы был принят биоценологический подход, т.е. изучение биологических взаимоотношений, их физиологических предпосылок и структуры сообществ. Многолетние наблюдения с небольшими интервалами времени должны дать представление о нормальных характеристиках видов, сообществ, биологических процессов, естественных тенденциях, межгодовых различиях.

Ежегодные съемки зоопланктона начаты с 1972 г. В.Ф. Матвеевым на нескольких станциях и горизонтах. Выяснены видовой состав, вертикальное распределение, сезонные вариации численности. Обнаружены и охарактеризованы межгодовые различия в развитии зоопланктона. Сопоставление с единственной съемкой, выполненной в 1951 г., показало (Матвеев, 1975), что к 1973 г. в зоопланктоне исчез ранее массовый мезоциклопс и три вида коловраток, но присутствуют четыре вида коловраток, не отмеченные для озера Глубокое. Различия в индексе видового разнообразия и доле микрофильтраторов по данным 1951 и 1973 гг. не оказалось.

В.Ф. Матвеев обнаружил, что в 1973—1975 гг. планктонные ракообразные не имели устойчивого типа сезонных изменений численности,

причем межгодовые различия проявлялись во времени достижения максимального обилия, форме и числе пиков за сезон, скорости роста популяции во время ее интенсивного развития. В.Ф. Матвеев уделил основное внимание изучению структуры зоопланктона, основываясь на относительном обилии видов и его оценке при помощи индекса видового разнообразия, на теории ниши и анализе взаимного пространственного перекрывания видовых популяций, на выяснении пространственной сопряженности популяций при помощи корреляционного анализа. Исследования зоопланктона выполняются методом регрессионного анализа.

Проводится комплексное исследование структуры зоопланктона озера Глубокого совместно с сотрудниками Биологического факультета Московского государственного университета во главе с А.М. Гиляровым (с 1973 г.).

Состав, количественное развитие, характер чередования пиков различных видов зоопланктона должны объясняться с привлечением данных о пространственной структуре зоопланктона, полученных для озера Глубокого в 1973–1974 гг.

А.М. Гиляровым, В.Ф. Матвеевым и А.Ю. Сагайдачным (Институт океанологии АН СССР) при помощи специальных показателей оценивалась степень пространственного перекрывания для всех возможных попарных сочетаний видов; при помощи коэффициентов корреляции оценивали сопряженность в распределении различных видов, пробы классифицировали на группы методом главных компонент, позволяющим получить классификацию, учитывающую как сходство видового состава, так и численность каждого вида в каждой пробе.

А.М. Гиляровым показано, что между видовым разнообразием мирного зоопланктона озера Глубокого и численностью зоопланктонных хищников существует слабая отрицательная корреляция. Т.М. Николаевым установлено достоверное падение численности всех крупных представителей зоопланктона у берега (за исключением коловратки *Asplanchna priodonta* и науплиусов веслоногих). А.М. Гиляров, Т.М. Николаев, Л. Полищук и М.Н. Николаев осуществили суточную съемку (через каждые 4 часа) на фиксированных станциях в центральной части озера. При этом выяснено, что планктонные ракообразные в озере Глубоком не совершают вертикальных миграций, затрагивающих различные термические зоны, и не образуют устойчивых скоплений, остающихся в течение нескольких часов на одном месте. Летом 1976 г. предпринято исследование по регуляции численности планктонных ракообразных, включающее определение численности, рождаемости, смертности, размерно-возрастного состава нескольких видов, количественное изучение их питания и их пищевых объектов.

С 1975 г. начаты съемки литоральной фауны в типичных зарослях и со дна литорали в безледный период (выполняются Н.М. Коровчинским) при подробном изучении ракообразных. Получены сведения о видовом составе зарослевой фауны, причем ряд видов впервые указан для озера Глубокого, о вертикальном распределении, сезонности, межгодовых различиях.

Н.М. Коровчинскому также поручена полная обработка систематики, морфологии и других сторон биологии ветвистоусых ракообразных из семейств Sididae и Holopedidae. В связи с этим исследована индивидуальная изменчивость массовых видов озера Глубокое — *Sida crystallina* и *Diaphanosoma brachyurum*.

В 1972–1976 гг. Л.И. Смирнова выполнила ежегодные подробные гематологические исследования на рыбах в течение безледного периода. Определялось число эритроцитов и лейкоцитов, концентрация гемоглобина, состав лейкоцитарной формулы, резистентность эритроцитов у плотвы и окуня, а также у некоторых других рыб. Обнаружены закономерные колебания этих показателей в течение вегетационного сезона и их межгодовые различия. Установлено наличие в течение вегетационного периода нескольких периодов спада и подъема гематологических показателей. Эти пики ежегодно сдвигаются во времени в зависимости от особенностей погодных условий и начала сезона, определяющих время начала активизации биологических процессов и дальнейшее их развитие. Отмечено наличие у показателей крови рыб сезонной и суточной периодичности, а также биологических ритмов, связанных с лунными фазами. По состоянию лейкоцитарной системы и желчи у плотвы и окуня ежегодно в течение вегетационного периода наблюдалось три этапа, соответствующих смене интенсивности питания и состава пищи. У плотвы имеется в начале лета большой пик лейкоцитов, затем два меньших, у окуня — большой пик лейкоцитов в конце лета, что связано с различиями характера питания у этих рыб. Установлены отклонения в гематологических показателях в зависимости от размера, пола, половозрелости, вида рыб, а также у одного и того же вида из разных водоемов. Продолжалось изучение физиологической роли лейкоцитов в деструкции эритроцитов (Смирнова, 1975). Перечисленные исследования необходимы для правильной оценки состояния рыб по гематологическим показателям при выявлении различных нарушений экологического равновесия. В те же годы изучены сезонные изменения желчи плотвы и окуня (Смирнова, 1976).

С перечисленными частями программы наблюдений связано изучение питания рыб, проводимое О.С. Бойковой. С 1975 г. по стандартной методике исследуется питание плотвы и окуня. Выяснен состав пищи и его сезонные изменения в безледный период. Дальнейшая работа должна выявить особенности питания рыб разных возрастов и межгодовые различия. Состав пищи рыб послужит для оценки воздействия рыб на зоопланктон за счет выедания, для дополнительной характеристики населения озера по составу пищевых объектов, в том числе для выявления на этой основе специфических особенностей данного озера как индикатора среды, а также для понимания физиологического состояния рыб.

Научный руководитель биостанции озера Глубокое Н.Н. Смирнов разрабатывает палеолимнологические материалы и методы, на материале колонок грунта, взятых в озере Глубоком и других озерах, особенно историю сообществ ветвистоусых ракообразных. Количественное изучение остатков животных и водорослей в различных слоях грунта

обнаружило значительные смены сообществ озера Глубокого, имевшие место в прошлом, а с другой стороны, то, что современная биоценотическая ситуация существует длительное время.

В этой связи и с чисто зоологическими целями Н.Н. Смирнов продолжает детальную обработку различных групп ветвистоусых ракообразных и их фаун в крупных регионах. В настоящее время обработаны сем. Chydoridae, Macrothricidae, Moinidae, совместно с Г.Л. Васильевой (Иркутск) хидориды озера Байкал, совместно с Б. Тимзом (Австралия) — фауна кладоцер Австралии.

На биостанции "Глубокое озеро" с 1973 г. изучалась популяционная экология насекомых (стволовых вредителей) и разрабатывалась методика их учета в окружающих озеро лесах (А.Л. Бородиным).

Биостанция "Глубокое озеро" одновременно продолжает служить базой для некоторых работ лабораторий ИЭМЭЖ — сравнительной нейробиологии позвоночных (Ю.Б. Мантейфель, С.Э. Марголис, В. Бастаков); морфологии низших позвоночных (Н.Н. Дислер, С.А. Смирнов); морфологии и экологии высших позвоночных, поведения низших позвоночных, эволюционной гистологии — и для некоторых других научных учреждений (Московского государственного университета, Зоологического института АН СССР и др.).

В данном сборнике публикуются результаты изучения зоопланктона за 1973—1974 гг., литоральных ракообразных за 1975 г., данные об истории сообществ озера Глубокого по остаткам организмов в грунте и методы изучения остатков ветвистоусых ракообразных; гематологические данные, характеризующие состояние рыб в 1972—1975 гг., данные о питании рыб в 1975 г., характеристика погодных условий в 1972—1975 гг. и некоторые другие материалы. Выяснено наличие и характер межгодовых различий биологических показателей. Публикуемые данные должны послужить для выяснения биологических связей в озере. Приводимые данные отражают состояние сообществ озера Глубокого в исключительно теплом и засушливом 1972 г. и в течение последовавших прохладных и дождливых лет.

В списке литературы приведены (в хронологическом порядке) обзорные сообщения о деятельности биостанции, собственные публикации биостанции и работы, выполненные в последние годы целиком или отчасти на материале озера Глубокого.

ЛИТЕРАТУРА

- Работы Гидробиологической станции, учрежденной на Глубоком озере Отделом ихтиологии имп. Русского общества акклиматизации животных и растений. Кн. 1. Труды Отдела ихтиологии, т. III. М., 1900, 152 с.
- Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере, т. II. М., 1907, 410 с.; т. III. М., 1910, 232 с.; т. IV. М., 1912, 194 с.; т. V. М., 1913, 170 с.; т. VI, вып. 1. Муром, 1923, 38 с.; вып. 2-3. М., 1925, 80 с.; вып. 4. М., 1928, 50 с.; вып. 5. М., 1930, 105 с.
- Воронков Н. Отчет о деятельности Гидробиологической станции за 1907—1909 гг. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1910, т. III, с. 1—15.
- Воронков Н. Краткий отчет о деятельности Гидробиологической станции за период с лета 1910 по осень 1911 г. — Труды Гидробиол. станции, 1912, т. IV, с. 1—6.

- Воронков Н.* Краткий отчет о деятельности Гидробиологической станции на Глубоком озере с осени 1911 г. по весну 1913 г. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1913, т. V, с. 1—4.
- Румянцев А.В.* Краткий отчет о деятельности станции за 1914—1922 г. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1923а, т. VI, вып. 1, с. 1—7.
- Румянцев А.В.* Деятельность Гидробиологической станции на Глубоком озере в 1923 г. — Рус. гидробиол. журн., 1923б, т. II, № 11-12, с. 250—251.
- Дуплаков С.* Гидробиологическая станция на Глубоком озере в 1924 г. — Рус. гидробиол. журн., 1925, т. IV, № 1-2, с. 55—56.
- Щербаков А.П.* Биологическая станция на Глубоком озере. — Природа, 1952, № 3, с. 84—87.
- Щербаков А.П.* Озеро Глубокое. М., "Наука", 1967, 379 с.
- Матвеев В.Ф.* Об экологическом значении размеров тела зоопланктонных организмов. — Журн. общ. биол., 1973, т. 34, вып. 6, с. 829—836.
- Матвеев В.Ф.* Сравнительная характеристика зоопланктона озера Глубокого за 1972—1973 и 1951 гг. — Гидробиол. журн., 1975, № 11, с. 40—46.
- Гиляров А.М., Матвеев В.Ф., Сагайдачный А.Ю.* Исследование распределения пресноводного зоопланктона при помощи корреляционного анализа. — ДАН СССР, 1975, т. 224, № 4, с. 947—949.
- Смирнова Л.И.* Функциональное значение гранулоцитов крови рыб при деструкции эритроцитов. — Журн. общ. биол., 1975, т. XXXVI, № 4, с. 618—623.
- Гиляров А.М.* Питание *Cyclops strenuus* Fischer (Copepoda, Crustacea) в озере Глубоком (Московская область) в летнее время. — Зоол. журн., 1976а, т. 55, вып. 2, с. 294—296.
- Гиляров А.М.* О выделительной функции кишечника пресноводных веслоногих ракообразных (Copepoda, Crustacea). — ДАН СССР, 1976б, т. 229, № 2, с. 510—512.
- Гиляров А.М., Матвеев В.Ф., Сагайдачный А.Ю.* Структурные особенности пресноводного зоопланктонного сообщества. — III съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва. (Тезисы докл.). Рига, 1976, с. 219—221.
- Гутельмахер Б.Л.* Особенности функционирования планктонного сообщества озера Глубокого. — В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., "Наука", 1976, с. 69—78.
- Смирнов Н.Н.* Macrothricidae и Moinidae фауны мира. — В кн.: Фауна СССР. Нов. сер., № 112. Ракообразные, т. 1, вып. 3. Л., "Наука", 1976, 237 с.
- Смирнова Л.И.* Желчь как показатель физиологического состояния рыб. — Экология, 1976, № 6, с. 93—95.
- Гиляров А.М.* Наблюдения над составом пищи коловраток рода *Asplanchna*. — Зоол. журн., 1977а, № 12.
- Гиляров А.М.* Роль хищников в регуляции видового разнообразия пресноводного зоопланктона. — Гидробиол. журн., 1977б, т. 13, № 2, с. 33—38.
- Гиляров А.М., Матвеев В.Ф.* Пространственное перекрытие в зоопланктонном сообществе озера Глубокого. — Экология, 1977, № 4, с. 40—46.
- Сагайдачный А.Ю., Гиляров А.М., Матвеев В.Ф.* Исследование пространственного распределения зоопланктона методом главных компонент. — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 2, с. 218—227.
- Смирнов Н.Н.* Морфофункциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. VIII. Акинез у *Cladocera*. — Зоол. журн., 1977, т. 56, № 3, с. 471—472.
- Смирнов Н.Н., Смирнова Л.И.* Деятельность биологической станции на Глубоком озере в 1972—1976 гг. Вopr. ихтиол., 1978, т. 18, в. 3 (10), с. 569—571.
- Rumjantzew A.W. [Румянцев А.В.]* Hydrobiologische Untersuchungen am See "Glabokoje" im Laufe 1922—1924. — Verh. Internat. Verein. für theor. und angew. Limnologie, 1926, v. III, S. 387—404.
- L.I. Smirnova* (1923. November 17 — 1976, October 31). — *Hydrobiologia*, 1977, p. 271—276. In memoriam.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В 1973—1974 гг.

В.Ф. МАТВЕЕВ

Одним из разделов программы многолетних биологических наблюдений на озере Глубоком является ежегодная количественная съемка зоопланктона. Планктонное сообщество представляет собой удобный объект для оценки состояния водоема. Малая продолжительность времени генерации планктонных организмов и быстрота развития популяций позволяют проводить подробный анализ структуры сообщества и выяснить природу механизмов, определяющих тот или иной ее тип.

Именно изучение структуры сообщества позволит выяснить большинство вопросов, поставленных после того, как была сформулирована задача биологической оценки состояния среды и возникла необходимость надежного экологического прогнозирования.

Традиционный подход в описании зоопланктона, приводимом в настоящей работе, преследовал не одну цель. Во-первых, всякий анализ структуры сообщества предваряется накоплением первичных данных о распределении и динамике видовых популяций. Проблема разработки методов описания структуры сообщества сама по себе представляет предмет интенсивного изучения, и нехватка первичных данных для проверки того или иного подхода нередко тормозит ее развитие. Публикуемый ниже материал частично уже был использован для решения подобных задач (Гиляров и др., 1975).

Во-вторых, требуется пересмотреть выводы, полученные в результате количественных исследований зоопланктона, проведенных на озере Глубоком около 20 лет назад (Щербаков, 1956, 1957).

Озеро Глубокое можно считать одним из наиболее изученных водоемов Подмоскovie. Данные по самым разным аспектам его гидрологии, морфометрии и биологии, полученные разными исследователями, суммированы в монографии А.П. Щербакова (1967). Изучение зоопланктона началось еще в начале нынешнего века и касалось в основном качественного описания.

В 50-е годы была проведена количественная съемка (Щербаков, 1956, 1957) и получены данные по пространственному распределению и сезонным вариациям численности планктонных коловраток и ракообразных. С тех пор в гидрологии водоема произошли существенные сдвиги, которые выразились прежде всего в увеличении прозрачности и изменении цветности воды (Матвеев, 1975). По-видимому, они явились следствием отведения естественного стока озера с окружающих болот в результате

мелиоративных работ. Все это не могло не сказаться на зоопланктоне, следовательно, необходимость в его новой ревизии очевидна. Частично эта работа уже проделана (Матвеев, 1975).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выбор методики сбора проб определялся двумя условиями. Для того чтобы данные, собранные нами, можно было сравнивать с результатами А.П. Щербакова (1956, 1957), необходимо было выбрать и сходную методику. В то же время она должна была отвечать задачам исследования популяционной динамики, т.е. сборы должны были проводиться достаточно часто. Последнее условие не соблюдено в работах 50-х годов (Щербаков, 1956, 1957). Это вполне понятно, если вспомнить, что А.П. Щербаков проводил фракционные ловы планктонособирателем, что привело к накоплению большого числа проб и сделало невозможным подробное изучение динамики зоопланктона, так как интервалы сборов в каждом случае превышали двадцать дней (Щербаков, 1956).

Чтобы выполнить оба условия, мы выбрали в качестве орудий лова большую планктонную сеть Джели (с диаметром входного отверстия 36 см и газом № 52) для частых тотальных сборов и планктоноботометр Дьяченко—Кожевникова — для более редких, фракционных. Планктоноботометр имеет объем 10 л и автоматически захлопывается на нужной глубине. Полученный объем воды профильтровывали через газ № 70, а оставшийся осадок сливали в банку и фиксировали формалином. Необходимо отметить, что, если рачковый планктон улавливался при этом наиболее полно, мелкие коловратки частично терялись, проходя через сито, вследствие сильного напора струи при сливе. Планктонособиратель Вовка, которым пользовался А.П. Щербаков (1956), не имел такого недостатка и, по-видимому, улавливал мелких коловраток более полно.

Фракционные ловы проводили на четырех станциях, которые располагались перпендикулярно главной оси озера и образовывали полуразрез от берега к максимальным глубинам. В 50-е годы планктон ловили примерно в тех же точках (Щербаков, 1956).

10 июля 1973 г. на глубоководной станции облавливали горизонты 0, 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10, 15, 20, 25 и 30 м. Впоследствии обнаружилась недостаточная частота этих горизонтов, и за стандарт была принята другая последовательность — до 10 м пробы отбирали через 1 м, а глубже — через 5 м. В 1973 г. пробы брали: 10.VII днем и ночью; 7.VIII днем и ночью; 30.VIII днем. В 1974 г. — 23.V днем. Дневные сборы проводили около полудня, ночные — в полночь.

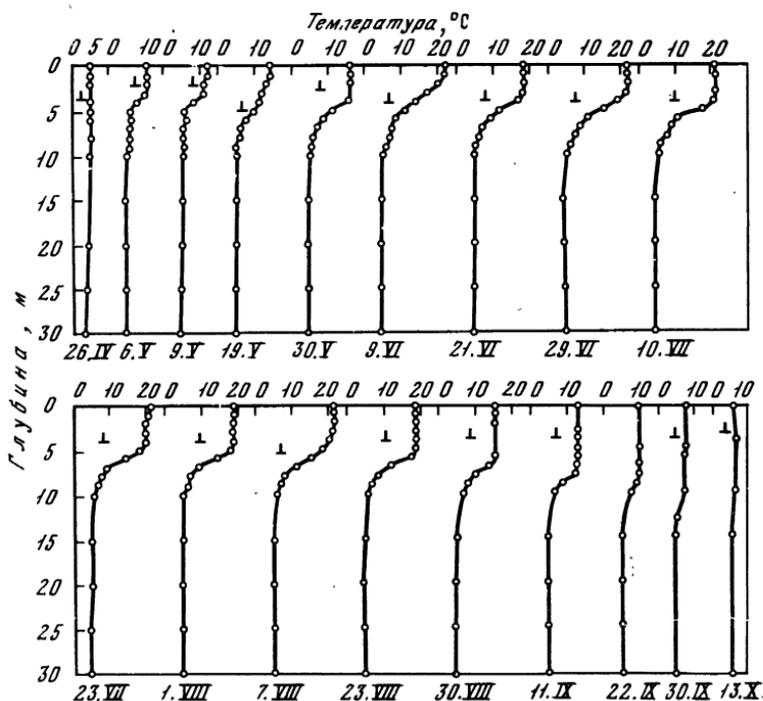
Тотальные ловы проводили по той же линии разреза, над максимальными глубинами (18—32 м) на четырех станциях.

В большинстве работ, посвященных изучению сезонной динамики, не уделяется внимания такому важному вопросу, как оценка степени горизонтальной неравномерности распределения зоопланктона. Если каждая точка кривой численности является средним значением (в тех случаях, когда исходными данными служат величины численностей на

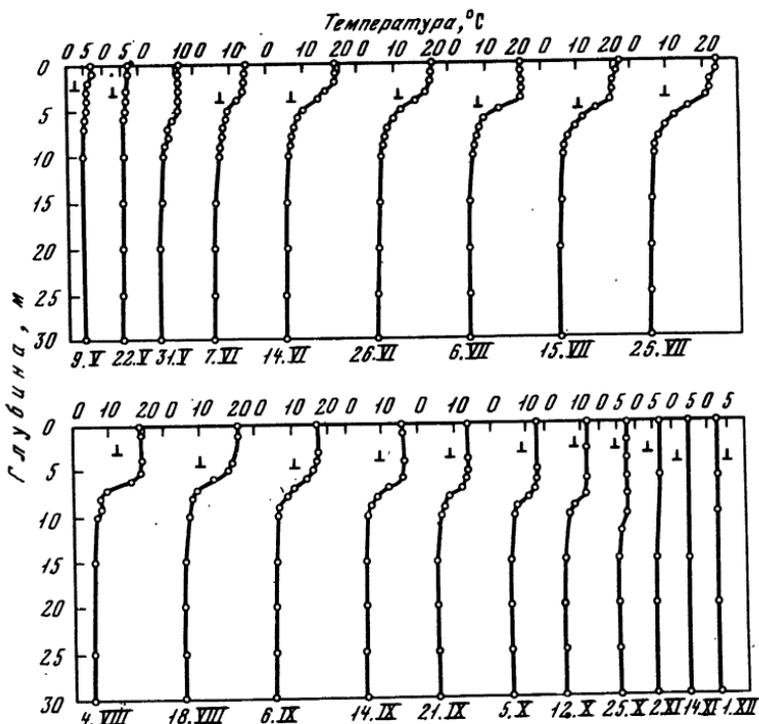
разных станциях, так как данные лишь по одной станции вообще нельзя считать репрезентативными), необходимо оценить дисперсию, обусловленную различиями значений между станциями. В тех случаях, когда она велика, возможен риск приписать популяции несуществующие пики численности. Чтобы обойти это препятствие, мы выбрали основным орудием лова большую планктонную сеть Джеди. Первоначально пробы отбирали на 10 станциях, но малые различия в значениях численностей рачков в разных точках озера позволили уменьшить число станций до четырех. Статистические расчеты, сделанные позднее, показали, что даже мелко-масштабные различия средних значений численности ближайших друг к другу дат в большинстве случаев достоверны (Матвеев, 1976). Тотальные ловы проводили примерно каждые 10 дней. Попутно измеряли температуру на разных горизонтах термометром, установленным в батометре Рутнера, и прозрачность — диском Секки. 11 октября 1974 г. определяли содержание кислорода в воде на разных горизонтах, по общепринятой методике.

ТЕМПЕРАТУРА (рис. 1, 2)

Наблюдения за температурой воды проводили в центре озера, в месте наибольшей глубины. Они касались в основном безледного периода.



Р и с. 1. Изменения температуры и прозрачности воды оз. Глубокое в безледный период 1973 г.



Р и с. 2. Изменения температуры и прозрачности воды оз. Глубокого в безледный период 1974 г.

Данные, относящиеся к 1973 и 1974 гг., в общем не являются исключением в той картине, которая всегда наблюдалась на озере Глубоком (Щербаков, 1967).

По-прежнему водная толща в течение всего лета была четко подразделена по вертикали на три температурные зоны, а термоклин в течение всего лета в оба года наблюдений ни разу не нарушался. К концу лета происходило опускание слоя температурного скачка. В 1973 г. максимальная температура эпилимниона (22°) впервые отмечена 9 июня, и впоследствии ее значения колебались около этого уровня вплоть до конца июля, после чего началось постепенное охлаждение поверхностных слоев.

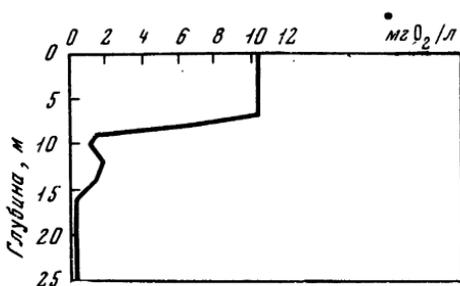
В 1974 г. прогревание воды шло медленнее и температура 22° зарегистрирована впервые лишь 15 июля. Это явилось следствием довольно позднего вскрытия озера. Полное очищение ото льда в 1974 г. произошло лишь 7 мая (против 21 апреля в 1973 г.). Максимальная температура поверхностных слоев в 1974 г. была выше (24° , 26 июля). Особенностью этого года явилось длительное осеннее охлаждение воды, и лед появился лишь в декабре, при температуре воды $2,5^{\circ}$.

ПРОЗРАЧНОСТЬ

Ранее (Матвеев, 1975) мы уже сообщали об изменениях прозрачности, обнаруженных после того, как в 60-е годы был отведен естественный сток с окружающих озеро Глубокое болот. Полный материал наблюдений за два года приведен на рис. 1 и 2. В 1973–1974 гг. прозрачность изменялась в пределах 2,0–5,5 м, причем минимальные значения относились к началу мая, а максимальные — к середине июля–августу. В 1974 г. самая высокая прозрачность (5,3 м) зарегистрирована 24 ноября в период полной гомотермии.

КИСЛОРОД

Изучение кислородного режима озера Глубокое начато еще в начале нынешнего века и проводилось разными исследователями. Большой материал, относящийся к разным годам, и история вопроса подробно



Р и с. 3. Вертикальное распределение кислорода в оз. Глубоком 11 октября 1974 г.

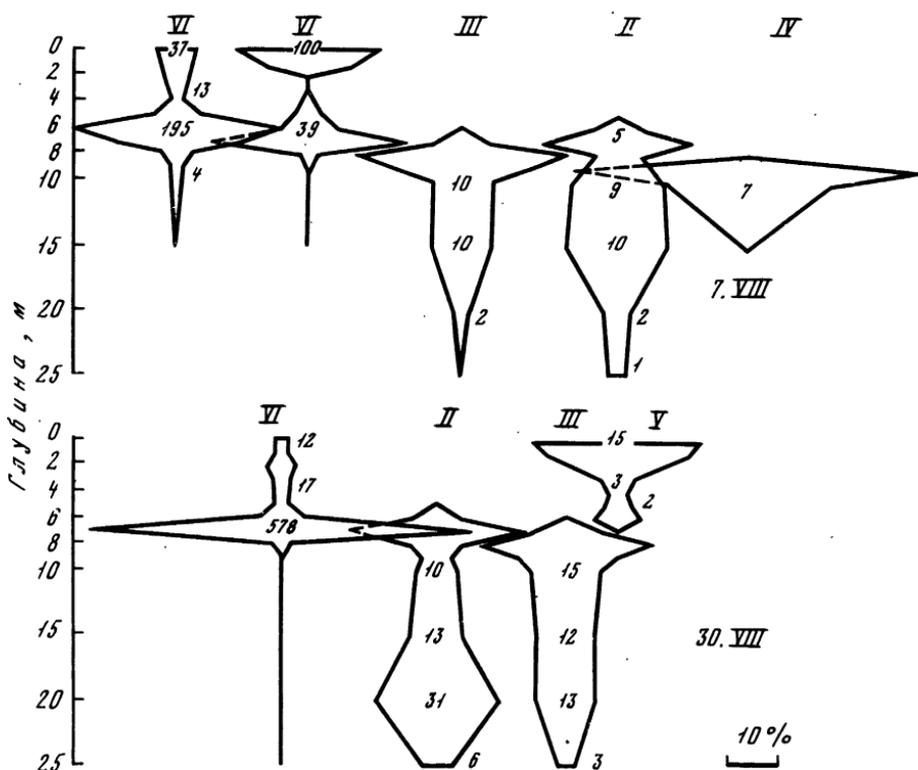
освещены в книге А.П. Щербакова (1967). Не имея возможности провести сезонную съемку, мы ограничились взятием проб осенью 1974 г. Кривая вертикального распределения содержания кислорода в воде приведена на рис. 3. По этим данным можно сделать предварительные выводы относительно специфики распределения кислорода после изменений гидрологии озера в 60-х годах. Во-первых, как видно из рис. 3, 11 октября 1974 г. в озере Глубоком уже началась осенняя циркуляция, и верхние гомогенные слои перемешивания достигли толщины 8 м. Во-вторых, некоторое повышение концентрации кислорода на глубинах 10–14 м указывает на существование металимниального минимума. Металимниальный минимум ранее наблюдался в озере Глубоком в разные годы неоднократно, что является специфической чертой гидрологии водоема. Следовательно, изменения условий водного питания не повлияли на эту особенность кислородного режима. Наконец, крайне низкое содержание кислорода на глубинах ниже 16 м (рис. 3) — характерная черта, отмечавшаяся ранее (Щербаков, 1967). Не исключено, что в период наших наблюдений кислород на этих горизонтах полностью отсутствовал, а обнаруженные малые его концентрации являются результатом небольшой систематической ошибки.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОЛОВРАТОК И РАКООБРАЗНЫХ

Так как крупных различий в вертикальном распределении зоопланктона между станциями не было, мы приводим графики, которые относятся к станциям на максимальных глубинах.

Trichocerca similis (Wierzejski) (= *Diurella stylata* Eyferth у А.П. Щербакова, 1957) в весенних пробах не обнаружена. Летом численность этого вида была невелика и в подавляющем большинстве проб каждой вертикальной серии попадались лишь отдельные особи. Однако заметную плотность она имела у нижней границы эпилимниона (16–25 экз./л 30.VIII 1973).

Gastropus stylifer Imhof, подобно предыдущему виду, был обнаружен только в летних пробах единично, но встречался преимущественно в эпилимнионе, где максимальная численность (20 экз./л) зарегистрирована 30 августа. В 1951 г. А.П. Щербаковым не обнаружен (1957). *Synchaeta*



Р и с. 4. Дневное вертикальное распределение коловраток

Гистограммы построены по величинам процентов плотности вида на отдельных глубинах от его общей плотности во всех пробах вертикальной серии. Числа на гистограммах указывают плотность особей в 1 л. Виды на рисунке расположены в порядке доминирования. I – *S. tremula*; II – *K. longispina*; III – *F. longisetia*; IV – *K. cochlearis*; V – *A. priodonta*; VI – *C. hippocrepsis* + *C. unicornis*; VII – *P. vulgaris*

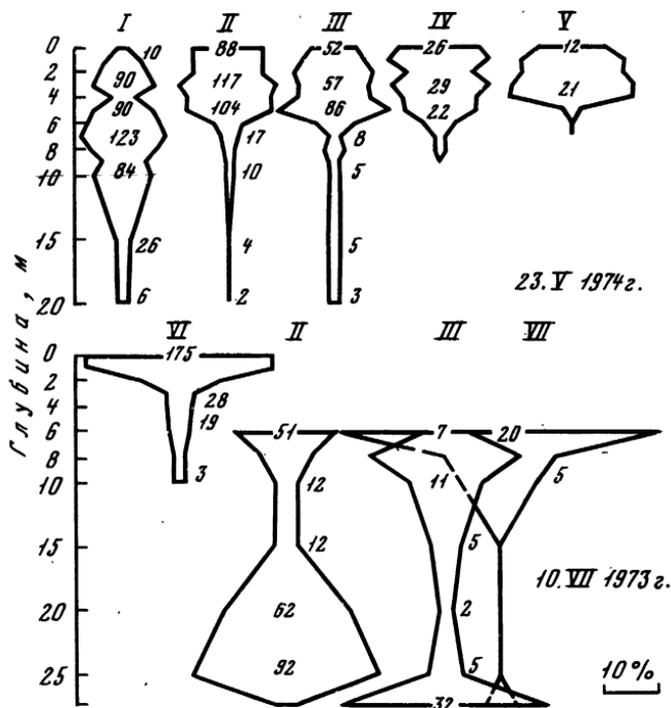


Рис. 5. Дневное вертикальное распределение коловраток
Условные обозначения те же, что и на рис. 4

pectinata Ehrenberg, по-видимому, можно отнести к весенним видам, редко, но встречалась по всей толще воды. В списке видов 1951 г. также не приводится.

S. tremula (Müller) — более многочисленный вид (рис. 4, I). Так же как и предыдущая форма, летом не найдена. Судя по рис. 4, популяция была сосредоточена в основном в слое верхних 15 м.

Polyarthra vulgaris Carlin в конце мая единична, в июле максимум популяции находился в металимнионе (рис. 4, VII). По данным А.П. Щербакова (1957), этот вид (= *P. trigla* Ehrenberg) 2.VIII 1951 г. был найден в верхних 15 м, причем основная масса в эпилимнионе, с пиком на 2 м.

Asplanchna priodonta Gosse в мае была приурочена к верхнему 5-метровому слою (рис. 4, V), в начале августа дневное и ночное распределение полностью совпадали как по форме, так и по расположению пиков, которые находились в металимнионе (рис. 5, V), а в конце августа популяция вновь концентрировалась в верхних слоях (рис. 5, V). А.П. Щербаков (1957) обнаружил сходные сезонные изменения вертикального распределения в 1951 г. и указал на их возможное многолетнее постоянство.

Euchlanis dilatata Ehrenberg. Этот вид впервые отмечен для зооплankтона открытой воды Глубокого озера. Он найден только в июльских

пробах, был немногочисленным и ограничивался в распространении только эпилимнионом как днем, так и ночью.

Keratella cochlearis (Müller). Весной популяция была распространена в верхних слоях (рис. 4, IV), летом концентрировалась в металимнионе (рис. 5, IV), хотя отдельные особи попадались во всех пробах от дна до поверхности. Распределение 1973 г. отличается от описанного ранее (Щербаков, 1957) смещением пика летней популяции на большую глубину.

Keratella quadrata (Müller). В весенних пробах была обнаружена от дна до поверхности. Летом была сосредоточена в основном в гипolimнионе. В целом характер распределения не изменился по сравнению с 1951 г., не было различий между дневным и ночным распределениями.

Kellicottia longispina (Kellicott). Если весной она была сосредоточена в верхних слоях, то летом верхняя граница популяции проходила на глубине 6–7 м (рис. 4, 5, II). Сравнение с данными А.П. Щербакова (1957) обнаружило смещение верхней границы летних популяций 1973 г. в глубину.

Conochilus hippocrepis (Schrank) и *C. unicornis* Rouss. Второй вид обычен для зоопланктона Глубокого озера, он изучался в 1951 г. (Щербаков, 1957). *C. hippocrepis* обнаружен в наших пробах в довольно большом количестве на глубине 6–8 м. Здесь его численность достигала 7 августа 120 экз./л. Так как раздельный учет этих видов в фиксированном виде представлял большие трудности, в пробах 30 августа их учитывали вместе. Характер распределения отражен на рис. 4, 5 (VI). К концу лета распределение стало резко неравномерным, пик совпадал с глубиной 7 м. А.П. Щербаков (1957) отнес *C. unicornis* к группе видов эпилимниона.

Conochiloides natans (Seligo) появляется в планктоне в небольшом числе весной, вместе с *Synchaeta tremula* и *S. pectinata*. Ранее этот вид в планктоне найден не был, однако судить о характере распределения нельзя из-за его малой численности.

Filinia longiseta (Ehrenberg). В конце мая большая часть популяции располагалась в верхних слоях (рис. 4, III). В июле она имела два пика, а в августе наибольшая численность зарегистрирована в металимнионе (рис. 5, III). Характер распределения во второй половине лета 1973 г. заметно отличается от данных А.П. Щербакова (1957). В 1951 г. максимумы этого вида в августе были отмечены на глубине 25 м, следовательно, за сравниваемый период пики поднялись на 17 м вверх.

Подводя итог, обратим внимание на различия между 1951 и 1973–1974 гг. Они состоят, во-первых, в появлении 4 новых видов, не указанных для списка коловраток открытой воды Глубокого озера. Зато 3 вида 1951 г. отсутствовали в 1973–1974 гг. К ним относятся *Pompholyx sulcata* Gosse, *Polyarthra euryptera* Wierz. и *Trichocerca capucina* (Wierz. et Zach). Кроме того, 5 видов изменили общий характер своего вертикального распределения. Заметна тенденция к их скоплению в металимнионе. У 4 произошло перемещение пиков летних популяций из верхних слоев вниз, а у *Filinia longiseta* – “поднятие” пика из придонного слоя. Возможно, указанные сдвиги в составе и распределении планктонных коловраток связаны с изменениями прозрачности и носят стойкий мно-

Р и с. 6. Вертикальное распределение ракообразных днем (Д) и ночью (Н)

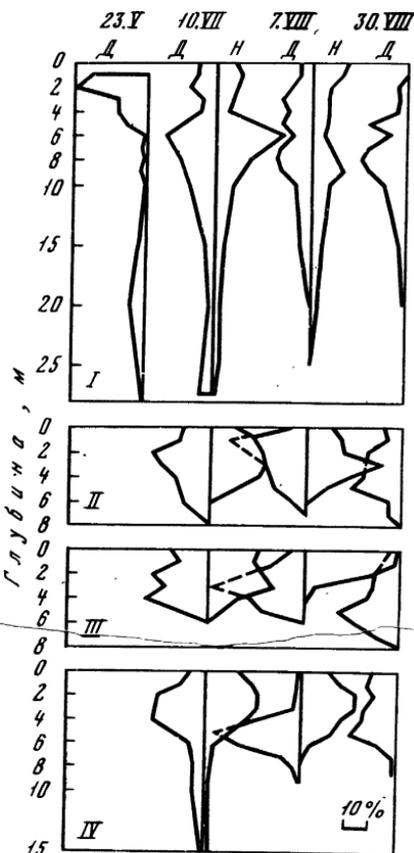
Гистограммы построены так же, как на рис. 4. Асимметрия гистограмм демонстрирует изменения в вертикальном распределении днем и ночью. I — *Eudiaptomus graciloides* (взрослые и копеподиты); II — *Daphnia cucullata*; III — *Diaphanosoma brachyurum*. IV — *Bosmina longirostris*

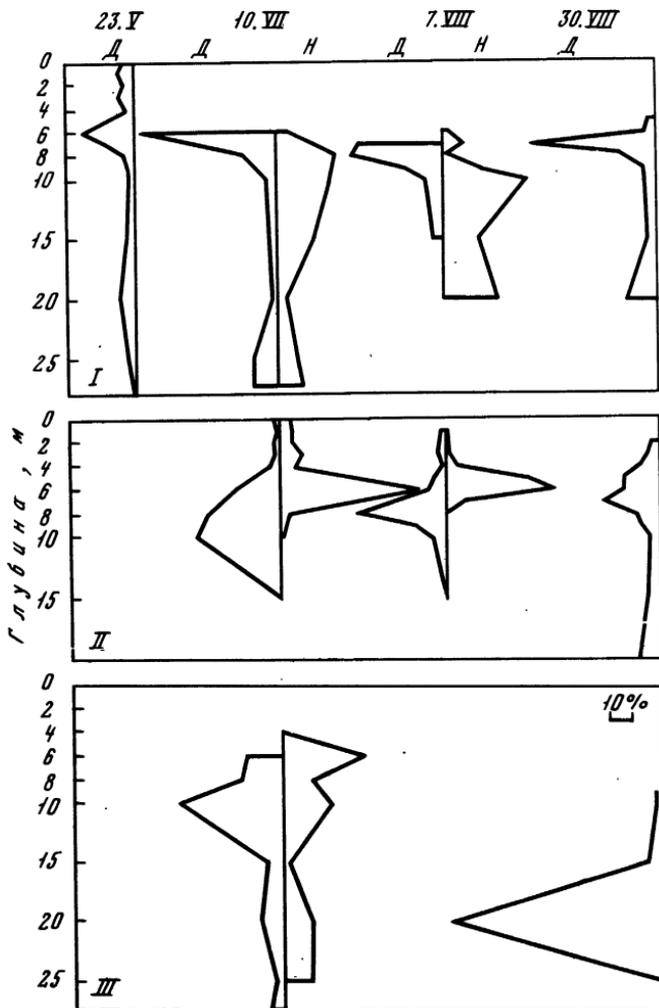
голетный характер. Отметим, что общий тип дневного и ночного распределения всех видов коловраток весьма сходен.

Как видно, *Eudiaptomus graciloides* был распространен в водной толще наиболее широко (рис. 6, I), встречался весной и летом и в разное время суток во всех температурных зонах. Летом максимумы располагались в металимнионе. Различия в распределении между 1951 и 1973 гг. уже обсуждались (Матвеев, 1975). Вообще, видов рачков, строго ограниченных какой-то одной температурной зоной, не было, несмотря на то что разница температур между верхней и нижней точками термоклина могла составлять 15° . Такие виды, как *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Bosmina longirostris* (см. рис. 6), определенно тяготели к эпилимниону, однако в разные часы суток и время сезона значительная часть

популяции все же могла находиться в зоне температурного скачка. *Cyclops strenuus*, как видно, предпочитал более глубокие слои, но пиковой численности все же достигал в металимнионе (рис. 7, I). Науплии этого вида были распространены в мета- и гиполимнионе, что отличает 1973 г. от 1951 г. *Daphnia longispina* давала наибольшую численность в металимнионе (рис. 7, II). Наконец, популяция *Daphnia cristata* могла целиком находиться в гиполимнионе, но это относится только к одной дате (30.VIII) (рис. 7, III). Графики распределения для *Ceriodaphnia pulchella* и *Daphnia hyalina* не приведены ввиду малой численности этих видов. Отметим только, что первый найден в верхних 7 м, а второй — в июле в верхних 10 м, а в августе — от дна до поверхности.

У большинства рачков обнаружены суточные вертикальные миграции (рис. 6, 7). По-видимому, они отсутствуют у *E. graciloides* (рис. 6, I), невелики у эпилимниальных ветвистоусых (рис. 6, II–IV) и отчетливо выражены у мета-гиполимниальных видов (рис. 7, I). За исключением *D. cucullata* (см. рис. 6, II) и *C. strenuus* (рис. 7, I), популяции которых ночью перемещались вниз, виды мигрирующих рачков обнаруживали





Р и с. 7. Вертикальное распределение ракообразных днем (Д) и ночью (Н)

Гистограммы построены так же, как на рис. 4. I — *Cyclops strenuus* (взрослые и копепоиды); II — *Daphnia longispina*; III — *D. cristata*

ночное поднятие. Направление перемещений было одинаковым в июле и августе. **Различия** в дневном и ночном расположении пиков плотности были небольшими (рис. 6, 7), что свидетельствует о малой амплитуде миграций.

Во второй половине лета 1972 г. в открытой воде Глубокого озера был обнаружен *Polyphemus pediculus*, причем в отдельных участках центральной части водоема его численность составляла довольно большую величину (до 5,8 тыс. экз./м²). Известно, что этот вид может длительное время существовать в пелагиали крупных озер (McNaught, 1966).

С целью изучения его вертикального распределения в 1972 г. были проведены фракционные ловы сетью Джеди.

Последовательно облавливали 3-метровые горизонты от дна до поверхности, над максимальными глубинами на трех станциях. Рачки были обнаружены только в горизонте 3—0 м. Следовательно, *P. pediculus* в своем распространении был связан только с эпилимнионом. Крайне неравномерное горизонтальное распределение и эпизодичность появления в открытой воде не позволяют отнести этот вид к основным видам пелагического зоопланктона озера Глубокого. Тем не менее в литорали он обычен.

Специальных ловов *Leptodora kindtii* не производили, а 10-литровый батометр облавливает слишком малый объем, чтобы делать надежные выводы о характере ее распределения.

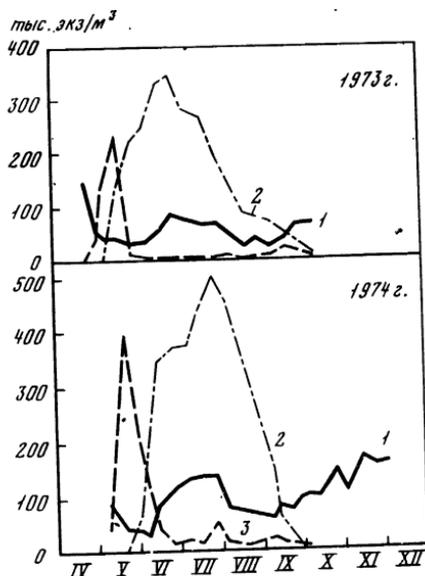
СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ РАКООБРАЗНЫХ

Eudiaptomus graciloides встречается в зоопланктоне озера круглый год. Период наиболее интенсивного размножения приходится на конец апреля—май, о чем можно судить по максимальной численности науплиусов. Такой вывод можно сделать, суммируя наблюдения последних лет (рис. 8) с данными, полученными ранее (Щербаков, 1956). Судя по рис. 8, максимальная численность науплиусов заметно меньше максимальной численности копепоидитов. Возникает вопрос, за счет каких "дополнительных источников" происходит пополнение числа копепоидитов?

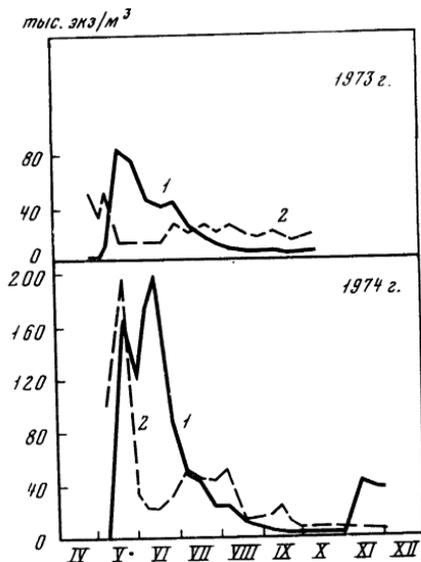
Орудием лова рачков служила планктонная сеть с газом № 52. По-видимому, особи самых ранних стадий проходили сквозь ячеи газа, и в результате оценка численности науплиусов оказалась заниженной.

Как и прежде, в 70-е годы наблюдались вторые пики численности науплиусов. Однако, если в 1974 г. второй малый пик отмечен в конце июля, что примерно совпадает с наблюдениями А.П. Щербакова (1956), второй пик науплиусов в 1973 г. зарегистрирован лишь во второй половине сентября (рис. 8). Если раньше величина летнего пика была в 4—5 раз меньше величины весеннего (Щербаков, 1956), то в оба года наших наблюдений размеры первого и второго пиков различались в 8—10 раз (рис. 8). Интересно, что различия во времени максимальной численности науплиусов в 1973 и 1974 гг. были незначительными, несмотря на существенную разницу во времени вскрытия озера. Летние пики копепоидитов и взрослых особей совпадали, чего не наблюдалось ранее (Щербаков, 1956). В 1974 г. они отмечены почти на месяц позднее, а общая численность популяции была выше, чем в 1973 г.

По-видимому, *Eu. graciloides* в озере Глубоком по-прежнему остался циклическим. Можно предположить, что в разные годы меняется время появления второй генерации, на что указывают разные даты появления второго пика науплиусов. Численность второй генерации относительно первой значительно уменьшилась, и такое соотношение отмечено как в 1973, так и в 1974 г. Не исключено, что это является следствием указанных выше изменений гидрологии водоема.



Р и с. 8. Сезонные изменения численности *Eudiaptomus graciloides*
1 — взрослые; 2 — копепоиды; 3 — науплиусы



Р и с. 9. Сезонные изменения численности *Cyclops strenuus*
1 — взрослые и копепоиды; 2 — науплиусы

Cyclops strenuus достигал максимальной численности в конце весны — начале лета. Пикам численности копепоидов и взрослых, данные для которых объединены ввиду малого числа последних, предшествовали пики науплиусов. По-видимому, в 1973 г. науплиусы достигли своей максимальной численности до начала наших наблюдений, и судить о точной дате поэтому нельзя (рис. 9). Размножение этого вида начиналось еще подо льдом, однако вначале шло слабо и резко ускорялось сразу после вскрытия озера. Сезонные изменения численности науплиусов в 1973 и 1974 гг. существенно различались (рис. 9). В первом случае весной их численность падала постепенно, а во второй половине лета и осенью она претерпевала незначительные колебания. На второй год отмечен отчетливый пик, за которым последовал резкий спад, и в дальнейшем число науплиусов убывало скачкообразно (рис. 9).

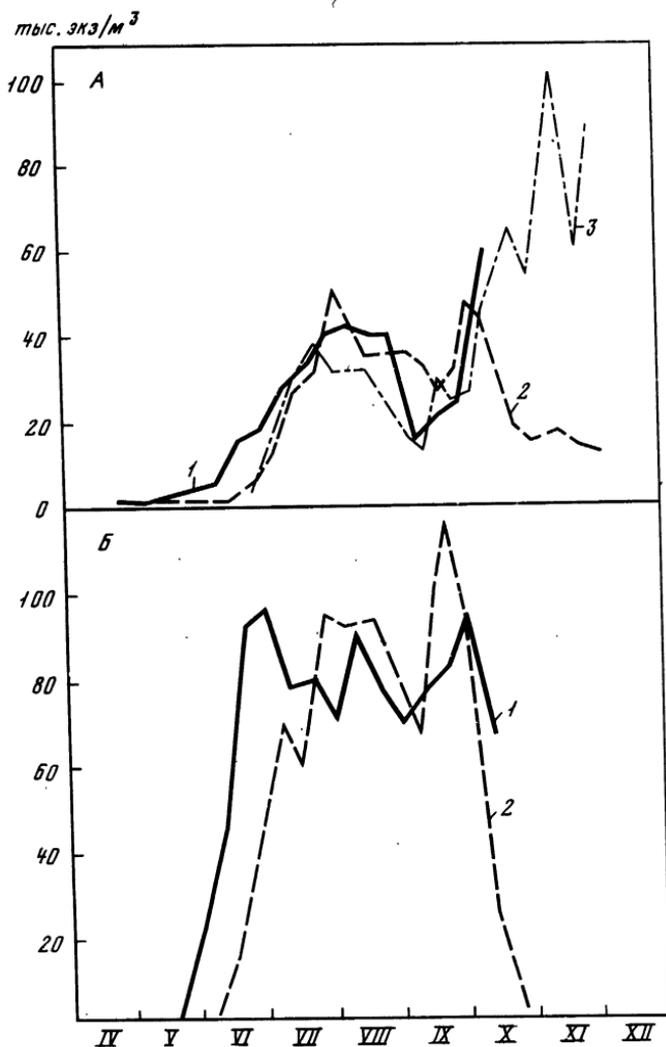
Среди факторов, определяющих смертность науплиусов *C. strenuus* вероятно, не последнее место занимает каннибализм. По наблюдениям А.М. Гилярова, проведенным на озере Глубоком в 1974 г., желудки крупных экземпляров *C. strenuus* содержали остатки науплиусов. Если вспомнить, что в распределении все возрастные стадии циклопа просранным перекрываются (см. рис. 7, I) (Матвеев, 1975), можно предположить, что в популяции действительно действует каннибализм. Сезонные изменения численности науплиусов, вероятно, в значительной мере зависят от этого фактора.

На графиках, относящихся к 1951 г. (Щербаков, 1956), показано резкое понижение численности всех возрастных стадий *C. strenuus* во второй половине безледного сезона. А.П. Щербаков писал о том, что к осени 1951 г. полностью исчезли науплиусы, а к концу сентября вся популяция выпала из планктона. Этого не следует из данных 1973—1974 гг. (см. рис. 9). Очевидно, планктоносорбитель, использованный в 1951 г., не улавливал циклопов, когда их количество было невелико. Планктонная сеть Джеди не обладала этим недостатком.

Интересно отметить, что размер популяции *C. strenuus*, так же как и *Eu. graciloides*, был больше в 1974 г. по сравнению с 1973 г. Не совсем понятны причины появления второго пика взрослых и копепоидов в ноябре 1974 г. (см. рис. 9), которому не предшествовало увеличение числа науплиусов. Возможно, он был обусловлен притоком особей из литорали и бентоса вследствие интенсивного осеннего перемешивания.

Daphnia cucullata в планктоне озера Глубокого встречается только в безледный период. Об этом свидетельствуют данные 50-х годов и исследования настоящей работы (рис. 10, Б). Если раньше популяция имела один отчетливый пик численности в конце июня (Щербаков, 1966) и к осени число особей постепенно падало, то ни в 1973, ни в 1974 гг. этого не наблюдалось. Кривые динамики, относящиеся к этим годам (рис. 10, Б), никак нельзя назвать одновершинными. Возможно, отсутствие небольших подъемов и провалов на кривой 1951 г. (Щербаков, 1956) явилось результатом того, что пробы отбирали недостаточно часто, и истинная картина развития популяции оказалась искаженной. Может возникнуть подозрение, что обнаруженные многолетние различия являются ложными и обусловлены разной частотой взятия проб. На самом деле, если бы кривые рис. 10, Б были вычерчены по точкам через двадцатидневные интервалы, они бы все равно не имели одновершинной формы. Для кривой 1973 г. это справедливо для любой выбранной точки отсчета.

Daphnia longispina является самой крупной из всех дафний, встречающихся в озере Глубоком. Этот вид в работах А.П. Щербакова приведен под названием *Daphnia hyalina* Leydig (Матвеев, 1975). Типичные экземпляры имеют голову округлой формы, без шлема. В летних пробах 70-х годов наряду с ними попадались особи, имевшие вытянутую голову и по общей форме и размерам тела занимавшие промежуточное положение между *D. longispina* и *D. cucullata*. Так как при количественной обработке проб различия между типичной *D. longispina* и промежуточной формой устанавливать каждый раз было трудно, вначале мы учитывали их вместе. На рис. 10, А кривая за 1973 г. отражает изменения суммарной численности обеих форм. Впоследствии удалось провести дифференцированный учет, и в 1974 г. получены величины, характеризующие эти формы порознь (рис. 10, А, 2, 3). Так как проблема видовой принадлежности промежуточной формы достаточно сложна, чтобы решить ее совместно с нашей основной задачей, до специального исследования мы условились называть ее *Daphnia hyalina* Leydig. Сезонная морфологическая изменчивость *D. hyalina* в озере Глубоком напоминает таковую у одноименной формы в озере Балатон (Ропуи, 1965).



Р и с. 10. Сезонные изменения численности трех видов дафний

А; 1 – *Daphnia longispina* и *D. hyalina* 1973; 2 – *D. longispina* 1974; 3 – *D. hyalina*; Б – *D. cucullata* 1974

Кривая изменения ее численности в 1974 г. имеет большой пик в конце безледного периода (рис. 10, А), по времени совпадающий со спадом численности *D. longispina*. Этот факт может служить указанием на то, что в озере Глубоком действительно существует еще один вид дафний. Остается невыясненным, обитал ли этот вид в водоеме и раньше или А. П. Щербаков (1956, 1967) под названием *D. hyalina* имел в виду две различные формы, которые при учете не разделялись.

Что касается типичной формы *D. longispina*, то в 1974 г. ее популяция имела два отчетливых максимума численности (см. рис. 10, А). Как бы

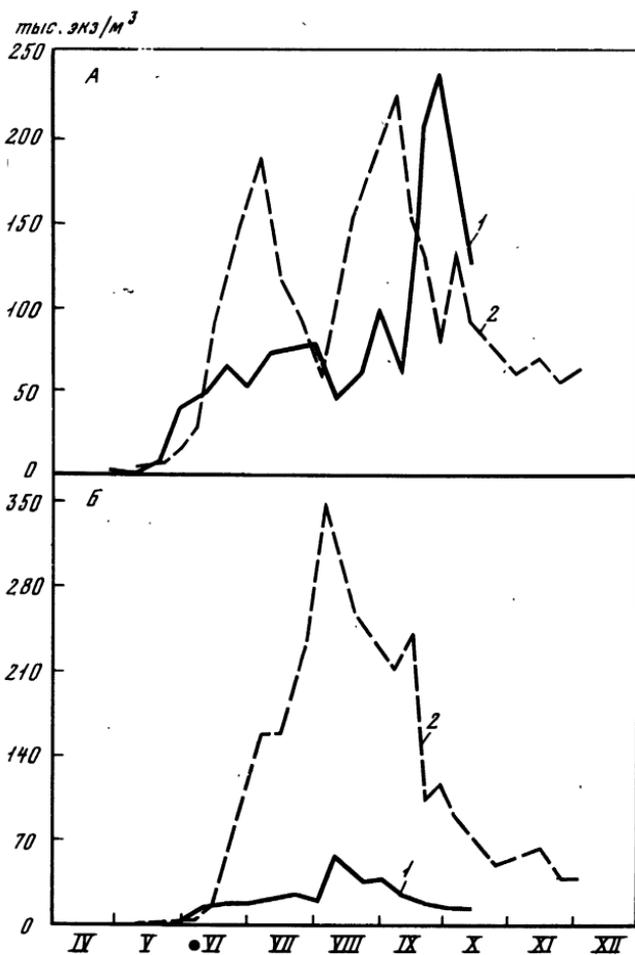


Рис. 11. Сезонные изменения численности *Bosmina longirostris* (А) и *Daphnia cristata* (Б) в 1973 г. (1) и в 1974 г. (2)

мы ни учитывали указанные две формы дафний — совместно или порознь, в любом случае кривая численности обнаруживала резкий подъем в октябре-ноябре, чего не наблюдалось в 50-е годы.

Daphnia cristata. Кривые хода численности этого вида в 70-е годы одновышинны и этим похожи на кривую для 1951 г. (Щербakov, 1956). Однако если в 1951 г. популяция достигла максимальной численности в конце июня, то в 1973–1974 гг. пик был зарегистрирован в первой половине августа (рис. 11, Б). Если это различие сохранится на протяжении последующих лет, то можно будет сделать вывод о том, что общий характер динамики вида изменился. Не исключено, что причиной тому послужили уже указанные изменения режима водного питания озера (Матвеев, 1975). Максимальная численность популяции в 1974 г. была в шесть раз выше по сравнению с 1973 г. Из всех рассматриваемых в

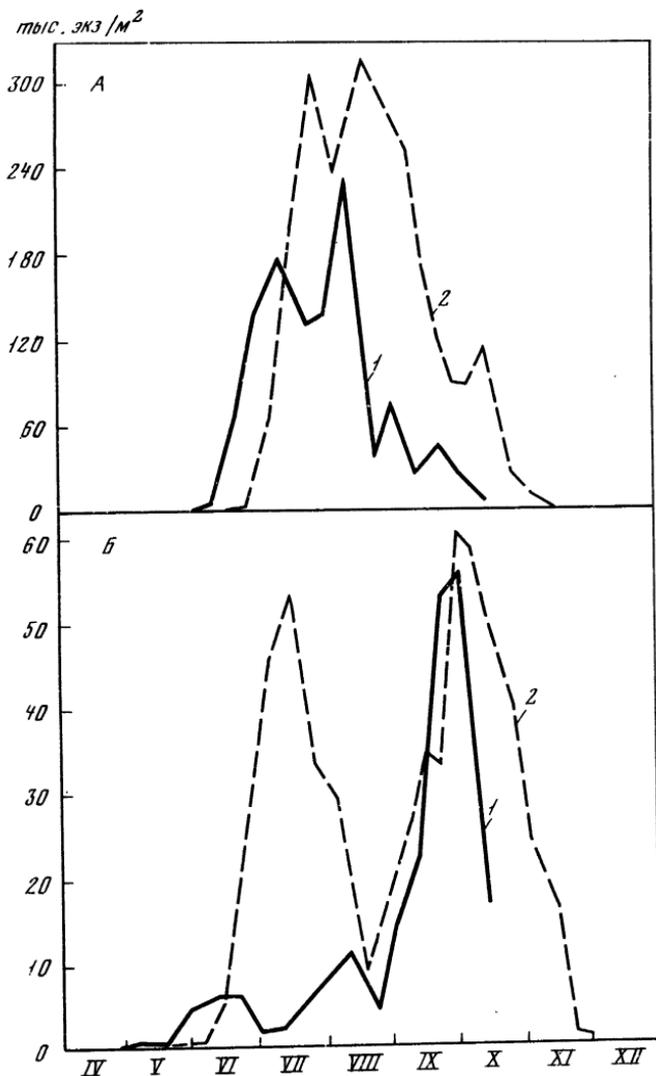
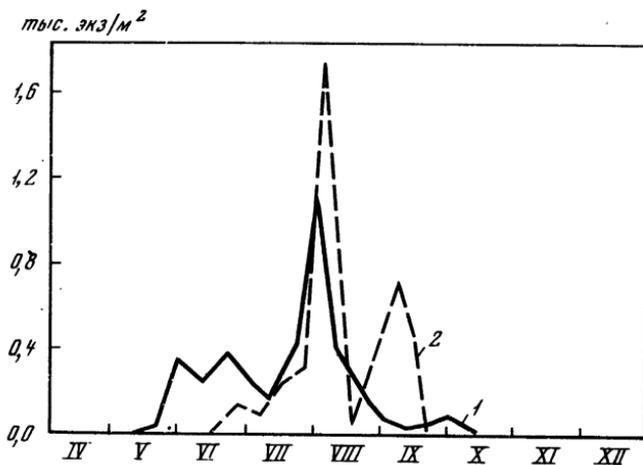


Рис. 12. Сезонные изменения численности *Diaphanosoma brachyurum* (А) и *Ceriodaphnia pulchella* (Б) в 1973 г. (1) и в 1974 г. (2)

настоящей работе случаев различия максимальных численностей у *D. cristata* — наибольшие.

Bosmina longirostris может быть отнесена к массовым видам зоопланктона озера вследствие бурного развития в безледных периодах. Зимой в результате качественных ловов, проведенных в дополнение к основной работе, в пробах были обнаружены отдельные экземпляры этого вида. Кривые изменения численности *B. longirostris*, по данным настоящих наблюдений, представлены на рис. 11, А. Отчетливо видны межгодовые различия. В 1973 г. весеннее развитие популяции шло сравнительно



Р и с. 13. Сезонные изменения численности *Leptodora kindtii* в 1973 г. (1) и в 1974 г. (2)

медленно, а летом ее численность колебалась около одного постоянного уровня. Безледный сезон этого года завершился резким увеличением размера популяции в октябре. В 1974 г. сразу после вскрытия озера начался экспоненциальный рост популяции, который привел к образованию первого летнего пика. Второй максимум численности был отмечен в начале сентября. Кривая хода численности за 1974 г. имеет две вершины и напоминает кривую для 1951 г. (Щербаков, 1956). Однако оба пика 1974 г. отмечены более чем на месяц позднее. Максимальные значения численности у этого вида в 1973 и 1974 гг. были примерно одинаковыми.

Diaphanosoma brachyurum. По величинам максимальной численности этот вид занимает в настоящее время второе место после *Eu. graciloides*. Это значит, что ранг максимального обилия *D. brachyurum* несколько выше, чем у *B. longirostris*, чего не было раньше (Щербаков, 1956).

Материалы 1951 г. могут служить лишь для очень приблизительной оценки ранга относительного обилия видов, и первый вывод, который можно сделать в результате сравнения их с данными настоящей работы, состоит в том, что в целом ранг относительного обилия всех видов рачков, в том числе *D. brachyurum*, не изменился. Кривые хода численности *D. brachyurum* в последние годы приведены на рис. 12, А, который при сравнении с графиком за 1951 г. (Щербаков, 1956) может служить хорошим примером того, как выявляются новые подробности, характеризующие динамику популяции при более частых сроках взятия проб. Обе кривые на рис. 12, А имеют небольшие провалы в конце июля—начале августа, а осенние спады численности происходят отнюдь не монотонно. В 1974 г. популяция имела более высокую численность, чем в 1973 г.

Ceriodaphnia pulchella по характеру сезонных изменений численности в последние годы напоминает *B. longirostris*. В первый год наблюдений популяция *C. pulchella* имела резкий подъем численности осенью, а во

второй — два пика, летом и осенью (рис. 12,Б). Зимой в пробах этот вид обнаружен не был.

Leptodora kindtii встречается в зоопланктоне открытой воды только в безледный период. Максимумы численности в оба года наших исследований отмечены в начале августа (рис. 13), что наблюдалось и ранее (Щербаков, 1956).

Общий характер развития популяций этого вида в разные годы сильно различается (Щербаков, 1956). Интересной чертой является резкое падение численности в середине августа 1974 г., сразу вслед за достижением максимума.

Подводя итог, обратим внимание на основные черты сезонной динамики популяций ракообразных за два года. Прежде всего максимальные значения численности у всех видов, за исключением *B. longirostris*, были выше в 1974 г. по сравнению с 1973 г. Наименьшие различия были присущи *C. pulchella*, наибольшие — *D. cristata*. Общий характер кривой хода численности у копепоид, всех видов дафний и *D. brachyurum* был сходным в оба года наблюдений. Популяции *B. longirostris*, *C. pulchella*, *L. kindtii* имели один отчетливый пик численности в 1973 г. и два — в 1974 г. Последний факт не позволяет считать тип динамики в данном озере устойчивой характеристикой зоопланктонной популяции.

Суммарные значения численности ракообразных (в тыс. экз./м²) озера Глубокого за два года наблюдений

Дата	Численность	Дата	Численность
1973 г.		1974 г.	
27. IV	209,81	9. V	253,93
5. V	127,65	22. V	818,39
10. V	247,55	31. V	488,82
20. V	515,66	7. VI	566,35
30. V	418,35	15. VI	832,26
10. VI	462,89	26. VI	931,39
21. VI	699,90	6. VII	1192,20
30. VI	829,37	15. VII	1330,38
11. VII	778,65	26. VII	1590,97
23. VII	725,19	4. VIII	1486,00
1. VIII	649,09	18. VIII	1324,83
10. VIII	718,65	7. IX	1088,61
23. VIII	388,20	14. IX	930,75
31. VIII	448,46	21. IX	687,92
11. IX	350,07	28. IX	615,68
22. IX	549,65	5. X	604,59
30. IX	587,89	12. X	544,64
13. X	394,82	25. X	413,81
—	—	2. XI	328,07
—	—	14. XI	479,41
—	—	24. XI	362,76
—	—	1. XII	403,26

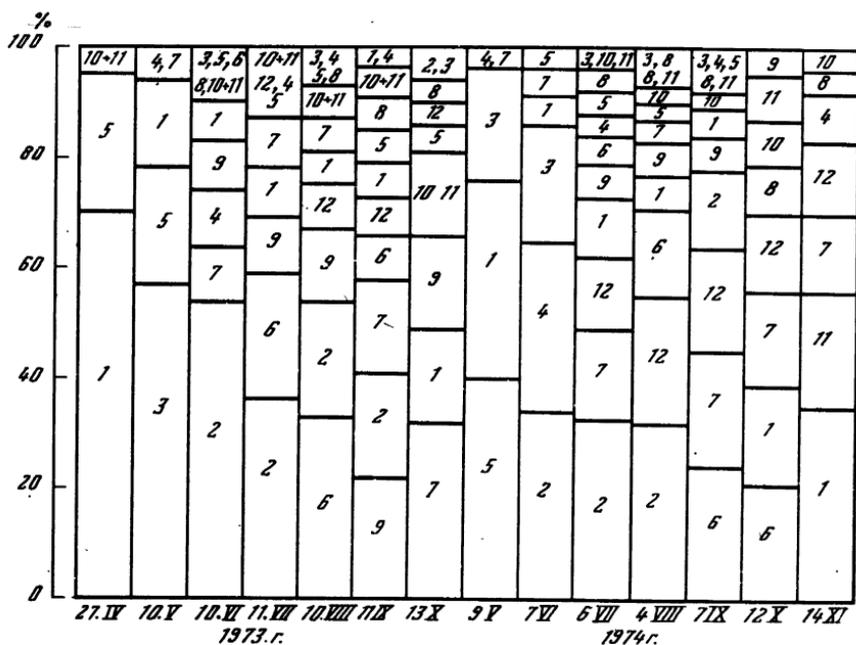


Рис. 14. Относительное обилие ракообразных в планктоне

По ординате отложены проценты численности видов от общей численности
 1 - *Eudiaptomus graciloides* взрослые; 2 - *E. graciloides* копепоидиты; 3 - *E. graciloides* науплиусы; 4 - *Cyclops strenuus* взрослые и копепоидиты; 5 - *C. strenuus* науплиусы; 6 - *Diaphanosoma brachyurum*; 7 - *Bosmina longirostris*; 8 - *Ceriodaphnia pulchella*; 9 - *Daphnia cucullata*; 10 - *D. longispina*; 11 - *D. hyalina*; 12 - *D. cristata*

Что касается суммарной численности ракообразных, то 1974 г. характеризуется более высокими ее значениями, чем 1973 г., как в периоды максимального обилия рачков, так и при сравнении соответствующих отдельных дат (таблица).

Сравнение относительного обилия видов рачков (и отдельных возрастных стадий у копепод) (рис. 14) на разных этапах сезонного развития сообщества не позволяет выделить постоянного доминанта. Максимальные значения относительной численности попеременно имели разные виды или возрастные стадии. Более неравномерное распределение характерно для весеннего периода, к осени же происходило постепенное выравнивание распределения численности между видами (рис. 14), и, например, на гистограмме за 12 октября 1974 г. отчетливо видно отсутствие доминирующих видов в рачковом планктоне. Для точного выделения ранга относительного обилия вида необходимо использовать интегральные показатели, оценивающие величины численностей за весь сезон.

ЛИТЕРАТУРА

- Гляров А.М., Матвеев В.Ф., Сагйдачный А.Ю. Исследование распределения пресноводного зоопланктона при помощи корреляционного анализа. — ДАН СССР, 1975, т. 224, № 4, с. 947—949.
- Матвеев В.Ф. Сравнительная характеристика зоопланктона Глубокого озера за 1972—1973 и 1951 гг. — Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 4, с. 40—46.
- Матвеев В.Ф. Оценка конкуренции в природе с помощью метода множественной регрессии: анализ взаимодействия трех видов зоопланктона. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 6, с. 822—830.
- Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. Рачковый планктон. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1956, т. 7, с. 237—270.
- Щербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. Планктонные коловратки. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1957, т. 8, с. 163—182.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М., "Наука", 1967, 379 с.
- McNaugh D.C. Depth control by planktonic cladocerans in Lake Michigan. Publ. N 5. Great Lakes Research Division. The University of Michigan, 1966.
- Ponyi J.E. Crustacean-planktonstudien am Balaton. II. Beiträge zur Kenntnis der Systematik und Cyclomorphose einiger arten der Gattung Daphnia. — Annal. biol. Tihany, 1965, v. 32, S. 159—174.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКООБРАЗНЫХ В ПРИБРЕЖЬЕ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО

Н.М. КОРОВЧИНСКИЙ

Изучение фауны прибрежья озера Глубокого и в частности ракообразных началось сравнительно давно, но носило сначала эпизодический характер. Основной упор делался на выяснение систематического состава (Новиков, 1907). Впоследствии внимание уделялось исследованию перифитона, в состав которого ракообразные входят только периодически, и продуктивности животного населения зарослей (Дуплаков, 1933; Щербаков, 1961). Сезонная динамика отдельных видов ракообразных и их пространственное распределение в прибрежье озера практически не привлекали к себе внимания. Вопросу о горизонтальном распределении планктонных организмов в прибрежной зоне посвящена только одна работа (Муравейский, 1923). Кроме того, и систематический состав фауны этой группы в Глубоком озере до настоящего времени был выяснен недостаточно полно и в этом отношении представилась возможность внести некоторые дополнения.

МЕТОДИКА

Сбор проб производился в трех недалеко расположенных друг от друга местах у южного берега озера (станции I, II и III), где глубина у самого берега 50–80 см, у наиболее отдаленной от него кромки зарослей примерно 1,5 м, а средняя глубина около 1 м. Прибрежье такого типа является одним из наиболее типичных для озера: из макрофитов здесь в наибольшей степени развиваются растения с плавающими листьями, в основном кубышка — *Nuphar luteum* (L.) Smith, а грунт состоит из перемытого торфа с примесью крупных древесных остатков (Щербаков, 1961, 1967). Станции I и III были приурочены к участкам с зарослями кубышки, а на станции II растительность по каким-то причинам не развивалась, и этот отрезок прибрежья оставался открытым в течение всего сезона, так что представилась возможность провести сравнительное изучение двух различных типов литоральной зоны.

Пробы собирались планктоночерпачем Вовка каждые 8–12 дней, с 15 апреля по конец августа, в одно и то же время — во второй половине дня. Затем пробы были взяты 8 и 30 октября 1975 г.

Ранней весной на каждой станции лов производился последовательно с 5-кратным повторением на трех глубинах: 0–30, 30–60 и 60–90 см.

5 проб (объемом 11 л каждая), полученные с одного горизонта одной станции, суммировались. Таким образом, не облавливался только самый придонный слой воды — 5–10 см. Параллельно со взятием проб измерялась температура воды в поверхностном слое. С середины мая, т.е. со времени появления на поверхности воды большого количества листьев кубышки (на станциях I и III), в методике сбора были сделаны некоторые изменения, а именно: специальным приспособлением, представляющим собой полый плотный полиэтиленовый цилиндр, к которому снизу был герметично прикреплен мешок с большим отверстием из более мягкого полиэтилена, брались пробы с плавающими листьями кубышки и окружающей их водой. Мягкий полиэтиленовый мешок отверстием надевался сверху на лист, крепко перетягивался на глубине 30 см, а затем полученный объем воды с листом и верхней частью стебля поднимался в лодку и процеживался через планктонную сеть. Каждый раз таким образом бралось по две пробы на станциях I и III, остальные три раза в верхнем горизонте для облова свободной воды между растениями применялся планктоночерпатель. Пробы фиксировались 4%-ным формалином и обрабатывались под бинокуляром в камере Богорова, причем просматривались целиком для учета всех редких видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прежде чем приступить к рассмотрению основного материала, необходимо заметить, что весна 1975 г. была очень ранняя и теплая. Лед сошел уже 6 апреля полностью, 15 апреля были замечены пробивающиеся со дна ростки кубышки, 5 мая большинство ее листьев подошло к самой поверхности, а в заливе замечено несколько плавающих листьев. К середине мая заросли этих макрофитов почти полностью сформировались, тогда как А.П. Щербаков (1961, 1967) отмечает, что это обычно происходит только в июне. Таким образом, продолжительность сезона вегетации увеличилась примерно на месяц (май — конец октября — начало ноября). Ниже дана температура поверхностного слоя воды в прибрежье за сезон.

Дата	15.IV	25.IV	5.V	16.V	28.V	10.VI	20.VI	
t°	5,5	8,7	15,5	16	16	20,5	21,5	
Дата	28.VI	7.VII	15.VII	25.VII	5.VIII	15.VIII	26.VIII	8.X
t°	21	21,5	22,5	23	22	22	20,5	10,5

Как отмечалось ранее (Муравейский, 1923; Щербаков, 1961, 1967), фауна ракообразных в зарослях озера Глубокого, как и других озер, складывается из комплекса литоральных, в том числе зарослевых форм, жизнедеятельность которых тесным образом связана со всем набором условий, характерных для прибрежья, и пелагических видов, попадающих сюда из открытой части озера. Последние из-за большого объема свободной

воды в зарослях кубышки находят, по-видимому, здесь наиболее подходящие по сравнению с другими типами зарослей условия существования.

Начнем с исконных обитателей прибрежья. Многие авторы указывают на нахождение *Chydorus sphaericus* в пелагической зоне (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964; Rybak J., Rybak M., 1964; Смирнов, 1971, 1975) и относят его к эвритопным видам. По устному сообщению В.Ф. Матвеева, представители этого вида (*Chydorus* sp.) встречаются в пелагиали озера Глубокого во время цветения синезеленых водорослей. По имеющимся сведениям, его находили в озере в декабре (Грезе, Румянцев, 1910), а также в январских пробах 1975 г. Весной резкий пик его численности наблюдался в середине мая (до 10 000 экз./м³), к концу мая численность снизилась и держалась на этом уровне с некоторыми колебаниями до конца августа (рис. 1). В заметном количестве присутствовал в участках прибрежья, свободных от растительности, хотя заросли предпочитает больше и держится там в основном в верхнем слое воды. Интересно, что, по другим сведениям, *Chydorus sphaericus* в дневное время держится у дна, а после захода солнца распределяется по глубинам равномерно (Berg, Nygaard, 1929; цит. по Смирнову, 1971). В весеннее время на поверхности тела хидорусов часто можно было видеть эпибионтов — инфузорий типа *Vorticella*, а в полости тела — паразитических простейших, нередко в большом количестве.

Alonella nana также встречалась подо льдом. Весной ее численность постоянно повышалась, начиная с середины апреля, и в начале мая дала первый пик, затем произошло уменьшение ее количества, и второе заметное развитие ее наблюдалось в начале августа (см. рис. 1). Самцы единично встречались в апреле—начале мая, потом более или менее регулярно с конца июля. Обычно этот рачок моноцикличен (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964), но в данном случае из-за необычных климатических условий наблюдалась его дициклия. В зарослях макрофитов в большем количестве попадался в нижних слоях воды (см. рис. 8).

Diapertura affinis отмечалась в пробах, начиная с конца апреля, в незначительном количестве. Сравнительно заметное увеличение ее численности произошло в конце июня. Самцы обнаружены в конце октября. Заметно чаще и в большем числе *V. affinis* попадалась в нижнем слое воды (см. рис. 8).

Сезонная динамика *Astorerus haerae* характеризовалась непрерывным повышением численности, начиная с конца апреля до конца августа (рис. 3). То же наблюдается и в некоторых других водоемах (см., например, Мордухай-Болтовской, 1974). В октябре много самцов. Держится в основном в придонном слое воды (см. рис. 8).

Несколько позже появляющийся *Graptoleberis testudinaria* сравнительно более многочисленный, чем три предыдущих вида. Наиболее массовое его развитие отмечено в начале июля (до 1350 экз./м³) (рис. 2). Самцы изредка попадались начиная с 25 июля, а в октябре их было много. Хотя имеется указание, что этот вид по преимуществу донный обитатель (Бенинг, 1941), в зарослях кубышки Глубокого озера он явно предпочитает находиться в поверхностном слое воды (см. рис. 8).

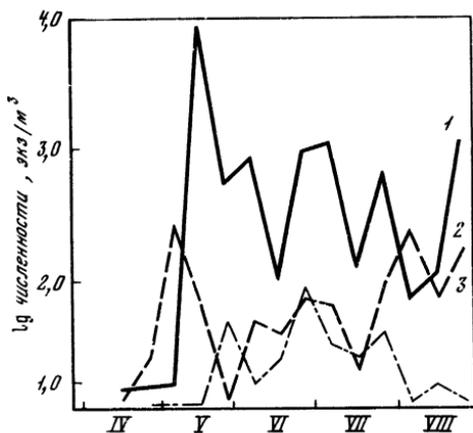


Рис. 1

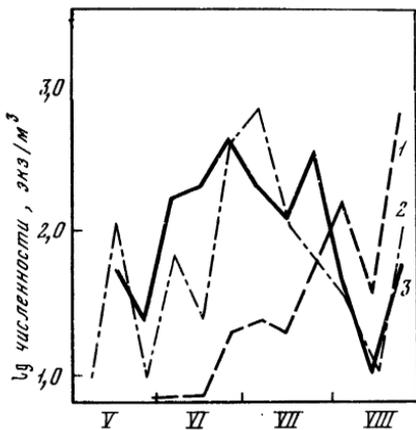


Рис. 2

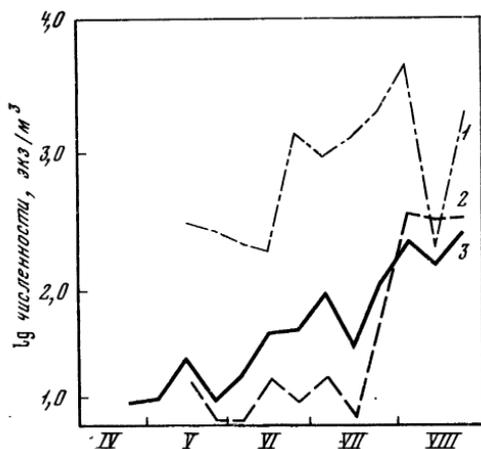


Рис. 3

Рис. 1. Сезонная динамика *Chydorus sphaericus* (1), *Alonella nana* (2), *Biapertura affinis* (3)

Рис. 2. Сезонная динамика *Alonella exigua* (1), *Graptoleberis testudinaris* (2), *Alona costata* (3)

Рис. 3. Сезонная динамика *Pleuroxus truncatus* (1), *Eurycercus lamellatus* (2), *Acroperus harpae* (3)

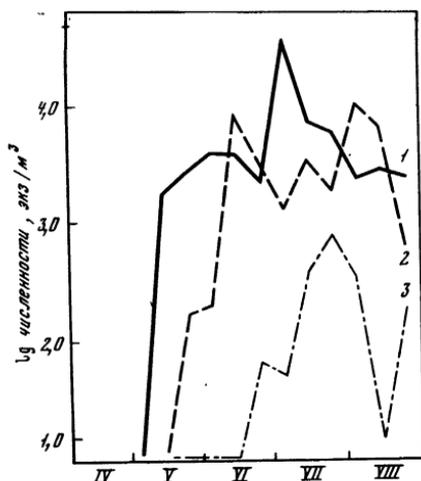
Eurycercus lamellatus встречался в весьма незначительном количестве, начиная с середины мая, и только к началу августа стал более обычен (400 экз./м³) (рис. 3). Таким образом, по сравнению с некоторыми другими водоемами, где он является одним из руководящих видов фитофильной фауны и где его численность достигает десятков тысяч на 1 м³ (Мордухай-Болтовской, 1972, 1974; Смирнов, 1971), в Глубоком озере этот вид довольно редок. Держится в зарослях в основном в нижнем слое воды, у дна (см. рис. 8).

Alona costata появилась в составе прибрежной фауны в заметном количестве в середине мая, численность ее держалась на довольно высоком уровне с июня до конца июля, затем последовал резкий спад, а с середины августа наблюдалось ее вторичное нарастание (см. рис. 2). Самцы присутствовали в октябре. Наибольшая плотность особей отмечена в поверхностном слое воды (см. рис. 8).

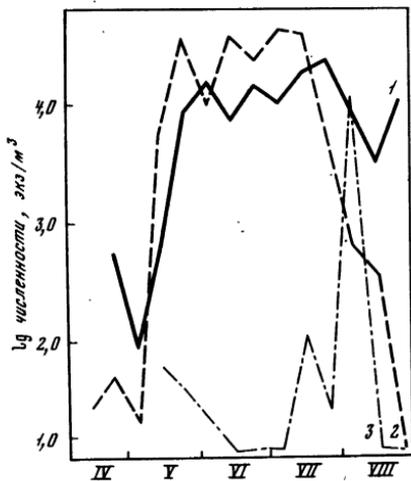
Численность *Alonella exigua* (виды, впервые указанные для Глубокого озера, подчеркнуты) постепенно повышалась в течение сезона и в конце августа достигла наибольшей величины (см. рис. 2). Самцы попадались с конца августа. В наибольшем числе улавливалась в поверхностном слое воды (см. рис. 8).

Pleuroxus truncatus являлся наряду с *Chydorus sphaericus* наиболее многочисленным видом хидорид в исследуемом типе зарослей. Наиболее массовое его развитие наблюдалось в начале августа (до 5200 экз./м³) (см. рис. 3). Самцы в довольно большом количестве присутствовали в начале октября. Обитатель преимущественно поверхностного слоя воды. Кажется вполне закономерным, что у многих рассмотренных выше видов ход кривой сезонной динамики численности во многом похож, поскольку эти систематически близкие ракообразные сем. Chydoridae ведут в общем сходный образ жизни. Вся их жизнедеятельность теснейшим образом связана со всем набором условий, характерным для литорали, в частности с растительностью, на поверхности которой они проводят много времени, питаясь обрастаниями и детритом. Следовательно, на какие-либо важные изменения во внешней среде они должны отвечать примерно сходным образом. Так, довольно резкое возрастание численности *Chydorus sphaericus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Alonella nana*, *Pleuroxus truncatus*, *Alona costata* в мае можно связать с развитием зарослей, уже в значительной мере сформировавшихся к этому времени, и прогревом воды в прибрежье. У большинства этих видов наблюдались синхронные изменения в августе, когда после наивысшего за весенне-летний сезон пика численности произошел ее резкий спад и новый подъем к концу этого месяца, что связано, возможно, с выеданием хищниками и установлением к концу лета в зарослях особо благоприятных условий, в первую очередь трофических (сильное развитие обрастаний, обильное накопление детрита и т.д.). Такие же особенности сезонной динамики хидорид характерны и для других водоемов (Смирнов, 1971; Мордухай-Болтовской, 1974). В исследованном типе зарослей озера многочисленны *Sida crystallina*, что отмечалось и ранее (Новиков, 1907; Щербаков, 1961, 1967), и *Bosmina longirostris*. Первый из этих видов появился в конце апреля, затем его численность стала очень быстро возрастать и достигла максимума в начале июля (до 40 000 экз./м³), после чего начался спад (рис. 4), и к середине октября он выпал из состава прибрежной фауны. *Bosmina longirostris* появилась весной несколько ранее, чем *Sida crystallina*, и численность ее держалась на весьма высоком уровне с конца мая до середины июля и резко снизилась к концу лета (рис. 5). В довольно заметном количестве попадалась в конце июля *Scapholeberis mucronata* (до 1000 экз./м³). Вертикальное распределение этих видов интересно в том отношении, что босмина избегает верхнего слоя воды в заросшей литорали, а сида и скафолеберис в наибольшей степени осваивают именно этот биотоп (см. рис. 8).

Высокой численности в прибрежной зоне достигает *Polyphemus pediculus*, а из других хищников часто встречались *Macroscyclops albidus* и *Euscyclops macrurus*. Молодь полифемуса появилась в середине мая и уже в июне—августе этот планктонный вид был весьма обилен в литорали,



Р и с. 4. Сезонная динамика *Sida crystallina* (1), *Polyphemus pediculus* (2), *Scapholeberis mucronata* (3)



Р и с. 5. Сезонная динамика *Ceriodaphnia cf. pulchella* (1), *Bosmina longirostris* (2), *B. obtusirostris* (3)

особенно в открытой (до 26 000 экз./м³) (см. рис. 4). Не наблюдалось дициклии в его развитии, которая обычно ему присуща (Мануйлова, 1964). Держится *P. pediculus* преимущественно в поверхностном слое воды (рис. 8).

Придонный *Macroscyclops albidus* достигал за сезон наибольшего уровня численности два раза: к середине мая и в конце июня—начале августа, а *Euscyclops macrurus* — один раз в конце июля (рис. 6). Последний вид примерно одинаково ловился на всех глубинах (см. рис. 8).

Кроме видов с довольно высокой плотностью популяций встречались виды редкие, попадавшие нерегулярно из-за своей очень низкой численности или из-за того, что не облавливались основные места их локализации (поверхность грунта с тонким слоем воды над ним). Сведения об этих видах представлены в табл. 1.

В 1976 г. найдены не указанные ранее для озера Глубокого *Oxyurella tenuicaudis*, *Lathonura rectirostris*, *Pyocryptus sordidus* (Cladocera), *Cyclops insignis* Claus, *Acanthocyclops languidus* (Sars) (Copepoda).

Все рассмотренные виды ракообразных можно было найти как в заросшей, так и в открытой литорали, но численность большинства их в последней гораздо меньше (табл. 2), за исключением *Polyphemus pediculus* и *Bosmina longirostris*, которые как более эвритопные и не связанные непосредственно с растительностью, все же вне мелководья практически не встречаются (Мордухай-Болтовской, 1974) и распределяются здесь более или менее равномерно.

В исследованном типе прибрежной зоны основные площади субстрата сосредоточены в прямо противоположных по вертикали плоскостях (листья в поверхностном слое воды и дно с донной растительностью и

Т А Б Л И Ц А 1

Встречаемость редких литоральных видов

Вид	Период	Слой воды
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F.M.)	Конец мая – середина августа	Придонный
<i>P. laevis</i> Sars	Начало мая – середина августа	”
<i>P. uncinatus</i> Baird	Конец июня – конец августа	”
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler (Baird)	Середина июня – конец июля	”
<i>Pseudochydorus globosus</i>	Августа – начало октября	”
<i>Leydigia leydigi</i> (Schoedler)	Июнь	”
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F.M.)	Конец апреля – конец августа	”
<i>A. guttata</i> Sars	Апрель – начало октября	Не установлен
<i>Biapertura intermedia</i> (Sars)	Начало июня – конец октября	То же
<i>Chydorus ovalis</i> Kurz	Середина апреля	”
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	Конец мая – октябрь	”
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F.M.)	Конец мая – начало октября	”
<i>Acanthocyclops gigas</i> (Claus)	Апрель – начало мая	Придонный
<i>A. vernalis</i> (Fischer)	Апрель	”
<i>Microcyclops bicolor</i> (Sars)	Июнь – август	Средний и придонный
<i>M. varicans</i> (Sars)	Май – август	То же
<i>Drepanothrix dentata</i> (Eurén)		Придонный (Смирнов, 1976)
<i>Eucyclops macruroides</i> (Lill.)	Конец апреля – начало октября	Не установлен
<i>E. serrulatus</i> (Fischer)	Конец июня – начало октября	То же
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisch.)	Май – конец августа	”
Копеподиты Copepoda Parasitica (Ergasilidae)	Конец мая – конец августа	”
Личинки и взрослые самки карповых вшей (<i>Argulus</i>)	Начало мая – начало июля	”
Ostracoda	Конец апреля – начало октября	”

пр.), разделенных относительно большим объемом свободной воды. Стебли кубышки и прочие по сравнению с ними как субстрат имеют небольшое значение. Соответственно и весь биоценоз фитофильных ракообразных в дневное время оказывается разделенным на две довольно четко пространственно разобщенные группы. Одну их этих групп составляют виды, находящие лучшие для себя условия обитания среди плавающих листьев; некоторые из них имеют морфофункциональные особенности строения, благодаря которым они лучше приспособлены к существованию в кон-

ТАБЛИЦА 2

Количество ракообразных (экз. /м³) на разных глубинах в зарослях и открытой литорали

Вид	Заросли кубышки			Открытая (незаросшая) литораля		
	Глубина, м					
	0-0,3	0,3-0,6	0,6-0,9	0-0,3	0,3-0,6	0,6-0,9
<i>Chydorus sphaericus</i>	1440*	414	612	230	150	143
(O.F.M.)	9790	660	1800	1100	414	340
<i>Alonella nana</i> (Baird)	50	100	140	42	24	50
	64	110	270	18	—	—
<i>A. exigua</i> (Lill.)	250	70	60	60	7	5
	1300	36	70	360	18	—
<i>Alona costata</i> Sars	290	60	43	54	13	8
	810	154	70	70	18	36
<i>Biapertura affinis</i>	6	20	32	7	10	13
(Leydig)	10	90	100	10	10	36
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	300	40	55	13	20	14
	1350	30	20	110	20	—
<i>Acroperus harpae</i>	10	80	130	11	6	30
(Baird)	30	20	260	—	—	—
<i>Pleuroxus truncatus</i>	1340	140	100	50	65	3
(O.F.M.)	5160	620	230	—	—	—
<i>Eurycercus lamellatus</i>	5	65	120	15	25	20
(O.F.M.)	10	20	410	—	—	—
<i>Sida crystallina</i>	6770	570	240	1100	25	18
(O.F.M.)	40140	2250	800	2770	—	70
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F.M.)	200	50	25	20	17	—
	980	630	180	110	160	—
<i>Polyphemus pediculus</i> L.	4900	330	230	4210	680	40
	12650	770	1190	26410	6410	290
<i>Ceriodaphnia</i> cf. <i>pulchella</i>	970	10000	11630	2000	3130	1660
	680	20380	32000	1480	1310	1400
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Liévin	480	920	1480	680	1500	1120
	4000	5850	9500	4520	6160	3420
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F.M.)	2380	22000	17230	13000	14800	6860
	4000	56700	54300	68200	6160	3420
<i>B. obtusirostris</i>	40	25	20	1220	1120	770
	150	120	36	15500	13100	9070
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer	790	1100	1200	1100	2120	1000
	2000	1800	2040	1760	3180	2740
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jur.)	55	280	550	50	30	60
	—	50	620	70	20	—
<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars)	130	150	110	40	10	20
	360	290	270	30	30	—
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lill.)	250	790	1240	1500	3400	4460
	940	1240	1100	11000	26650	32100

* Верхняя строка — среднее количество за сезон в данном слое воды, нижняя — в время максимума развития. В данном случае началом сезона для расчета численности всех видов, кроме *Cyclops strenuus*, считали время, когда заросли уже сформировались (середина мая).

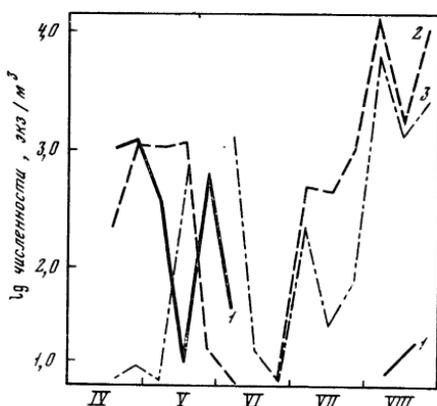
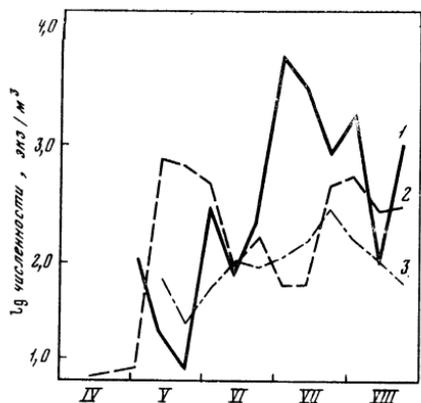


Рис. 6. Сезонная динамика *Diaphanosoma brachyurum* (1), *Macrocyclus albidus* (2), *Eucyclops marcurus* (3)

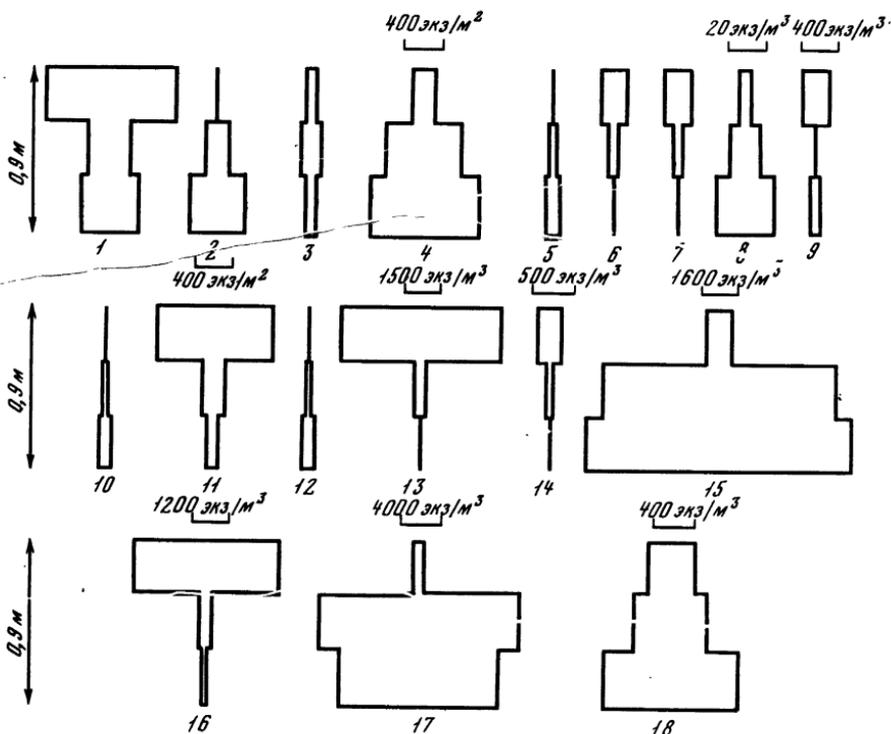
Рис. 7. Сезонная динамика *Cyclops strenuus* (1), науплиусов копепоид (2), *Eudiapto- mus graciloides* (3)

такте именно с таким субстратом. К ним относятся *Chydorus sphaericus*, *Alonella exigua*, *Alona costata*, *Graptoleberis testudinaria*, *Pleuroxus truncatus*, *Sida crystallina*. Сюда же следует отнести *Polyphemus pediculus* и *Scapholeberis mucronata*. Во вторую группу, объединяющую виды, ведущие преимущественно придонный образ жизни, входят *Diapertura affinis*, *Acroperus harpae*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus laevis*, *P. uncinatus*, *Camp- tocercus rectirostris*, *Pseudochydorus globosus*, *Disparalona rostrata*, *Alona quadrangularis*, *Leydigia leydigi*, *Macrocyclus albidus*, *Microcyclus bicolor*, *M. varicans*, *Acanthocyclops gigas*, *A. vernalis*, (список не полный, поскольку пробы со дна не брались). Нетрудно заметить, что в поверхностном слое сосредоточены наиболее массовые виды, плотность популяции каждо- го из которых здесь на самом деле еще больше, если учесть, что они распределены не в кубическом метре как таковом, а в довольно тонком 30-сантиметровом слое воды (концентрация особей при этом становится примерно в 3 раза выше). Причиной этого, наверное, в первую очередь является наличие здесь летом более благоприятных трофических условий. Крупные листья представляют тот обширный по площади субстрат, на котором в наибольшей степени развивается перифитон (Щербаков, 1967) и на котором может находиться огромное количество ракообраз- ных, проводящих на растениях большую часть времени. Такая теснейшая связь приповерхностно живущих видов с растительностью проявилась еще и в том, что в основном только они бурно реагировали резким увели- чением численности на весеннее развитие зарослей (см. рис. 1–4), тогда как у придонных этого почти не наблюдалось. Свообразный ход кривой численности *Acroperus harpae* и *Eurycercus lamellatus*, которые постепенно достигают максимума развития только в конце лета – осенью (рис. 3), возможно, объясняется тем, что только к этому времени в при- донном слое накапливается значительное количество детрита, немалую долю которого составляют отмершие ракообразные из поверхностного

слоя воды литорали. Процесс отмирания этих ракообразных особенно усиливается во время их наиболее массового развития, приуроченного к более ранним срокам — июлю — началу августа (см. рис. 2—4). Как раз в это время в пробах встречались мертвые деформированные особи *Sida crystallina*. Как известно, отмирание рачков составляет важный фактор нарастания численности бактерий в водоемах (Мануйлова, 1964). Не случайно к концу лета стал довольно регулярно попадаться в придонных пробах *Pseudochydorus globosus* — специализированный вид, питающийся трупами. Конечно, благотворно влияет на развитие прибрежно-придонных видов не только "дождь трупов", но и позднее (по сравнению с другими макрофитами) разрастание холодоустойчивой элодеи (Мордухай-Болтовской, 1974) и другие факторы, пока еще точно не установленные.

Из пелагических видов в прибрежной зоне ранней весной наиболее массовым был *Cyclops strenuus*, причем в середине и конце апреля преобладали копепоиды взрослые особи (рис. 7), а пик численности науплиусов имел место раньше, вероятно, еще подо льдом. К концу мая этот циклоп исчез из литорали совершенно, и его копепоиды были отмечены здесь единично только в августе и в гораздо большем количестве в сентябре. По данным Щербакова (1967), подробно изучавшего рачковый зоопланктон в 1951—1952 гг., максимум развития взрослых особей этого вида наблюдается в конце весны — начале лета. Наблюдения в 1973 г. выявили примерно ту же картину (Матвеев, 1975). Можно сделать вывод, что из-за необычайно теплой ранней весны весь цикл развития *Cyclops strenuus* сдвинулся примерно на месяц. То же явление наблюдалось у *Eudiaptomus graciloides* и *Diaphanosoma brachyurum*. У первого из них первый максимум копепоидов и взрослых особей отмечен в мае, второй — в августе (обычно летом и осенью), а необыкновенно рано появившаяся диафанозома (в начале мая) достигла наибольшей численности в начале июля (обычно в конце июля — августе) (рис. 8). Обращает на себя внимание полное исчезновение *Eudiaptomus graciloides* из прибрежья в конце мая и резкое снижение его количества в конце июня. В пелагиали ход кривой изменения численности этого вида гораздо более плавный. *Bosmina obtusirostris* (*B. longirostris* у А.П. Щербакова и В.Ф. Матвеева) встречалась в прибрежье в незначительном количестве. Ее максимум здесь отмечен в начале августа (рис. 5); второй, более ранний пик отмеченный Щербаковым, не наблюдался.

С.Д. Муравейский (1923), изучая горизонтальное распределение планктонных организмов в литорали, относил *Ceriodaphnia pulchella* к семи пелагическим видам, отмечая при этом, что она встречается в прибрежной зоне в большем количестве, чем в пелагической. По нашим данным, этот вид предпочитает находиться среди зарослей (см. табл. 2). В то же время его сезонная динамика значительно отличалась от той, которую приводя в своих работах А.П. Щербаков (1967) и В.Ф. Матвеев (1975). А.П. Щербаков (1967, с. 191) относит *C. pulchella* к пелагическим видам и пишет, что "нарастание ее численности идет постепенно, и максимум наблюдается лишь в конце августа". В.Ф. Матвеев наблюдал максимум этого вида в пелагиали в сентябре. По нашим данным, уже к началу июня количеств



Р и с. 8. Вертикальное распределение в дневное время некоторых видов ракообразных в зарослях кубышки

По вертикали — глубина, по горизонтали — среднее количество за сезон (экз./м³) в данном слое воды. 1 — *Chydorus sphaericus*; 2 — *Macrocyclus albidus*; 3 — *Eucyclops macrurus*; 4 — *Eudiaptomus graciloides*; 5 — *Alonella nana*; 6 — *A. exigua*; 7 — *Alona costata*; 8 — *Biapertura affinis*; 9 — *Graptoleberis testudinaria*; 10 — *Acroperus harpae*; 11 — *Pleuroxus truncatus*; 12 — *Eurycercus lamellatus*; 13 — *Sida crystallina*; 14 — *Scapholeberis mucronata*; 15 — *Ceriodaphnia cf. pulchella*; 16 — *Polyphemus pediculus*; 17 — *Bosmina longirostris*; 18 — *Diaphanosoma brachyurum*

цериодафний в прибрежье достигло максимального значения и оставалось на таком уровне до конца лета (см. рис. 5). Подобная картина наблюдалась у *Bosmina longirostris*, о которой говорилось выше.

Следует отметить, что систематическая принадлежность цериодафний озера Глубокого окончательно не выяснена и упомянутый выше вид пока правильнее называть *Ceriodaphnia cf. pulchella*. Не исключено, что в пелагиали и литорали представлены разные виды.

Из других пелагических видов изредка попадалась в малых количествах *Daphnia cucullata* и совсем редко *Leptodora kindtii*.

Как видно из табл. 2, *Eudiaptomus graciloides* и *Bosmina obtusirostris* довольно редко встречались в заросших кубышкой участках литорали, а там, где макрофиты отсутствовали, концентрировались в массе. *Diaphanosoma brachyurum* как будто бы менее чувствительна в этом отношении и распределялась в прибрежье более или менее равномерно.

1,4,12,15,19	1,3,5,7-11, 13-20	1,5-7,9-20	1,5,8-21	4,5,7,9-11, 14-21
2	12	8	5	12
	2	2		7
3			4	4
	4	4		
4			4	4

IV

V

VI

VII

VIII

Р и с. 9. Относительная численность (в %) ракообразных в прибрежье за сезон (римскими цифрами обозначены месяцы)

1 – *Eudiaptomus graciloides*; 2 – *Ceriodaphnia cf. pulchella*; 3 – *Cyclops strenuus*; 4 – *Bosmina longirostris*; 5 – *B. obtusirostris*; 6 – *Sida crystallina*; 7 – *Diaphanostoma brachyurum*; 8 – *Polyphemus pediculus*; 9 – *Scapholeberis mucronata*; 10 – *Macrocyclus albidus*; 11 – *Eucyclops macrurus*; 12 – *Chydorus sphaericus*; 13 – *Pleuroxus truncatus*; 14 – *Alonella exigua*; 15 – *A. nana*; 16 – *Alona costata*; 17 – *Eurycerus lamellatus*; 18 – *Graptoleberis testudinararia*; 19 – *Acroperus harpae*; 20 – *Biapertura affinis*; 21 – *Microcyclus bicolor*

По разнообразию и относительному обилию видов фауна ракообразных в еще незаросшем прибрежье ранней весной (апрель) резко отличалась от поздневесенней – летней (рис. 9). 79% количества всех ракообразных в это время составляли копеподиты и взрослые особи *Cyclops strenuus*, остальную часть – в основном молодь *Ceriodaphnia cf. pulchella* (16,5%). С мая, особенно после окончания формирования зарослей кубышки (середина мая), общая картина существенно изменилась: циклопы исчезли, и на первое место по численности вышла *Bosmina longirostris*, которая удерживала первенство вплоть до августа. Второе место по-прежнему занимала цериодафния.

Относительная численность большинства фитофильных видов постоянно была достаточно низкой, но общая их доля постепенно повышалась в течение сезона (от 2,4% в апреле до 27,3% в августе). Из этих видов в заметном количестве присутствовал в мае довольно эври-

топный *Chydorus sphaericus*, а во второй половине лета *Sida crystallina* (до 13,3% в июле) и *Pleuroxus truncatus* (до 6,1% в августе). В августе снова произошло существенное перераспределение относительного обилия видов, и доминирующее положение стала занимать *Ceriodaphnia cf. pulchella*, а численность босмины резко сократилась. Гораздо более многочисленными стали *Polyphemus pediculus* (17,5%) и *Eudiaptomus graciloides*.

Таким образом, в заросшей кубышкой литорали озера Глубокого доминирующее по численности положение в течение всего сезона занимали прибрежные виды ракообразных, ведущие свободно-плавающий образ жизни (первичные фильтраторы *Ceriodaphnia cf. pulchella*, *Bosmina longirostris*, хищник *Polyphemus pediculus*). Второе место занимали фитофильные виды, так или иначе использующие при своей жизнедеятельности растительный субстрат или связанные со дном (из первичных фильтраторов в первую очередь — *Sida crystallina*, вторичные фильтраторы — кладоцеры сем. *Chydoridae*, хищные и всеядные copeподы *Cyclopoida*).

Настоящие планктонные ракообразные, населяющие в основном пелагиаль, были в зарослях в качественном и количественном отношении весьма немногочисленны (из них наиболее часто встречались *Diaphanosoma brachyurum* — до 5,8% в июле и *Eudiaptomus graciloides* — до 10% в августе). В то же время Щербаков (1967, с. 242) пишет, что в этом типе зарослей "наиболее многочисленны были пелагические виды и особенно *Eudiaptomus graciloides* и *Mesocyclops leuckarti*".

Если рассматривать развитие биоценоза прибрежных ракообразных во времени (от весны к осени), то хорошо заметна тенденция к постепенному сокращению явного количественного преобладания одного какого-либо вида и выдвиганию на первый план большего числа достаточно многочисленных видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бенинг А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси, 1941, 384 с.
- Грезе Б., Румянцев А. О зимней микрофауне и микрофлоре Глубокого озера и других водоемов окрестностей г. Москвы. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1910 т. 3, с. 148—171.
- Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона. — Труды Лимнол. станции в Косяне, 1933, вып. 16, с. 9—160.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. — В кн.: Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР, т. 88. Л., "Наука", 1964, 327 с.
- Матвеев В.Ф. Сравнительная характеристика зоопланктона Глубокого озера за 1972—1973 и 1951 гг. — Гидробиол. журн., 1975, т. 11, № 4, с. 10—46.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Труды Дарвин. гос. заповедника, 1974, вып. 12, с. 158—195.
- Муравейский С.Д. К вопросу о горизонтальном распределении планктонных организмов в прибрежной зоне. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1923, т. 6, вып. 1, с. 14—23.
- Новиков А.В. Кладоцера Глубокого озера и его окрестностей. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1907, т. 2, с. 127—143.

- Смирнов Н.Н.* Chydoridae фауны мира. — В кн.: Фауна СССР. Ракообразные, т. 1, вып. 2. Л., "Наука", 1971.
- Смирнов Н.Н.* Биология ветвистоусых ракообразных — В кн.: Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных, 1975, т. 3.
- Смирнов Н.Н.* Macrothricidae и Moiridae фауны мира. — В кн.: Фауна СССР. Нов. сер., № 112. Ракообразные, т. 1, вып. 3. Л., "Наука", 1976. 237 с.
- Шербаков А.В.* Продуктивность животного населения прибрежных зарослей Глубокого озера. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1961, т. 11, с. 285–298.
- Шербаков А.В.* Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. М., "Наука", 1967.
- Rybak M., Rybak J.J.* Crustacea of the summer plancton in the littoral of lakes in the Wegorzewo District. — *Ecologia Polska*, 1964, Ser. A. XII, N 10, p. 147–158.

О ПИТАНИИ ОКУНЯ В ОЗЕРЕ ГЛУБОКОМ

О.С. БОЙКОВА

Окунь — один из наиболее многочисленных видов рыб в Глубоком озере, за время существования биологической станции неоднократно служил объектом различных исследований. Однако оказалось, что о питании глубоководного окуня, особенно средних возрастов, известно крайне мало. Наиболее подробно изучено питание личинок и особенно сеголетков окуня в озере Глубоком. В работе Н.Н. Дислера (1950) о развитии органов боковой линии рыб содержатся сведения о качественном составе пищи молоди рыб на различных этапах ее развития. С этими данными хорошо согласуются отдельные наблюдения К.Г. Константинова (1957). Но наиболее полные сведения о питании сеголетков окуня длиной 2—6,7 см можно найти в работе М.Н. Кривобока (1952). Помимо качественного состава пищи им рассматриваются количественные соотношения отдельных групп организмов в питании, их изменение по сезонам и годам, а также рассчитаны величины суточного рациона.

Гораздо хуже обстоит дело с изучением питания окуней среднего возраста. Только И.П. Шамардиной (1967) приводятся сведения о составе пищи рыб размером 5—45 см. Она отметила, что окуни длиной до 15 см имеют смешанное питание и используют в качестве корма ракообразных, личинок насекомых и рыб, последних в небольшой степени. Окуня длиной 15 см окончательно переходят к хищничеству и питаются главным образом плотвой. И.П. Шамардина располагала материалом, собранным только в августе, поэтому никаких данных о сезонных изменениях в питании ею не получено. Именно эту задачу — сравнить питание окуня размером 9—13 см с качественной и количественной стороны в разное время года мы и поставили в своей работе.

Отлов рыб в 1975 г. проводился ставными сетями с диаметром ячеи 14 мм, длиной 16 м и высотой 1,5 м с апреля по август и далее в октябре не реже двух раз в месяц.

Сети ставили вблизи биостанции и проверяли через каждые 2—3 часа. Окунь ловился плохо, особенно ранней весной и поздней осенью. За весь преднерестовый период нам удалось поймать только 2 окуня, в октябре — 6, причем 4 в середине октября и 2 в конце. Состав пищи у рыб, пойманных в октябре, оказался очень сходным, поэтому мы посчитали возможным объединить их в одну пробу. Но даже летом для того, чтобы наловить необходимое количество рыб (не менее 10 экз.), отлов приходилось вести в течение 2—4 дней в светлое время суток.

Всего было поймано 120 рыб размером от 9,0 дл 13,0 см (длина до конца чешуйного покрова).

Материал обрабатывался по стандартной весовой методике, указанной в методическом пособии (Боруцкий, 1974). В пищевом комке ракообразные определялись до вида, насекомые — до отряда, причем у хиромид различались личинки и куколки, рыбы — до семейства.

Для количественной оценки питания использовались следующие показатели.

1. Среднее значение общего индекса наполнения в продцимиллях.
2. Среднее значение частного индекса потребления в продцимиллях.
3. Доля данного организма или группы организмов в процентах.
4. Встречаемость, выраженная дробью, числитель которой равен числу рыб, в пище которых найден тот или иной пищевой компонент, а знаменатель — общему количеству рыб в пробе.

Способ вычисления первого и второго показателей в нашей работе отличался от общепринятого (Методическое пособие, 1974) главным образом тем, что вес пищи делили не на вес рыбы, а на вес ее тушки (без внутренностей), чтобы избежать ошибок, связанных с тем, что вес рыб в значительной степени зависит от веса гонад, сильно меняющегося по сезонам.

Средние значения общего индекса наполнения, характеризующие степень накормленности окуней, были получены на основании индивидуальных общих индексов наполнения. При этом общие индексы наполнения отдельных рыб суммировались, а затем делились на количество рыб в пробе, независимо от того, имела ли отсутствовала у них пища.

Частные индексы потребления, позволяющие оценить, какая биомасса данного вида организмов выедается, вычислялись как отношение восстановленного веса этих пищевых компонентов к весу тушки рыбы, которая их съела. Стандартные веса организмов взяты из работ Антиповой и др. (1971), А.С. Константинова (1958), Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1954), С.Н. Уломского (1954, 1958).

Средние значения частных индексов потребления рассчитывались тем же способом, что и средние значения общего индекса наполнения.

Наконец, доля какого-либо компонента в пище окуня вычислялась как отношение среднего значения частного индекса потребления к среднему значению общего индекса потребления (сумма частных), выраженное в процентах.

Окуня можно отнести к зоофагам с широким спектром питания. Растительная пища, встречающаяся иногда в их желудках, имеет второстепенное значение. Пищей окуню могут служить личинки, куколки и имаго насекомых, низшие и высшие ракообразные, черви, моллюски, рыбы, часто собственная молодь (Вадзис и др., 1968; Гуляева, 1951). Отмечено также поедание окунем икры других рыб (Гуляева, 1951; Захарова, 1956).

Состав пищи окуня в значительной степени отражает состояние кормовой базы водоема.

В реках, а вероятно, и в водохранилищах (Спановская, 1948) спектр его питания уже, чем в озерах. В то же время в одних озерах окунь питает-

ся преимущественно планктоном, например в озере Вуртсьярв (Жангур, Тьльп, 1974), в других — бентосом (озера Сартлан — Кассихина, 1971), в третьих — и тем и другим (озеро Зайсан — Дианов, 1957). Различаются также сроки перехода окуня к хищничеству.

Во многих озерах окунь представлен двумя биотипами: прибрежный, медленно растущий, питается главным образом беспозвоночными, и глубинный, быстрорастущий, в пище которого значительно выше доля рыбы.

В пище окуня размером 9—13 см обнаружено более 30 различных компонентов. Их можно разделить на 4 основные группы: насекомые, ракообразные, рыба и растительные остатки. Последние имели второстепенное значение. Характерно, что в равной мере широкоозерским окунем используется как бентос, так и планктон.

Одним из основных и постоянных компонентов питания были насекомые: личинки и куколки хирономид, личинки стрекоз, поденок, вислокрылок, ручейников, жуков, бабочек и крайне редко имаго жуков. Личинки и куколки хирономид встречались в пище окуня с апреля по август более чем в половине просмотренных желудков, тогда как другие насекомые попадались, как правило, периодически, лишь у немногих рыб. Однако иногда они составляли очень высокий процент по весу в пищевом комке, как, например, поденки в середине мая (табл. 1, 2).

Вторым важным компонентом пищи окуня были *Copepoda* и *Cladocera*. Среди последних различались зарослевые, или литоральные, и пелагические. Копеподы представлены двумя пелагическими видами: *Cyclops strenuus* и *Eudiaptomus graciloides*, встречающимися, однако, и в литорале озера (Щербаков, 1967; Коровчинский, наст. сборник).

Пелагические клadoцеры включали около 7—8 видов: *Leptodora kindtii* D. *cucullata*, D. sp. (D. *hyalina* и D. *longispina*), *Bosmina obtusirostris*, *Diaphanosoma brachiurum*, *Ceriodaphnia* sp. Последние два вида не играли в питании существенной роли.

Начиная с середины мая — июне в желудках окуней попадались литоральные клadoцеры, в первую очередь *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus* и *Diapertura affinis*, прочие — единично.

В желудках окуней встречалось одновременно от 1 до 10 различных компонентов пищи, причем планктонные и бентосные нередко вместе. Доминировал обычно один компонент. В 8% случаев один компонент составлял 100%, в 65 — более 60%, и только в 27% случаев два и более видов имели приблизительно равную долю в пище.

В одном улове часто встречались рыбы с разной пищей в желудках, поэтому питание окуня в данное время года оценивалось средними показателями по улову.

Анализ этих данных показал, что не только количественные характеристики, но и качественный состав и соотношение отдельных групп организмов в пище менялись по сезонам (рис. 1). Это определялось, с одной стороны, сезонными изменениями самой кормовой базы: набором организмов в озере, их численностью и доступностью для рыб в данное время года; с другой — особенностями поведения и размещения окуня в это время.

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость (в) и частные индексы потребления (и/п)

Состав пищи	19. IV		27-29. IV		6-8. V		19-20. V		30. V-1. VI	
	в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п
Chironomidae (лич.)	2/2	15,8	8/18	5,06	7/10	3,28	6/13	3,98	5/10	5,48
Chironomidae (кук.)	1/2	00,9	17/18	15,2	6/10	18,4	10/13	10,9	10/10	24,36
Odonata (лич.)	0		1/18	1,73	1/10	0,6	0		0	
Ephemeroptera (лич.)	0		0		1/10	0,7	7/13	65,4	1/10	1,68
Trichoptera (лич.)	0		0		1/10	5,0	0		0	
Megaloptera (лич.)	0		0		0		0		0	
Lepidoptera (лич.)	0		0		0		0		0	
Coleoptera (лич.)	0		0		0		0		0	
Coleoptera (имаго)	0		0		0		0		0	
Insecta неопр.	0		0		1/10	0,56	0		0	
Pisces	0		0		0		2/13	92,3	2/10	82,4
Eudiaptomus graciloides	1/2	64,5	2/18	0,56	6/10	5,0	2/13	0,48	5/10	3,34
Cyclops stre- nuus	2/2	2,68	4/18	10,5	10/10	34,0	4/13	0,07	4/10	4,62
Leptodora kindtii	0		0		0		0		4/10	12,2
Daphnia cu- cullata	0		0		4/10	0,47	3/13	2,9	7/10	11,1
D. sp.	2/2	9,1	0		10/10	5,82	3/13	2,68	4/10	1,6
Ceriodaphnia sp.	0		0		1/10	0,01	1/13	0,02	5/10	0,76
Bosmina obtu- sirostris	1/2	0,1	0		9/10	4,69	2/13	0,69	6/10	1,58
Polyphemus pediculus	0		0		0		0		0	
Sida crystal- lina	0		0		0		0		0	
Diaphanosoma brachyurum	0		0		1/10	0,01	1,13	1,68	5/10	0,63
Drepanothrix dentata	0		0		0		0		1/10	0,01
Eurycercus lamellatus	0		0		0		4/13	4,11	1/10	1,60
Blapertura affinis	0		0		0		1/13	0,01		0,07

отдельных компонентов пищи окуня в озере Глубоком

11-13.VI		7. VII		22-26. VII		5-8. VIII		23-25. VIII		X	
в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п
7/10	15,6	10/14	23,1	5/12	36,5	8/12	24,0	5/10	26,0	1/6	0,43
8/10	16,5	13/14	11,3	8/12	8,05	10/12	2,21	9/10	13,3	0	
0		1/14	0,24	2/12	0,52	2/12	25,0	2/10	5,26	0	
0		3/14	4,03	1/12	0,34	3/12	5,27	1/10	0,57	0	
0		3/14	7,0	2/12	0,83	1/12	0,2	0		0	
0		1/14	1,3	0		0		1/10	2,36	0	
0		0		1/12	0,44	0		0		0	
0		0		0		0		1/10	1,14	0	
0		0		1/12	0,53	0		0		0	
0		0		0		1/12	0,75	0		0	
3/10	28,7	0		1/12	6,6	2/12	25,0	1/10	5,36	0	
7/10	1,33	6/14	17,85	4/12	2,58	3/12	1,21	2/10	0,18	3/6	0,6
1/10	17,0	4/14	0,15	1/12	0,01	0		0		0	
9/10	67,7	6/14	21,3	7/12	58,7	2/12	10,17	1/10	0,79	0	
8/10	3,4	6/14	1,25	4/12	0,16	0		0		6/6	0,86
5/10	0,16	4/14		1/12	0,09	0		1/10	0,01	6/6	72,8
8/10	4,10	9/14	4,26	4/12	0,04	3/12	0,16	3/10	4,37	6/6	15,1
0		2/14	0,03	0		1/12	0,01	0		0	
3/10	0,15	7/14	15,3	8/12	8,83	3/12	2,9	1/10	0,01	0	
7/10	1,00	5/14	0,59	6/12	0,19	1/12	0,32	0		4/6	0,11
1/10	0,05	2/14	0,01	0		0		0		0	
0		7/14	4,60	3/12	3,33	5/12	9,71	3/10	1,98	1/6	3,9
6/10	0,13	7/14	1,71	2/12	0,05	1/12	0,04	2/10	0,04	1/6	0,12

Т А Б Л И Ц А 1 (окончание)

Состав пищи	19. IV		27-29. IV		6-8. V		19-20. V		30.V-1. VI	
	в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п.	в	и/п
Chydorus sphaericus	0		0		0		0		0	
Graptoleberis sp.	0		0		0		0		0	
Camptocercus sp.	0		0		0		0		0	
Pleuroxus sp.	0		0		0		0		0	
Ostracoda	0		0		0		1/13	0,02	0	
Hydracarina	0		0		0		2/13	0,03	4/10	0,08
Макрофиты	0		0		1/10	0,14	3/13	3,1	0	
Детрит и пес- чинки	0		0		0		4/13	13,4	1/10	1,68

Т А Б Л И Ц А 2
Роль отдельных организмов (в %)

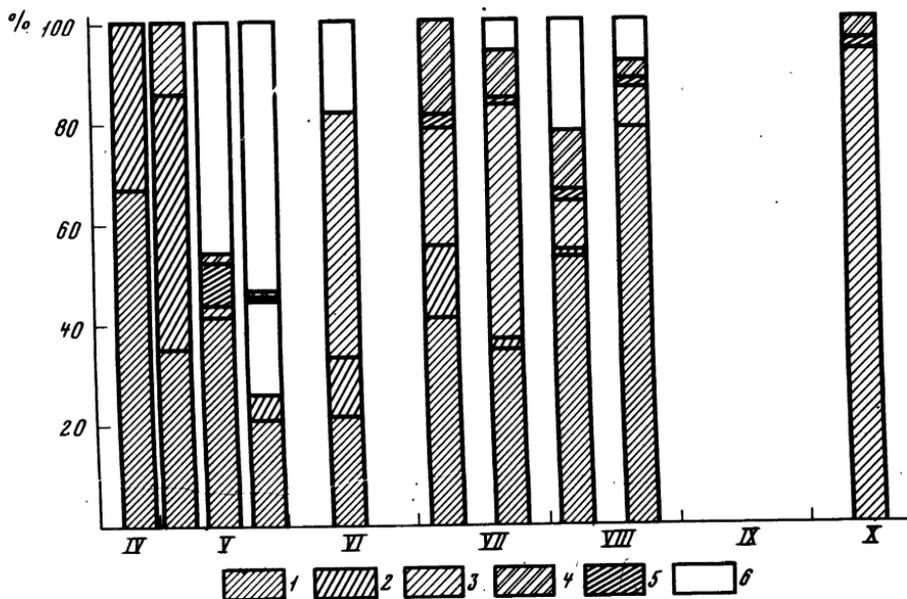
Организм	19.IV	27-29.IV	16-8.V	19-20.V	30.V-1.VI
Chironomidae (лич.)	16,8	15,30	4,27	2,00	3,58
Chironomidae (кук.)	0,96	46,0	22,40	5,48	15,90
Odonata (лич.)	0	5,25	0,78	0	0
Ephemeroptera (лич.)	0	0	0,91	32,80	1,10
Trichoptera (лич.)	0	0	5,92	0	0
Megaloptera (лич.)	0	0	0	0	0
Coleoptera (лич.)	0	0	0	0	0
Lepidoptera (лич.)	0	0	0	0	0
Coleoptera (имаго)	0	0	0	0	0
Insecta неопр.	0	0	0,73	0	0
Pisces	0	0	0	46,3	53,80
Eudiaptomus graciloides	69,6	1,70	6,50	0,24	2,18
Cyclops strenuus	2,87	31,80	44,20	0,04	3,01
Leptodora kindtii	0	0	0	0	7,96
Daphnia cucullata	} 9,75	0	0,61	} 1,34	7,25
D. sp.		0	7,57		1,05
Bosmina obtusirostris	0,1	0	6,10	0,35	1,03
Sida crystallina	0	0	0	0	0
Diaphanosoma brachyurum	0	0	0,01	0,84	0,41
Eurycercus lamellatus	0	0	0	2,06	1,05
Diapertura affinis	0	0	0	0,01	0,01
Макрофиты и детриты	0	0	0,18	8,30*	1,1
Прочие	0	0,05	0,44	0,25	0,48

* В желудке содержалось большое количество песка.

11-13. VI		7. VII		22-26. VII		5-8. VIII		23-25. VIII		X	
в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п	в	и/п
0		2/14	0,01	1/12	0,01	1/12	0,01	0		0	
0		0		0		0		1/10	0,01	0	
0		1/14	0,01	0		0		0		0	
0		0		1/12	0,02	0		0		0	
0		4/14	0,03	5/12	0,06	1/12	0,01	1/10	0,01	0	
5/10	0,15	7/14	0,05	2/12	0,02	1/12	0,01	1/10	0,01	0	
0		4/14	3,31	2/12	1,55	4/12	2,4	3/10	0,92	1/6	2,16
0		0		0		2/12	2,4	0		0	

в пице окуней в озере Глубоком

11-13. VI	7. VII	22-26. VII	5-8. VIII	23-25. VIII	X
10,0	19,70	27,20	21,90	41,7	0,44
10,60	9,62	6,30	2,02	21,30	0
0	0,20	0,40	22,90	8,45	0
0	3,43	0,26	4,82	0,92	0
0	5,95	0,64	0,18	0	0
0	1,10	0	0	3,8	0
0	0	0	0	1,83	0
0	0	0,34	0	0	0
0	0	0,41	0	0	0
0	0	0	0,68	0	0
18,40	0	5,09	22,90	8,60	0
0,85	15,20	2,00	1,10	0,29	0,62
10,80	0,13	0,01	0	0	0
42,80	18,20	45,20	9,30	1,27	0
0	0	0	0	0	0,88
2,20	1,06	0,19	0	0,01	74,8
2,77	3,63	0,03	0,15	7,00	16,2
0,10	13,05	6,80	2,65	0,01	0
0,63	0,50	0,15	0,29	0	0
0	3,92	2,56	8,87	3,17	4,01
0,10	1,46	0,04	0,04	0,06	0,12
0	2,82	1,19	2,19	1,48	2,22
0,75	0,03	1,20	0,01	0,41	0,61



Р и с. 1. Сезонные изменения соотношения отдельных компонентов в пище окуня (в %)

1 — насекомые; 2 — копеподы; 3 — пелагические клadoцеры; 4 — остатки макрофитов и детрит; 5 — литоральные клadoцеры; 6 — рыбы

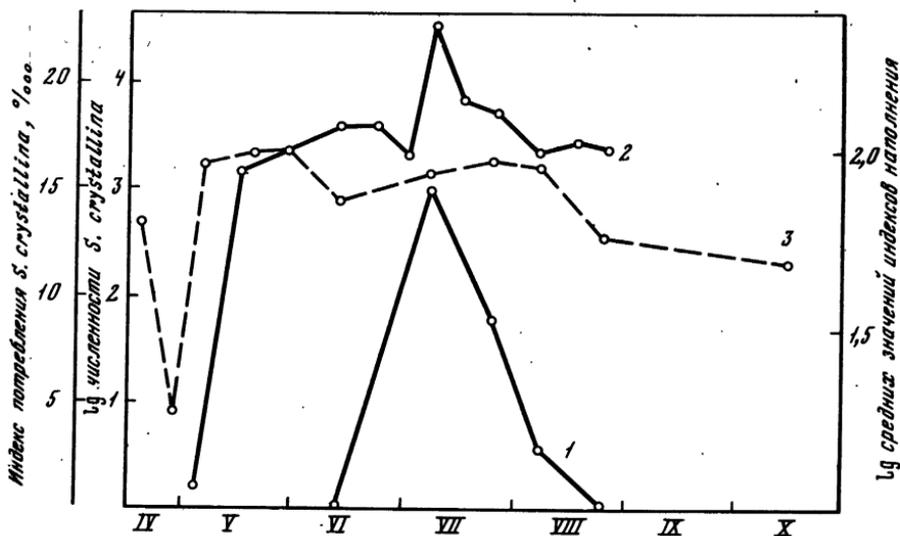
Наибольшее разнообразие пищи у окуня наблюдалось в мае — августе, наименьшее — ранней весной (апрель) и осенью (октябрь).

В преднерестовый период поймано 2 рыбы. Пища одной состояла в основном из личинок хирономид и циклопов, кроме того, в ней обнаружены куколки хирономид и крупные дафнии. У другого окуня желудок был набит зрелым диаптомусом (с яйцевыми мешками) и крупными дафниями, циклопы, личинки хирономид и босмины встречены в небольшом количестве.

В апреле начался нерест окуней в озере. Первые кладки обнаружены 26 апреля. В это время удалось впервые отловить большое количество рыб. В сеть, стоявшую недалеко от берега всего полтора часа, попало около 60 окуней. Из них было отобрано 24 для изучения питания, остальные живые, отпущены в озеро. Все исследованные рыбы оказались самцами.

Судя по анализам желудков, окунь в период нереста питается, причем пища его довольно однообразна: 66,5% — насекомые, 31,8% — *Cyclops strenuus*. В 70% желудков обнаружены только насекомые, причем в 35% только куколки хирономид, в 30% насекомые и копеподы.

Такое же однообразие в питании наблюдалось у окуня в октябре. В это время окунь ловился плохо и гораздо дальше от берега, чем летом. Пища его состояла из зоопланктона, доминировали пелагические клadoцеры, главным образом крупные дафнии (74,8%) и босмины (16,2%). Примерно к середине мая в озере достаточно развивалась прибрежная



Р и с. 2. Сезонные изменения некоторых показателей питания окуня

1 — потребление окунем *Sida crystallina*; 2 — изменения численности *S. crystallina*; 3 — сезонные изменения средних значений индекса наполнения пищеварительной системы

растительность и сформировался литоральный комплекс организмов, прошел нерест окуня и плотвы, появилась их молодь. Разнообразие пищи окуня резко возросло и в течение всего лета было высоким, хотя состав пищи не оставался постоянным. На примере ракообразных видно, как менялся набор видов, встречавшихся в желудках окуней. Характерно, что доминировали немногие, а часто — один вид. Весной (конец апреля — начало мая) окунь интенсивно потреблял циклопов (*C. strenuus*), в середине — конце мая среди ракообразных в пище преобладали дафнии, в июне — июле — *Leptodora kindtii*. Кроме того, в начале июля в желудках окуня было обнаружено много босмин, диаптомусов, *Sida crystallina*. В августе доля ракообразных в пище окуня была невысокой. В желудках рыб, пойманных в конце этого месяца, наиболее многочисленной оказалась *Bosmina obtusirostris*. В октябре ракообразные доминировали в пище окуней, причем это были главным образом *B. obtusirostris* и *Daphnia hyalina*.

Известно, что потребление какого-либо пищевого объекта рыбой зависит от концентрации его в среде (Ивлев, 1955; Le Brasseur, 1970).

По нашим наблюдениям, окунь не потреблял в пищу ракообразных раньше того времени, когда их удавалось отловить планктонной сетью или батометром. Напротив, многие виды ракообразных начинали попадаться в желудках рыб лишь тогда, когда численность их в водоеме достигала достаточно высокого значения (рис. 2).

Подсчет средних значений общего индекса наполнения, характеризующих степень накормленности рыб, выявил у глубоководного окуня

два минимума питания: весенний и осенний, более слабый (рис. 2). Это в общем виде согласуется с данными П.А. Дианова (1957) для окуня из озера Зайсан и М. Кангур, Ы. Тьльп (1974) для озера Вуртсьярв.

Первый минимум наблюдался в конце апреля и совпал по времени с массовым нерестом этих рыб. Средний индекс наполнения пищеварительной системы не превышал 19. Характерно, что процент пустых желудков у окуней в озере Глубоком даже в это время был очень мал (не более 5%).

Максимальное значение среднего индекса наполнения (117,4) отмечено в конце мая, что соответствует периоду интенсивного откорма рыб. Летом наполнение пищеварительной системы окуня было ниже, от 73,8 до 95,7, что, возможно, связано с увеличением скорости переваривания пищи при высоком летнем прогреве воды в озере. К концу августа среднее значение индекса наполнения снизилось до 58,7, в октябре — до 49,3.

М. Кангур и Ы. Тьльп (1974), собиравшие материал по питанию окуня на озере Вуртсьярв в течение всего года, указывают, что в зимнее время наполнение желудков у окуней было высоким, минимумы приходились на периоды резких изменений абиотических условий: весну (сразу после ледохода) и осень (ледостав). Интересно, что у окуня, пойманного в озере Глубоком зимой, индекс наполнения был равен 119, причем пища состояла исключительно из *Cyclops strenuus*.

П.А. Дианов (1957) считает, что сезонные изменения питания определяются, с одной стороны, изменениями абиотических факторов среды (температуры), с другой — особенностями биологического состояния самого окуня.

Однако тот факт, что наполнение желудков зимой оказывается выше, чем весной и осенью, возможно, ставит под сомнение ведущее значение температурного фактора как такового. Известно, что последний может оказывать двоякое действие: снижает активность рыб, поиск ими пищи и скорость переваривания пищи.

Что касается особенностей биологического состояния окуня, то они в наибольшей степени должны проявляться в период нереста и могут быть привлечены для объяснения весеннего минимума питания. Помимо физиологического состояния здесь могут иметь значение особенности поведения рыб.

За весь исследуемый период нам лишь однажды удалось наблюдать образование больших стай у самцов окуней, а именно во время нереста.

На наш взгляд, более остальных факторов на уровень накормленности рыб влияет состояние кормовой базы. С периодами резких изменений абиотических факторов, которым соответствуют минимумы наполнения желудков у окуня, связаны периоды значительных изменений кормовой базы озера. Н.М. Коровчинский (см. наст. сборник) указывает, что в 1975 г. в литорали (а обычно именно здесь или недалеко отсюда питаются окунь средних размеров), ранневесенние сообщества значительно отличались от поздневесенне-летних. Заметное изменение летнего состояния началось в августе и совпало по времени с уменьшением индекса наполнения пищеварительной системы у окуней.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. В питании окуня в озере Глубоком обнаружены значительные качественные и количественные сезонные изменения.

2. Глубокоозерский окунь длиной 9—13 см использует в пищу более 30 различных компонентов, которые можно разделить на 4 группы: насекомые, ракообразные, рыба, водная растительность; последняя потребляется в очень небольшой степени. Количество групп и соотношение между ними сильно различаются по сезонам.

3. В пище окуня обычно доминируют один, реже — два вида организмов, как правило, массовых в это время в озере. Среди ракообразных наблюдалась смена преобладающих в пище видов по сезонам.

4. В питании окуня в озере Глубоком выделены следующие периоды: весеннего (апрель 1975 г.) очень слабого питания; весенне-летнего (апрель—август 1975 г.) интенсивного питания; осеннего (октябрь 1975 г.) ослабленного питания.

ЛИТЕРАТУРА

- Антипова Н.Л., Васильева Г.Л., Лыскова В.Н. Планктон озера Гусино и его роль в питании рыб. — Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркутском гос. ун-те, 1971, т. 25.
- Боруцкий Е.В. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. — М., "Наука", 1974. 253 с.
- Вадзис Дз. Р., Дзене И.Я., Слока Я.Я. Питание рыб в озерах с болотным водоснабжением (на примере озера Питель). — Изв. АН ЛатвССР, 1968, № 1, с. 68—77.
- Гуляева А.М. Материалы по биологии окуня (*Perca fluviatilis* L.) Онежского озера. Труды Карельск. отд. ВНИОРХ, 1951, т. 3, с. 150—168.
- Дианов П.А. Питание окуня озера Зайсан. — Труды Алмаатинского зоовет. ин-та, 1957, т. 10, с. 524—534.
- Дислер Н.Н. Развитие органов чувств латеральной системы окуня и ерша. — Труды Ин-та морфол. животн. АН СССР, 1950, вып. 2, с. 85—139.
- Захарова Л.К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. — Труды Биол. станции Борок, 1956, вып. 2, с. 200—265.
- Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат, 1955, 252 с.
- Канеур М., Тылып Ы. К питанию рыб озера Выртсыярв. — Гидробиол. исслед., 1974, т. 6.
- Кассихина Н.М. Пищевые взаимоотношения промысловых рыб озера Сартлан. — В кн.: Биологические основы рыбохозяйственного использования озерных систем Сибири и Урала. 1971, с. 176—189.
- Константинов А.С. Биология хирономид и их разведение. — Саратов, 1958, 361 с.
- Константинов К.Г. Сравнительный анализ морфологии и биологии окуня, судака, берша на разных этапах развития. — Труды Ин-та морфол. животн., 1957, вып. 16.
- Коровчинский Н.М. Сезонная динамика и некоторые черты пространственного распределения ракообразных в прибрежье озера Глубокого. Наст. сборник.
- Кривобок М.Н. Питание и рост молоди окуня. — Докл. по биол., системат. и питанию рыб, 1952, вып. 1, с. 27—34.
- Мордухай-Болговской Ф.Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. — Труды Пробл. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, 1954, вып. 2.
- Спановская З.Д. Питание рыб Учинского водохранилища. — Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 1, с. 39—46.
- Уломский С.Н. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озера. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1951, т. 3, с. 3—14.
- Уломский С.Н. Материалы по сырому весу низших ракообразных из водоемов Урала. — Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ, 1958, № 6, с. 81—89.
- Шамардина И.П. Питание некоторых рыб Глубокого озера. — Вопр. ихтиол., 1967, т. 7, вып. 6, с. 1041—1053.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М., "Наука", 1967, 377 с.

К БИОЛОГИИ РЫБ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО

Л.И. СМЕРНОВА

Данные уловов 1972–1976 гг. позволяют дать характеристику современного состава фауны озера Глубокого. По уловам ставной сети с ячеей 14–16 мм плотва – самая многочисленная рыба.

У берега иногда вылавливается 50–90 экз. плотвы 3–5-летнего возраста. В сентябре–октябре 1975 г. плотва этого возраста имела среднюю длину соответственно 11,9–13,5; 12,6–14,3; 13,6–15,4 см (табл. 1).

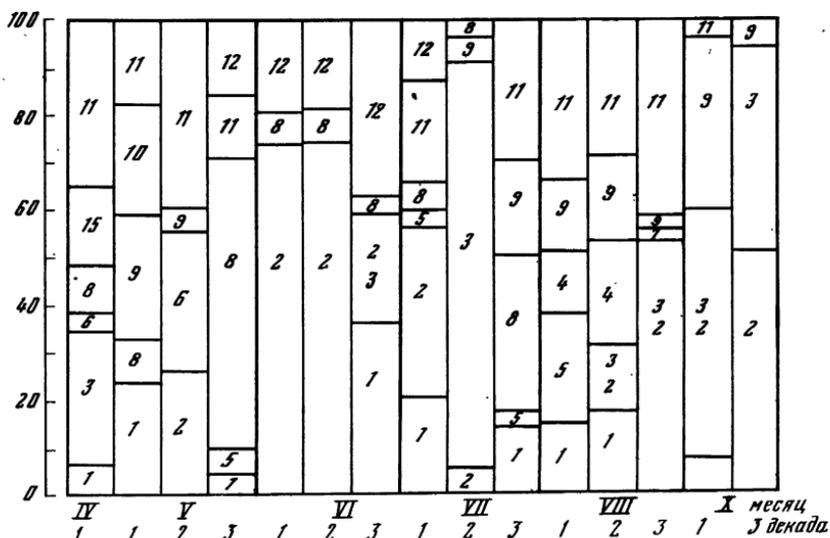
Плотва в возрасте 4+ и 5+ уже взрослая. В 1973 г. нерест проходил между 25 апреля и 20 июня. Первые рыбы с текучими половыми продуктами в 1974 г. начали попадаться 8 мая, а последние 8 июня.

В 1975 г. 8 апреля появились первые самки (длиной 10,0–11,8 см) с текучими половыми продуктами. Последние текучие самцы встречались до 8 мая.

В течение лета 1973 и 1974 гг. было поймано несколько гибридов леща с плотвой. Длина их в 1973 г. 8,4–9,9–3–10,5 см, а в 1974 году 10,6–11,7–13,3, 10,0–11,5–13,0 см, возраст последних 3 года. Они отличались от плотвы большей высотой тела, крупной чешуей, большим числом лучей (17) в анальном плавнике (у плотвы 11, а у леща – 27), большим числом жаберных тычинок (22); у плотвы их 10–11, а у леща 19–24. Л.С. Берг (1949) указывает, что эта помесь обычна в водоемах, где живут вместе плотва и лещ. В 1974 г. основную роль в питании плотвы играли низшие ракообразные (клядоцера: лептодора, босмина, дафния) и воздушные насекомые. В составе пищи постоянно присутствовали растительная пища (высшие водные растения, нитчатка, микроскопические водоросли). По месяцам это распределено так: в мае–июне до 50% насекомых, остальное – растения и детрит; в июне клядоцера около

ТАБЛИЦА 1
Длина плотвы разного возраста (L, см)

Сезон	Возраст, лет		
	3+	4+	5+
Весна	10,3–11,8	11,1–12,6	13,1–14,8
Осень	11,9–13,5	12,6–14,3	13,6–15,4



Состав пищи плотвы в 1975 г.

1 — хирономиды и другие насекомые; 2 — босмины; 3 — дафнии; 4 — лептодора; 5 — хидроиды; 6 — циклопы; 7 — диаптومусы; 8 — макрофиты; 9 — водоросли; 10 — пыльца; 11 — детрит; 12 — песок

40%, насекомые (33%), остальное — водоросли, детрит и грунт; в августе: клядоцера (дафния и лептодора) около 60%, остальное — водоросли и детрит; в сентябре: босмина и дафния, водоросли, в том числе синезеленые.

В 1975 г. удалось несколько подробнее проанализировать состав пищи плотвы (рис. 1), в который входят животные, растения и детрит. Иногда в пищевом комке имеется грунт, минеральные частицы. В самом начале весны (апрель) эти три части представлены примерно поровну, но несколько меньше растительная. Через 2—3 недели она начинает преобладать за счет пыльцы деревьев и других растений (23,3%) и водорослей. После исчезновения пыльцы большую долю в пище (более 50%) составляют ракообразные: циклопы, босмины и детрит. Затем, после похолодания, опять увеличивается доля растительной пищи (макрофиты, харовые, нитчатка) при небольшом содержании животной пищи: ракообразные, личинки насекомых.

В июне-июле при установившейся высокой температуре воды основной пищей плотвы были босмины и дафнии — до 73—85%.

В августе половину содержимого кишечника плотвы составляют детрит и высшие растения; другая половина — дафнии, босмины и лептодора. Такой состав пищи держался до октября. В октябре увеличивается процент водорослей, лептодоры исчезают, и в конце октября пища состоит из дафний и босмин в смеси детрита с синезелеными водорослями.

В течение всего вегетационного периода в кишечнике постоянно присутствуют в большем или меньшем количестве детрит, а в некоторые

Т А Б Л И Ц А 2
Длина и возраст леща в 1975 г.

Возраст, лет	Длина, см	Содержимое кишечника, %
2+	9,0–10,2	Дафнии, босмины – 2,0
3+	11,0–13,0	Хидориды – 90,0; детрит – 7,0; синезеленые – 1,0
4+	17,2–19,5	Хирономиды – 25,0
5+	20,0–24,0	Диатомус – 45,0
6+	21,2–24,6	Дафнии – 5,0; высшие растения – 25,0 и детрит
7+	25,6–29,8	Личинки насекомых – 33,2
8+	27,6–33,4	Лептодора – 6,7
10+	33,5–39,0	Диатомус – 6,7; хидориды – 6,7; детрит – 40,0; остатки растений – 6,7

периоды и минеральный грунт (песчинки). Так, например, в июле-августе песок был обычным компонентом пищевого комка, причем наличие его в кишечнике не всегда сопровождается присутствием бентосных организмов, хирономид и пр.; наоборот, последние могут присутствовать без минеральных частиц в кишечнике.

Песок обычно захватывается в периоды максимальной температуры или когда в воде очень мало пищевых организмов. Вероятно, захватывание грунта рыбами явление не случайное, а вызвано необходимостью в определенные периоды задержать пищу в кишечнике для более полного переваривания (Пегель, 1950).

Лещ в мелкоячейные сети вблизи берега у станции попадает очень редко. Размеры этих лещей 8–10 см (2+, 3+) (табл. 2).

Крупный лещ ловится в западной части озера. Рыбы 33,5–39,0 см длиной весят около 1 кг. Были случаи вылова леща около 3 кг весом.

Время нереста леща не удалось установить, но можно отметить, что в середине мая 1975 г. самцы и самки 7–10 летнего возраста имели половые продукты на II стадии зрелости. По данным, приведенным А.П. Щербаковым (1967), нерест может протекать в конце мая – июня, при температуре воды от 16 до 20°C. Окунь – одна из самых многочисленных рыб в озере. Наряду с плотвой он почти всегда составляет часть улова ставной сети. Из имеющихся у нас данных по размерам и определениям возраста по чешуе можно сделать представление о росте рыб в 1975 г.

Возраст окуня, годы	4	5	6	7
Средняя длина рыб весной 1975 г.	10,0–10,9–11,4	10,6–11,5–12,2	11,6–12,5–13,4	12,7–13,9–14,7

Нерест в 1975 г. протекал с 10 апреля по 8 июня, т.е. раньше, чем обычно, в связи с очень ранней весной. Помимо обыкновенного окуня и

ТАБЛИЦА 3

Половой состав ерша в уловах 1973–1975 гг. (в %)

Пол	1973 г.	1974 г.	1975 г.
Самцы	45,5	43,0	33,3
Самки	36,5	28,5	33,3
Гермафродиты	18,0	28,5	33,3

открытой части озера имеется окунь камышевый, отличающийся темной окраской тела и большей его высотой. Данные по питанию окуня в 1975 г. имеются в специальной статье О.С. Бойковой (наст. сборник).

Ерш с 1972 по 1975 г. в начале лета постоянно присутствовал в уловах, подходя для нереста. Это рыбы 8,4–9,4 см длиной в 5-летнем возрасте.

В 1974 г. первые особи с текучими половыми продуктами начали появляться 6–7 мая, а последние были отмечены 8 июня. В первых числах августа встречались самки в IV стадии зрелости половых продуктов. В 1975 г. текучие самцы были выловлены 9 апреля, а в начале мая стали вылавливаться гермафродиты с текучими мужскими половыми продуктами. 29 мая были отмечены последние особи с текучими половыми продуктами: это самцы, самки и гермафродиты. В июне, как правило, ерши в сети не попадают.

В начале нерестового периода обычно больше встречается самцов, а в конце больше самок. В середине этого периода все чаще встречаются гермафродитные формы (табл. 3).

У гермафродитов ерша мужские и женские гонады разной стадии зрелости: обычно всю брюшную полость заполняют мужские половые продукты, а на них расположено небольшое количество икринок в более ранней стадии развития.

В пище ерша, по нашим данным за 1974 и 1975 гг., весной, в период нереста, и в конце лета – в августе постоянно имеются: личинки хирономид и ручейников (70–100%), около 5–10% циклопов, остальную часть составляет детрит. Возраст рыб длиной 8,5–10,0 см – 4 года.

Щука в течение всего лета попадает в сети с крупной ячеей (25–30 мм), ее длина 30–42 см. Самые большие экземпляры щуки пойманы в 1974 г. Это были рыбы длиной (I–L) 54–58 см и 69–73 см. Возраст и длина щуки (в см) в 1974 г.: 4+ – 16,0–17,2; 5+ – 24,0–26,5; 7+ – 40,0–43,0; 8+ – 43,0–46,0; 9+ – 48,0–51,0; 12+ – 54,0–58,0; 15+ – 69,0–73,0. Когда озеро вскрывается, у щуки уже полностью резорбированы половые продукты.

В 1975 г. в связи с очень ранней весной (озеро вскрылось 5 апреля) были пойманы щуки с текучими половыми продуктами. В желудках щук обычно находили мелких рыб.

Карась иногда появляется в зарослях рогоза и камыша, это большое количество довольно крупных (от 15 до 23 см) самцов и самок, пришедших для нереста, возраст этих рыб от 9 до 10 лет. Рыбы с текучими по-

ловыми продуктами вылавливались в 1973 г. от 28 июня до 14 июля, в 1974 г. от 20 июня до 8 июля.

В 1973 г. это были караси 18,0–18,7 см длиной в возрасте 8+ и 19,6–20,8 см – 10+ лет. В июне 1974 г. 6-летние караси длиной (1–L) 11,5–14,4 см также были половозрелы и в составе пищи имели 57,5% Cladocera, 12,5 – насекомые и их личинки и до 30% – детрит.

В июне 1974 г. у мелких карасей в пищу входили 80% низших ракообразных и 20% личинок насекомых. В июне 1975 г. в составе пищи найдено: Bivalvia 85%, Chironomidae 5, Chydoridae 5, нитчатки – 5%. В кишечниках рыб более старших возрастов в июне (1974 г.) имелись 90% низших ракообразных (хидориды, циклопы) и 10% личинок насекомых. В небольшом количестве имеются и серебряные караси.

Единственный экземпляр вьюна был выловлен вблизи зарослей камыша 24 июня 1974 г. длиной 19–21 см. В кишечнике его была пища, состоявшая на 80% из моллюсков и 20% Cladocera и Ostracoda.

Пескарь *Gobio gobio* (L.) был пойман в озере Глубоком ставной сетью 25 июня 1975 г. Однажды выловлен линь. Не попадались налимы, отмеченные раньше (Щербаков, 1967). В 1976 г. было много верховки [*Leucaspis delineatus* (Heckel)], пойман ратан (*Percottus glehni* Dybowski, 1877).

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949, с. 469–925.
- Пегель В.А. Физиология пищеварения рыб. Томск, 1950, 198 с.
- Щербаков А.Г. Озеро Глубокое. М., "Наука", 1967, 379 с.

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО в 1972—1975 гг.

Л.И. СМЕРНОВА

Гематологические исследования на рыбах все больше привлекаются в качестве универсального показателя состояния организма. Способность крови рыб как холоднокровных животных быстро реагировать на изменения окружающей среды может быть использована в качестве удобного диагностического признака, если уже достаточно хорошо известны все возможные изменения в норме.

Из имеющихся многочисленных работ становится ясно, что гематологическая норма для рыб — понятие сложное. Прежде всего норма гематологических показателей для рыб в естественных условиях — это не единичные цифры, характеризующие ту или иную зависимость от размера, возраста, пола, стадии зрелости половых продуктов, не говоря уж об особенностях, связанных с систематическим положением рыб, географическим положением водоемов, их типом. О сезонных изменениях крови рыб имеется много исследований (Смирнова, 1962; Черникова 1967; Einszporn—Orecka, 1970; Pavlovic-Gvozdencovic, 1972; Heider, 1970, 1971).

В большинстве работ, относящихся к североевропейской части СССР, отмечается увеличение концентрации гемоглобина и эритроцитов в зимний период и снижение — летом. Те работы, в которых это явление не отмечается или, наоборот, наблюдается обратная картина, вероятно, относятся к водоемам, где сезонные климатические циклы, связанные с температурой и освещенностью, сглажены или работа проведена в условиях, далеких от естественных. На большое влияние внешних экологических условий на состав крови рыб указывал Н.В. Пучков (1954). Это многократно подтверждалось многочисленными работами других исследователей.

Сезонные колебания гематологических показателей отмечены для многих животных и для человека (Хамидов, Гильдиева и др., 1971). Например, у студентов в январе эритроцитов отмечалось от 4,9—5,5 млн/мм³, а весной и осенью около 4,3 млн/мм³ (Брауде, Махонина, 1965; Mikusek, Dukat, 1972).

В данной работе наибольшее внимание уделено гематологическим реакциям рыб на постоянно изменяющиеся условия среды в течение весенне-летнего-осеннего периода. Мы ставили своей задачей проследить за ряд лет на основных рыбах озера Глубокого состояние крови в течение вегетационного периода, выяснить, повторяются ли сезонные и другие колебания

ТАБЛИЦА 1

Гематологические показатели плотвы в зависимости от времени суток в 1972–1974 гг.

Дата	Время	Гемоглобин, г%	Эритроциты, тыс./мм ³	Лейкоциты, тыс./мм ³
16.VII	Утро	9,5	2500	98,4
	Вечер	10,4	2900	133,0
28.VII	Утро	10,0	2850	133,0
	Вечер	10,4	3080	212,0
13.VIII	Утро	9,9	2540	75,0
	Вечер	11,0	2810	77,0
4.X	Утро	9,5	2700	154,0
	День	9,6	2740	173,0

в гематологических показателях, которые уже были отмечены на рыбах Рыбинского водохранилища (Смирнова, 1962), и существует ли сходство между показателями крови у тех же видов рыб из этих двух водоемов.

За многолетнее существование гидробиологической станции на озере Глубоком до 1972 г. кровь рыб озера еще не исследовалась. Гематологические исследования на озере Глубоком имеют большое преимущество в том отношении, что рыбу из сетей немедленно можно доставить в лабораторию. Гематологический материал собран за 1972–1975 гг. Настоящая работа послужит продолжением работ, проведенных на Рыбинском водохранилище.

Основное внимание уделялось наиболее многочисленным рыбам озера Глубокого — плотве и окуню. У остальных рыб кровь исследовалась по мере попадания в сети, которые ставились всегда в одном месте, вблизи станции. Размеры исследованной плотвы 10–12 см, окуня 9–12 см, ерша 7–11 см (в связи с применявшейся жаберной сетью с размером ячеи 16 мм).

Кровь собирали для исследования всегда в одно и то же время с 8 до 10 часов утра, использовалась рыба примерно одного размера в хорошем состоянии.

Определялись гемоглобин, эритроциты, лейкоциты, резистентность эритроцитов, желчный индекс и биологические показатели: размер, возраст, состояние половых продуктов, содержание кишечника и др.

Гемоглобин и эритроциты плотвы (табл. 1–3). Каждый год после вскрытия озер, в апреле-мае, у плотвы отмечается очень высокое содержание эритроцитов и гемоглобина, достигающее в некоторые годы 3 млн./мм³, а гемоглобина 12,2 г% (рис. 1). В 1975 г. уровень гемоглобина и эритроцитов был значительно ниже, чем в предыдущие годы. Количество гемоглобина и эритроцитов весной зависит от того их уровня, какой отмечен осенью предыдущего года (чаще — сколько было перед ледоставом, столько будет весной). Через месяц (в мае или июне) в зависимости от времени вскрытия озера кривые спускаются до минимума

ТАБЛИЦА 2

Половые различия в содержании некоторых компонентов крови плотвы в разное время вегетационного периода (средние из 5–10 рыб) в 1973–1975 гг.

Дата	Пол и стадия зрелости	Гемоглобин, г%	Эритроциты, тыс./мм ³	Лейкоциты, тыс./мм ³
8.V	♂IV	10,9	2770	80,0
	♀IV	9,2	2460	80,0
19.IV	♂IV	10,2	2600	96,6
	♀IV	10,3	2630	65,0
7.V	♂IV	10,9	2560	73,5
	♀IV	9,5	2380	60,0
6.VI	♂II	10,8	2770	169,0
	♀II	9,6	2420	123,0
14.VIII	♂II	9,7	3120	140,0
	♀II	9,1	2660	129,0
31.VIII	♂II	9,8	2750	225,0
	♀II	9,7	2305	155,0
29.VIII	♂III	10,7	3010	163,0
	♀III	10,6	2790	133,0
28.VIII	♂III	10,3	2680	139,0
	♀III	9,1	2170	135,0
26.IX	♂III	10,7	2580	158,0
	♀III	10,3	2560	145,0
4.X	♂IV	10,4	2590	132,0
	♀IV	9,3	2490	145,0
6.X	♂III	9,2	2570	100,7
	♀III	9,5	2350	112,5

и в течение лета претерпевают меньшие или большие колебания, с двумя-тремя. Иногда и более пиками, также в зависимости от особенности сезона. Например, лето 1972 г. было очень жаркое и засушливое, только в конце августа похолодало и начались дожди — ход кривых гемоглобина и эритроцитов в первой половине лета отличается более интенсивным спадом от весны к лету и умеренными колебаниями до похолодания, когда и кривая в этот период "ломается" и идет вверх до октября.

В 1973 г. озеро вскрылось в последней декаде апреля, вода прогревалась медленно и во второй половине июня наблюдалось похолодание и сильный ветер. Гемоглобин и эритроциты отреагировали на это довольно длительным (2 месяца) постоянным снижением до начала июля, когда повысилась температура. В дальнейшем, в середине августа и начале сентября, было еще два спада, которые также соответствовали временному похолоданию и дождям.

Весна 1974 г. была поздняя, а лето дождливое и холодное — кривая отличалась коротким периодом снижения — до начала июня, и в течение лета было больше колебаний в соответствии с погодой. Кончается

ТАБЛИЦА 3

Среднегодовые гематологические показатели у рыб озера Глубокого в разные годы

Вид	Гематологические показатели	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.
Плотва	Гемоглобин, г%	10,0	10,2	10,1	10,1
	Эритроциты, тыс./мм ³	2720	2760	2730	2550
	Цветной показатель	1,10	1,11	1,07	1,18
Лещ	Гемоглобин, г%	9,1	10,1	9,5	9,7
	Эритроциты, тыс./мм ³	2450	2700	2640	2480
	Цветной показатель	1,11	1,12	1,08	1,17
Карась	Гемоглобин, г%	—	9,4	8,5	9,5
	Эритроциты, тыс./мм ³	—	2000	1580	1310
	Цветной показатель	—	1,39	1,62	2,17
Щука	Гемоглобин, г%	7,5	8,2	8,4	—
	Эритроциты, тыс./мм ³	2068	2260	2370	—
	Цветной показатель	1,08	1,09	1,06	—
Окунь	Гемоглобин, г%	9,7	9,3	8,6	9,1
	Эритроциты, тыс./мм ³	2560	2730	2680	2590
	Цветной показатель	1,13	1,02	0,96	1,05
Ерш	Гемоглобин, г%	—	8,2	8,2	8,6
	Эритроциты, тыс./мм ³	—	2490	2580	2570
	Цветной показатель	—	0,99	0,96	1,00

вегетационный период в этом году более низким содержанием гемоглобина и эритроцитов, чем в предыдущие годы.

В 1974 г. перед зимовкой рыбы имели более низкие показатели красной крови, чем в 1972, 1973 и 1975 гг. Это, вероятно, связано с тем, что в 1974 г. была затянувшаяся и теплая осень, озеро очень поздно замерло и рыбы имели возможность при относительно высокой температуре продолжить питание даже поздней осенью. Несмотря на очень позднюю осень в 1974 г., весна в 1975 г. началась очень рано, озеро вскрылось 4 апреля и освободилось ото льда 5 апреля; ко второй декаде апреля вода у берегов прогрелась до 10°, и начался нерест плотвы и других рыб.

Если в предыдущие годы сразу после вскрытия озера показатели гемоглобина и эритроцитов бывали очень высоки, то сезон 1975 г. начался с более низкого уровня гемоглобина и эритроцитов, в связи с очень ранним вскрытием озера и более низкими показателями. Осенью 1974 г. низкий уровень по сравнению с предыдущими годами поддерживался в течение всего вегетационного периода. В конце первой декады кривая спустилась до минимума и в течение всего лета обнаруживала колебания (см. рис. 1).

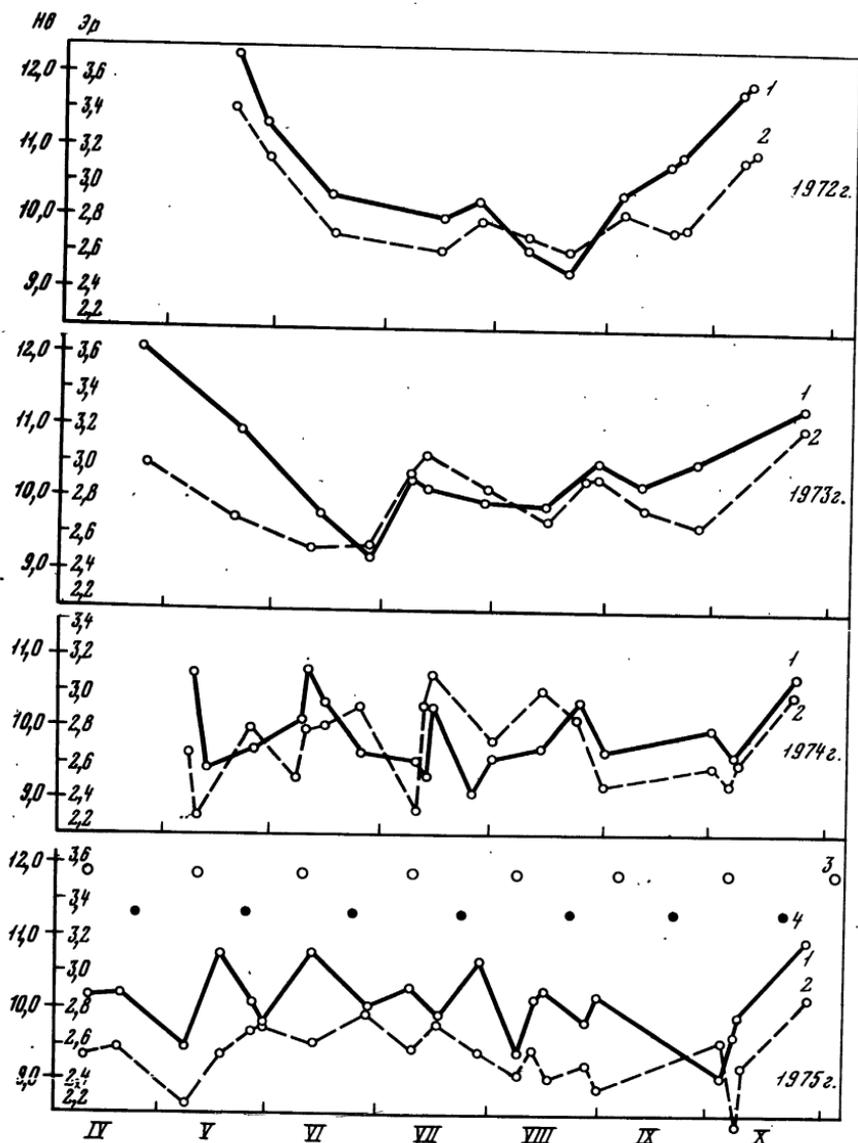


Рис. 1. Гемоглобин и эритроциты плотвы в оз. Глубоком в 1972–1975 гг.

1 – гемоглобин, г %; 2 – эритроциты млн/мм³; 3 – новолуние; 4 – полнолуние

Каждый зубец кривой гемоглобина или эритроцитов часто соответствует смене погоды: во время дождя увеличивается, эритроциты при этом становятся более осморезистентными, что свидетельствует о поступлении в кровь молодых, менее насыщенных гемоглобином эритроцитов. По-видимому, этим можно объяснить противоположное направление зубцов кривой гемоглобина и эритроцитов. Весной, когда кровь состоит

еще из старых эритроцитов, обе кривые изменяются синхронно, как и в конце осени, когда кроветворение почти закончено и эритроциты по зрелости представляют более однородный, чем летом, состав. Увеличение концентрации гемоглобина и эритроцитов может произойти также после сильных ветров, когда в результате перемешивания воды верхние слои обедняются кислородом.

В 1975 г. удалось произвести гематологические анализы с меньшими интервалами времени. Некоторые из этих определений были сделаны до смены погоды, во время дождя и после него, при хорошей погоде, и тогда кривая имеет вид ломаной с почти равными интервалами в течение всего вегетационного периода. Это привело к сопоставлению их с лунными фазами.

Оказалось, действительно переломные моменты соответствуют смене лунных фаз: при новолунии снижается количество эритроцитов в результате снижения осморезистентности эритроцитов (рис. 4). Количество лейкоцитов при этом изменяется асинхронно.

Насколько названные изменения в крови связаны со сменой лунных фаз непосредственно, не ясно, например с новолунием или ему сопутствующей сменой погоды (дождь, похолодание, сильный ветер), приводящим к снижению активности питания рыб и уходу ее от берега на глубину.

В то же время имелись случаи, когда и при солнечной безветренной погоде рыба уходила от берега, не попадалась в сети, а в крови наблюдались указанные выше изменения.

Было установлено влияние лунных ритмов на некоторые физиологические и патологические системы человека, например мочевыделение, пневмония, смертные случаи и др. (Heckert, 1961). Гемоглобин и эритроциты изменяются в течение дня: обычно утром они ниже, чем во второй половине дня (см. табл. 1).

В разное время вегетационного периода кровь рыб по-разному реагирует на их выдерживание в аквариумах после вылова из озера: весной, через 1—2 часа после вылова и выдерживания в аквариумах с озерной водой количество гемоглобина и эритроцитов снижается, летом поддерживается на первоначальном уровне, а осенью приводит к повышению этих показателей.

Можно отметить половые различия в показателях крови плотвы: если кровь берется в одно время у рыб одного размера, то у самцов эти показатели выше, чем у самок, причем это особенно видно в нерестовый период. В период покоя, в середине лета половые различия минимальны (см. табл. 2).

При всех индивидуальных, суточных, ежедневных, еженедельных, ежемесячных колебаниях количества эритроцитов и гемоглобина примечательно то, что общее среднегодовое их количество остается в течение четырех лет довольно постоянным: гемоглобин от 10,0—10,2 г%, а эритроциты от 2,25—2,76 млн./мм³ (см. табл. 3).

П.А. Коржув (1963, 1964) отметил значение гемоглобина в крови рыб как адаптации к условиям газового режима в воде, в смысле обеспечения организма кислородом.

У рыб Рыбинского водохранилища и Глубокого озера задолго до ледостава начинает увеличиваться количество гемоглобина и эритроцитов в кубическом миллиметре, и это продолжается, как отмечено нами на рыбах Рыбинского водохранилища, до середины зимы (Смирнова, 1962). В осеннее время (октябрь-ноябрь) обычно концентрация кислорода в воде по сравнению с августом почти не снижается или снижается незначительно (Щербаков, 1967). При этом в октябре температура падает до 4–5°. Понижен обмен у рыб; уменьшается скорость диссоциации оксигемоглобина на гемоглобин и кислород и, наоборот, облегчается образование оксигемоглобина (Коржув, Строганов, 1964, 1962). С точки зрения обеспеченности организма кислородом увеличение гемоглобина и эритроцитов осенью может показаться неоправданным.

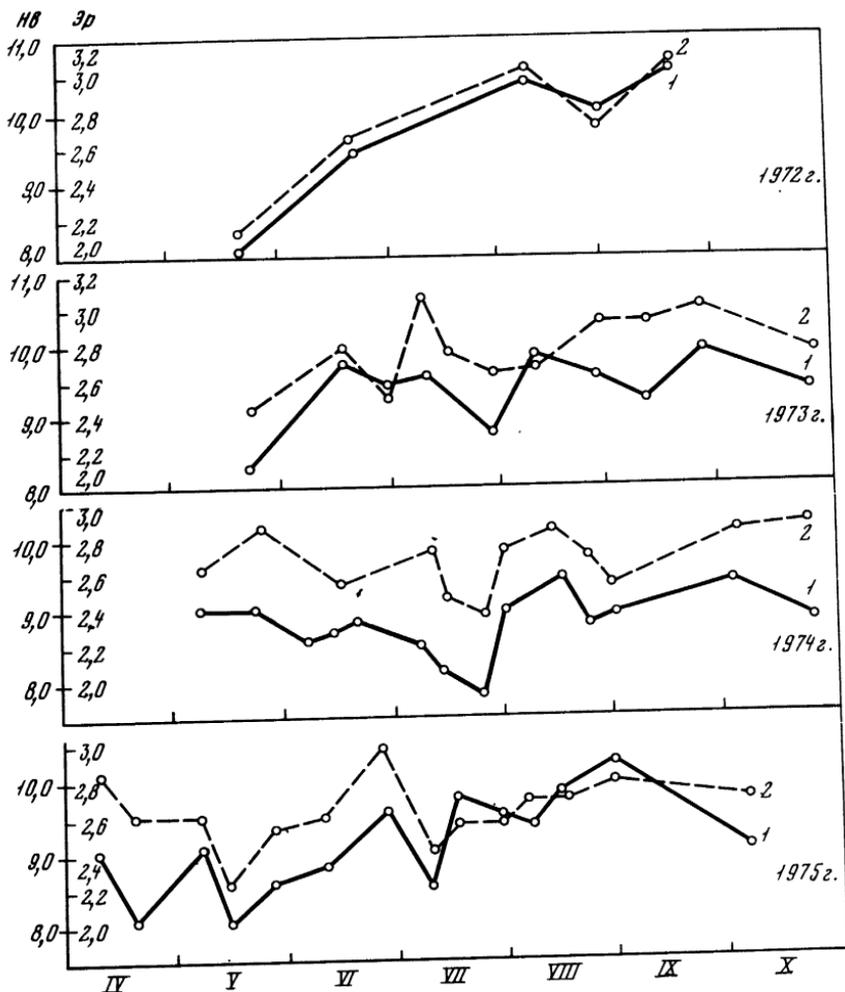
Возможно, у рыб, как и у многих животных, готовящихся к зимовке, происходит дегидратация тканей, в том числе и крови, в качестве одного из звеньев в механизме адаптации происходит снижение обмена и освобождение от излишней воды, необходимой для обеспечения высокого уровня обмена летом и становящейся опасным компонентом при переохлаждении.

Цветной показатель. Определению цветного показателя у человека придается большое клиническое значение и применяется для характеристики состояния красной крови, так как на нем основывается распознавание анемий; он рассчитывается по формуле $Hb/2\text{эр}$, где Hb — количество гемоглобина в единицах Сали, в знаменателе — удвоенное число эритроцитов в мм^3 . У человека при показателе меньше 0,85 выявляется гипохромная или железодефицитная анемия или анемия в результате потери крови; при гиперхромной или пернициозной анемии показатель больше 1,15. Какова норма для разных видов рыб, изменяется она в течение вегетационного периода и отличается ли у одних и тех же видов рыб из разных водоемов?

На рис. 2–3 представлены кривые цветного показателя для плотвы из озера Глубокого за несколько лет. Цветной показатель в течение вегетационного периода испытывает колебания от 1,0 до 1,3, в середине лета он приближается к 1,1, но весной и осенью обычно выше. Есть различия и по годам в характере кривых: в 1972 г. колебания в течение лета выражены меньше, а в 1974 г. и особенно в 1975 г. они более отчетливы и расположены выше линии 1,1.

В табл. 4 приведены гематологические показатели некоторых других рыб: леща, карася, щуки. Хотя эти сведения не полны, видно, что порядок этих показателей и характер изменения в разное время вегетационного периода сходны с плотвой. Например, повышенное содержание гемоглобина весной и осенью наблюдалось у всех названных рыб. Среднегодовое количество гемоглобина наиболее высокое у леща — 9,8% (табл. 3), а меньше всего у щуки — 7,7 г%.

У леща гематологические показатели близки к плотве, но несколько меньше, чем у плотвы, изменения по годам сходны, особенно по цветному показателю; по этому признаку рыбы располагаются в таком порядке: карась — 1,72, лещ — 1,12, плотва — 1,11, щука — 1,07, окунь — 1,04, ерш — 0,98.

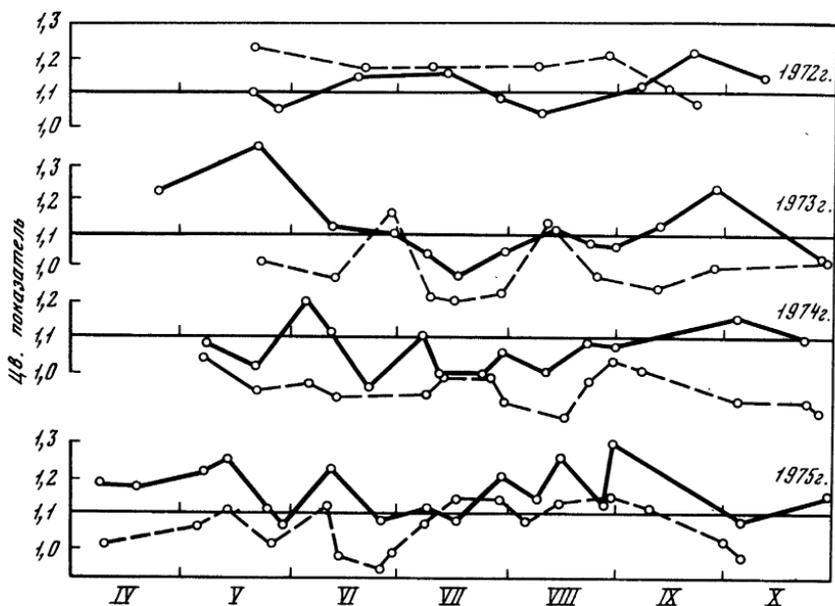


Р и с. 2. Гемоглобин и эритроциты окуня в озере Глубоком в 1972–1975 гг.
Условные обозначения те же, что и на рис. 1

У карася очень мало эритроцитов на единицу объема, в результате чего очень высок цветной показатель.

В июне 1974 г. был выловлен сетью вьюн длиной 19 (f_1) – 21 (f_2) см, который имел чрезвычайно высокое содержание гемоглобина (17,4 г%), при небольшом количестве крупных эритроцитов (1820 тыс./мм³), высокой осморезистентностью 0,25–0,35 (% HCl), цветной показатель у него таким образом также очень высок – 2,87.

Гемоглобин и эритроциты окуня и ерша (рис. 2, 3). Изменения этих показателей у окуня несколько отличны от плотвы: весной не наблюдается столь высоких уровней гемоглобина и эритроцитов, как у плотвы, нет их снижения к лету. Уровень их сохраняется в течение летнего периода.



Р и с. 3. Цветной показатель плотвы (сплошная линия) и окуня (прерывистая) в 1972–1975 гг.

да, но с колебаниями в зависимости от состояния среды: смены погоды и др. (рис. 2). Имеется различие в разные годы: в 1972 г. весной показатели гемоглобина и эритроцитов очень низки, но значительно повышаются к концу лета. В следующие годы весенние показатели гемоглобина и эритроцитов более высокие, но в течение лета не так сильно повышаются по сравнению с весенним уровнем. В общем у окуня концентрация гемоглобина и цветной показатель эритроцитов ниже, чем у плотвы, но картина по годам сходная (табл. 3): цветной показатель у окуня только в 1972 г. выше 1,0, а в 1973 г. он колеблется то выше, то ниже единицы и в 1974 г. он значительно ниже единицы (рис. 3). Изменения общего годового цветного показателя такого же характера (табл. 3). В 1972 и 1973 гг. кривая цветного показателя имеет 2 максимума в течение лета: во второй половине июня и в середине августа в 1973 г. и в июле и августе 1974 г., причем первый подъем совпадает с наиболее высокой температурой (в месте вылова рыб) в оба эти года.

Ерш в сети попадает в наибольшем количестве в нерестовый и преднерестовый период (апрель-май) — это самцы, самки и гермафродиты 4–6-летнего возраста длиной от 7,2 до 12,0 см до развилки хвостового плавника. В течение последних трех лет половой состав ерша в уловах менялся в сторону увеличения количества гермафродитных форм (табл. 5). У них половые продукты представляют собой мужские гонады, на которых расположено большее или меньшее количество икринок. Зрелость тех и других половых продуктов у особи не совпадает: обычно при текущих мужских половых продуктах икра еще на III–IV стадии.

ТАБЛИЦА 4

Гематологические данные для рыб озера Глубокого в 1973–1975 гг.

Дата	Длина рыбы	Гемоглобин, г%	Эритроциты, тыс./мм ³	Цветной показатель	Резистентность эритроцитов	Лейкоциты, тыс./мм ³
Лещ						
21.IV	18,0–26,0	9,9	2240	1,32	0,26–0,37	74,0
14.IV	23,0–30,0	9,5	2220	1,28	0,31–0,42	61,2
22.V	19,5–24,0	10,1	2680	1,13	–	60,0
24.V	27,0–30,0	10,6	2620	1,21	–	67,0
7.VI	10,0–12,5	10,0	2410	1,25	–	120,0
13.VI	11,0–12,0	10,3	2900	1,10	–	75,0
8.VII	16,8–19,2	8,0	1790	1,34	0,30–0,45	190,0
29.VII	9,0–10,0	10,4	2900	1,07	–	120,0
12.VIII	19,0–20,0	11,0	2570	1,28	0,30–0,35	100,0
22.VIII	34,5–40,0	10,6	1910	1,66	0,35–0,55	90,0
28.VIII	7,5–8,0	10,0	2850	1,05	0,22–0,27	90,0
6.IX	8,0–9,7	9,6	2760	1,03	0,27–0,36	108,0
7.X	8,0–9,0	9,2	2800	0,98	0,30–0,40	–
8.XI	36,0–39,0	9,1	2450	1,11	–	55,0
Карась						
27.V	15,0–18,7	9,5	1310	2,17	–	23,0
8.VI	18,0–18,7	10,0	2300	1,31	–	40,0
24.VI	20,0–22,0	8,8	1480	1,78	–	70,0
29.VI	19,6–20,8	10,0	1330	2,15	–	140,0
8.VII	15,0–18,0	9,0	1990	1,36	0,30–0,36	115,0
Щука						
24.IV	23,0–32,0	8,8	2350	1,12	–	63,0
7.V	27,2–32,3	8,8	2460	1,07	0,32–0,40	37,6
24.V	33,0–38,5	6,2	1830	0,98	–	70,0
6.VI	31,0–34,5	8,5	2180	1,17	0,37–0,54	60,0
9.VIII	22,5–23,5	7,0	2200	0,95	–	120,0
25.VII	24,0–26,0	7,4	2570	1,03	–	180,0
12.VIII	43,0–48,0	8,2	2100	1,17	–	110,0
8.XI	36,0–40,0	9,1	2450	1,11	–	55,0
Ерш						
15.VII	8,5–9,0	7,4	2540	0,87	0,23–0,35	117,5
22.V	9,0–10,0	8,2	2770	0,88	0,35–0,42	60,0
1.VIII	9,0–10,2	8,6	3020	0,82	0,26–0,37	204,0
23.X	9,0–10,5	8,0	2810	0,85	0,30–0,40	30,0
19.IV	8,0–9,0	8,2	2580	0,95	0,27–0,36	62,0
26.V	8,5–10,5	8,8	2690	0,98	0,31–0,42	86,6

Т А Б Л И Ц А 5
Половой состав ерша в уловах в 1973–1975 гг. (в %)

Пол	1973 г.	1974 г.	1975 г.
Самцы	45,5	43,0	33,3
Самки	36,5	28,5	33,3
Гермафродиты	18,0	28,5	33,3

Т А Б Л И Ц А 6
Половые различия в крови ерша в нерестовый период (по средним из 5–10 рыб)

Пол	Год	Гемоглобин, г%	Эритроциты, тыс./мм ³	Цветной по- казатель	Лейкоциты, тыс./мм ³
Самцы	1973	8,1	2470	0,98	93,0
	1974	8,4	2600	0,97	54,5
	1975	9,2	2590	1,06	69,0
Среднее	–	8,5	2550	1,00	72,1
Гермафродиты	1973	9,0	2440	1,10	65,0
	1974	7,9	2440	0,97	41,2
	1975	9,1	2820	0,98	103,0
Среднее	–	8,7	2560	1,02	69,7
Самки	1973	7,8	2750	0,85	70,0
	1974	7,8	2320	1,00	52,5
	1975	7,9	2400	0,98	77,0
Среднее	–	7,8	2490	0,94	66,9

Ранней весной, сразу же после вскрытия озер (конец апреля – начало мая) в сети, поставленные недалеко от берега, попадают преимущественно самцы в IV–V стадии зрелости половых продуктов и небольшое число самок со зрелой икрой, через одну-две недели подходят гермафродитные особи, и только в конце июля – августе начинают преобладать в уловах самки на III–IV стадии зрелости.

Показатели красной крови испытывают большие индивидуальные колебания в течение небольшого периода (2–3 месяца), когда которого удавалось выловить этих рыб. Весной, как и у окуня, концентрация гемоглобина и эритроцитов невысока. В течение лета не удалось заметить определенных закономерностей в колебаниях этих компонентов.

Средний общий за наблюдаемый период гемоглобин в 1973 и 1974 гг. – 8,2 г%, а в 1975 г. – 8,6 г%. Средний уровень эритроцитов в эти годы также изменяется в небольших пределах: около 2,5–2,6 млн/мм³ (табл. 6).

Цветной показатель у ерша ближе всего к цветному показателю окуня: в 1974 г. он такой же, как у окуня, — 0,96, а в 1973 и 1975 гг. несколько ниже — 0,99 и 1,00 против 1,02 и 1,05 — для окуня.

Половые различия в крови ерша в нерестовый период за три последних года сводятся к тому, что гемоглобин, эритроциты и цветной показатель несколько выше у гермафродитных особей и ниже у самок.

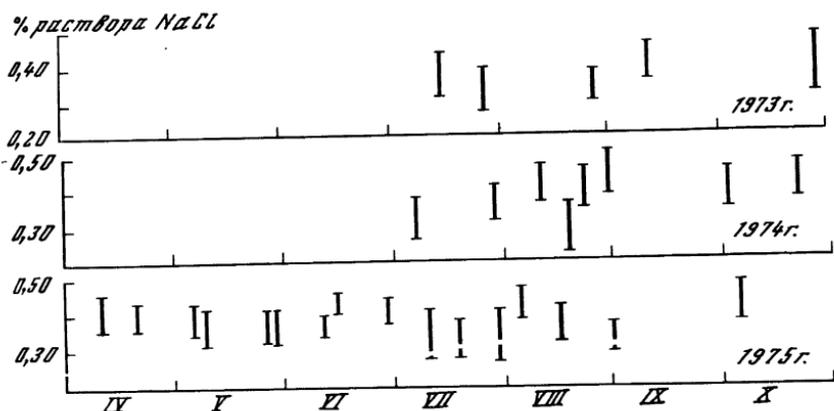
В 1973 и 1974 гг. заметно сходство колебаний цветного показателя у плотвы и окуня в связи со сменой погоды или лунной фазы; так, с новолунием совпадает увеличение цветного показателя, а с полнолунием — снижение. Это не удивительно, поскольку известно влияние смены атмосферного давления и погоды на организм человека: даже за несколько дней до этого обостряются, например, сердечно-сосудистые заболевания и др. Средняя годовая величина цветного показателя у плотвы каждый год близка к 1,1, т.е. к цветному показателю эритроцитов человека, несмотря на то что эритроциты человека безъядерные.

В разные годы средний годовой показатель у плотвы, как и у других рыб, несколько различен — минимальный он был у всех видов рыб в 1974 г., а максимальный — в 1975 г. Ерш отличался постоянством этого показателя за все годы. Более подвижен он у окуня. Ближе всего к показателю плотвы показатель щуки и леща. Из всех рыб озера Глубокое самый высокий цветной показатель отмечен у карася.

По сравнению с рыбами Рыбинского водохранилища (в 1959–1960 гг.) цветной показатель рыб из Глубокое озера значительно ниже за все последние годы (табл. 3). Так, если у плотвы Рыбинского водохранилища цветной показатель был 1,49–1,60, то у плотвы из Глубокое озера он был 1,2–1,1 и сохранялся ежегодно на одном уровне.

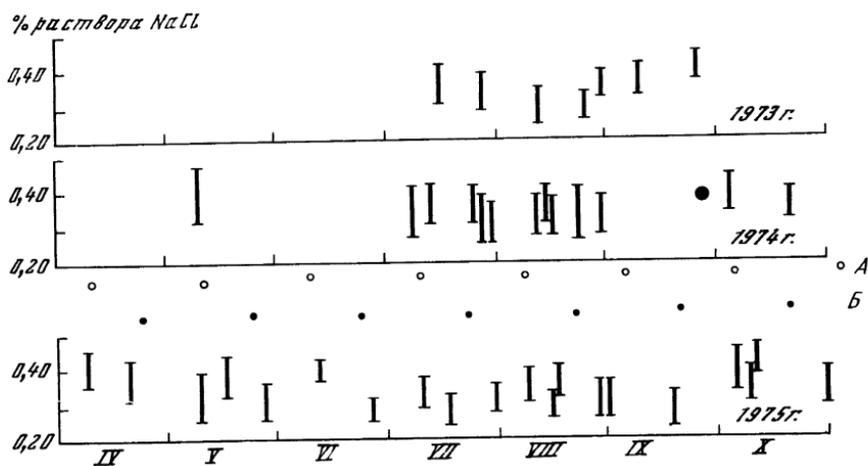
Большая разница в цветных показателях у рыб этих водоемов, возможно, связана с низким содержанием железа в воде Глубокое озера (2,0–2,5 мг/л). О возможном влиянии уровня железа на цветной показатель крови можно судить также по сходству сезонных колебаний содержания железа в воде: например, в 1950–1951 гг. наибольшее содержание общего железа в озере Глубокое отмечалось в апреле-мае; его количество понижается в июле-августе (Щербаков, 1967, с. 136). Такой же характер имеет кривая цветного показателя у плотвы и в меньшей степени у окуня 1973–1974 гг.

Осмотическая резистентность эритроцитов в 1975 г. в течение всей вегетационного периода у плотвы (рис. 4) испытывала постоянные колебания с такой же амплитудой, как у других компонентов крови. При низкой осмотической резистентности эритроцитов уменьшается количество в единице объема крови и, наоборот, повышение резистентности приводит к увеличению эритроцитов, но при этом кривая гемоглобина имеет противоположное направление: высокой резистентности соответствует пониженное содержание гемоглобина, объясняющееся, по-видимому, преобладанием молодых эритроцитов, более стойких к гипотоническим растворам, но бедных гемоглобином. В предыдущие годы (1973 и 1974 гг.) осмотическая резистентность определялась только второй половине вегетационного периода, но, по этим данным, закономерность, отмеченная в 1975 г., выявляется не так отчетливо.



Р и с. 4. Осмотическая резистентность эритроцитов (начало и конец гемолиза в убывающих растворах HCl) плотвы в 1973–1975 гг.

А – новолуние, Б – полнолуние



Р и с. 5. Осмотическая резистентность эритроцитов окуня в 1973–1975 гг.

Одновременно осморезистентность эритроцитов определялась у окуня (рис. 5). Не было отмечено, однако, отчетливых закономерных колебаний, связанных с количественной стороной красной части крови или с лунными фазами, обнаруженных у плотвы. Причиной этому может быть также недостаточное количество материала, поскольку окунь нерегулярно попадался в сети в нужном количестве и, кроме того, кровь свертывалась у этой рыбы значительно быстрее, чем у плотвы (Смирнова, 1967), что не всегда позволяло провести все необходимые анализы.

Ранней весной и поздней осенью осморезистентность у рыб наиболее стабильна по сравнению с летним периодом. Поэтому сравнение ее по годам удобнее провести по осенним данным. В течение трех лет у плотвы

ТАБЛИЦА 7

Осмотическая резистентность эритроцитов рыб в разные годы (осенью)

Водоем	Год	Плотва	Окунь
Глубокое озеро	1973	0,33–0,40	0,33–0,44
То же	1974	0,29–0,38	0,33–0,43
”	1975	0,33–0,44	0,25–0,45
Рыбинское водохранилище	1960	0,29–0,33	0,35–0,45

Осморезистентность различается: в 1974 г. она выше, чем в 1973 и 1975 гг. (табл. 7).

Осморезистентность эритроцитов плотвы из Рыбинского водохранилища за 1959–1960 гг. осенью была 0,29–0,33, т.е. выше, чем у плотвы из озера Глубокое (табл. 7).

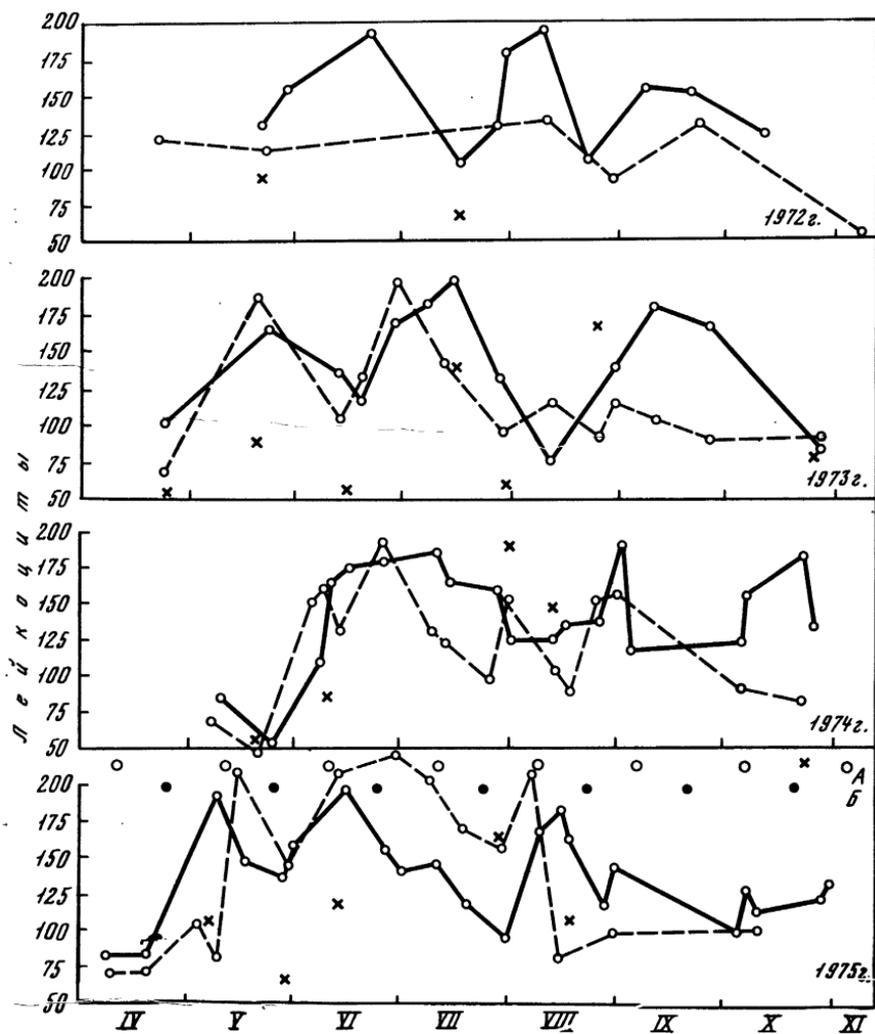
Лейкоциты плотвы. На рис. 6 показаны изменения численности лейкоцитов у плотвы, окуня и ерша в течение четырех вегетационных периодов: с апреля по ноябрь. Весной, сразу же после вскрытия озера, в крови рыб лейкоцитов мало: 50–100 тыс./мм³. Постепенно по мере прогревания воды их количество растет, через месяц достигает первого максимума при 15–20° воды, и затем начинаются колебания, не связанные с другими показателями крови. В 1972 г. наблюдалось три таких пика на кривой и два спада. Последние совпали со снижением температуры и дождем. Конец вегетационного периода (конец октября – ноябрь) сопровождается снижением числа лейкоцитов до весеннего уровня, около 125 тыс./мм³ при температуре 5–7°.

1973 г. озеро вскрылось значительно раньше и раньше прогрелась вода. В дальнейшем температура воды в течение лета была высокой и осенью вода остывала медленнее, чем в предыдущем году. В 1973 г. также имеются три характерных пика и два спада, которые также совпали с похолоданием и дождем. В отличие от прошлого года вся кривая более вытянута из-за раннего времени наступления весны.

В 1974 г. весна наступила позже, лето было холодное и дождливое, количество лейкоцитов ниже, чем в предшествующие годы, а кривая имеет необычный вид: одна широкая волна в начале лета и две другие, более узкие, отодвинуты на конец лета.

В 1975 г. весна началась необычно рано, озеро вскрылось в первых числах апреля, соответственно вся кривая с ее тремя основными пиками начинается раньше, а в конце лета несколько небольших подъемов, также связанных со сменой погоды. Неоднократно было замечено, что при новолунии, когда обычно меняется погода, рыба ловится плохо, а в новолуние она хорошо попадает в сети даже и в плохую погоду.

В 1975 г. на фоне больших волн на лейкоцитной кривой также имеются небольшие зубцы, соответствующие смене лунных фаз: при новолунии – подъем количества лейкоцитов, а при полнолунии – спад. Но, очевидно, три основных, максимальных, подъема лейкоцитов, ежегодно наблюдающихся у плотвы, связаны с интенсивностью питания и общего обмена. О

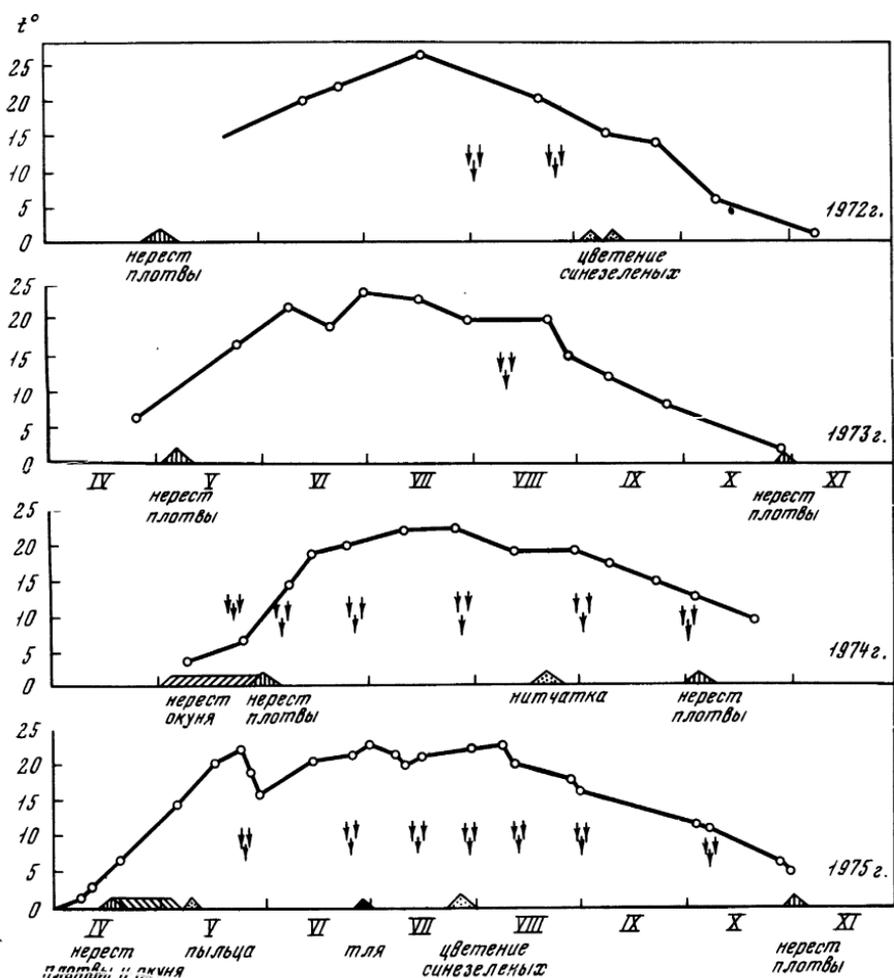


Р и с. 6. Лейкоциты плотвы (сплошная линия), окуня (прерывистая), ерша (крестики) в 1972–1975 гг., тыс/мм³

А – новолуние, Б – полнолуние

влиянии питания на количество лейкоцитов у рыб нами было ранее проведено специальное экспериментальное исследование (Смирнова, 1965, а, б, в). Оно показало, что питание и пищеварение увеличивают количество лейкоцитов в крови. На Глубоком озере представилась возможность наблюдать за этим явлением.

Как видно из имеющихся результатов, нерест не вызывает значительных подъемов количества лейкоцитов в периферической крови плотвы. Так, например, в 1973–1975 гг. во время нереста не было соответствующего подъема кривой (рис. 6), он начинается после нереста, когда поло-



Р и с. 7. Температура воды (поверхность), осадки и некоторые фенологические наблюдения в 1972–1975 гг.

вые продукты были полностью резорбированы и в кишечниках рыб обнаруживалось большое количество пищи, тогда как во время нереста кишечники почти всех рыб были пусты, особенно когда нерест протекает при относительно низкой температуре и в воде еще очень мало пищевых организмов. Когда вода прогревается до 10° , обычно начинается нерест плотвы в озере Глубоком. Но были случаи, когда рыбы с текучими половыми продуктами появлялись и при более низкой температуре воды. Если нерест происходит при более высокой температуре, в конце нерестового периода, как это было, например, в 1974 г. в связи с затянувшейся очень теплой осенью (температура воздуха была в первой декаде октября 20° , воды $11-13^{\circ}$), плотва 4–6-летнего возраста имела текучие половые продукты, а кишечники были наполнены пищей.

Количество лейкоцитов в крови возросло. Так как накануне был дождь, питание было не так интенсивно, число лейкоцитов снизилось; поэтому здесь трудно определить, что в большей степени оказывает влияние на белую кровь: нерест или питание. С другой стороны, очень много бывает лейкоцитов в крови плотвы, когда половые продукты находятся на II—III стадиях зрелости, например в середине июля и сентябре 1973 г., июне — сентябре 1974 г., в мае, июне и августе 1975 г. Во второй декаде мая 1975 г., когда уже давно закончился нерест (10—20 мм), в крови у плотвы было отмечено очень много лейкоцитов. В это же время рыбы поедали много пыльцы хвойных, в результате чего, возможно, стимулировался лейкоцитоз. Таким образом, питание в благоприятные периоды оказывает основное влияние на количественные изменения лейкоцитов у плотвы. В 1972—1974 гг., по имеющимся немногочисленным определениям лейкоцитов у леща, видно, что они укладываются в общий ход колебаний лейкоцитов у плотвы, но с большей амплитудой. В 1975 г. также из небольшого количества исследований лещей можно заключить, что в содержании лейкоцитов наблюдались очень большие колебания: минимум у них был ниже, чем у плотвы, а максимум — выше.

Особенностью крови карася является очень низкое содержание в ней лейкоцитов. В 1973 г. в середине июля, когда у плотвы максимальное количество достигало в среднем 200 тыс./мм³, у карася в это время их было около 120 тыс./мм³. В этот же период в 1974 г. их было меньше — около 60 тыс. Самое низкое содержание лейкоцитов у карасей было в июне 1975 г. — около 20 тыс./мм³.

У отдельных экземпляров щуки в 1972 г. насчитывалось обычно 50—80 тыс./мм³ лейкоцитов; наибольшее количество было у одной семилетней щуки — 120 тыс./мм³.

В 1973 г. количество лейкоцитов колебалось в широких пределах — от 10 до 180 тыс./мм³. Максимальное количество отмечено в конце августа—начале сентября, в 1974 г. — 30—190 тыс./мм³, причем наибольшее количество приходится на конец июля; в 1975 г. кровь щуки не исследовалась.

Лейкоциты окуня. Каждый год весной у окуня и ерша лейкоцитов очень мало — меньше 75 тыс. Дальнейший подъем количества лейкоцитов закономерен: ежегодно имеется четыре пика: два основных и больших в первой половине лета и два меньших во второй половине лета. По времени эти колебания совпадают с таковыми у плотвы (рис. 6).

В нерестовый период количество их не увеличивается; наоборот, в 1974 г. V и VI стадиям зрелости половых продуктов весной и осенью соответствует самое низкое содержание лейкоцитов; самое большое их количество в 1973—1975 гг. отмечено при повышении температуры до 15—19° и вызванной в связи с этим активизацией питания и обмена. Но в период похолодания и дождей наблюдалось снижение количества лейкоцитов, также связанное с питанием и обменом. К концу августа и в сентябре количество лейкоцитов заметно падает и достигает минимума перед ледоставом.

В 1975 г. с середины октября количество лейкоцитов поддерживалось на одном уровне — около 100 тыс./мм³.

Основная пища окуня изучавшейся размерной группы — низшие ракообразные. Доля их в кишечнике в течение вегетационного периода имеет несколько снижений и подъемов, совпадающих с кривой лейкоцитов и желчного индекса. Прибавление к этой основной пище других объектов (крупных лептодор и насекомых) вызывает резкий подъем кривой лейкоцитов, как бы показывая кормовой эффект.

У ерша лейкоцитов в крови меньше, чем у окуня. На рис. 6 из-за недостаточно большого материала показатели лейкоцитов ерша нанесены отдельными точками — средними, вычисленными по нескольким экземплярам. Обычно у самцов окуня и ерша лейкоцитов больше, чем у самок, но в нерестовый период разница эта сглаживается.

Выселение очень большого количества лейкоцитов из стенок пищеварительного тракта было установлено наблюдениями, проведенными в августе 1976 г. У живой плотвы извлекли кишечник и разрежали его на четыре равные части. Затем каждую часть разрежали вдоль и поместили на часовые стекла с физиологическим раствором. Через 2—3 часа при просмотре в камере Горяева было хорошо видно много лейкоцитов (перед этим окрашенных). Они есть во всех отделах кишечника, но особенно много их в третьем отделе.

При такой же обработке из кишечника и желудка с пилорическими придатками, взятых у живого окуня, выселилось огромное количество лейкоцитов. Особенно много лейкоцитов выселяется из 1/5 кишечника, следующей после желудка.

Пищеварительный тракт щуки был разрезан на пищевод, переднюю часть желудка, заднюю часть желудка, остальная часть кишки разделена на три части. Особенно много лейкоцитов выселилось из отрезка кишки, следующего за желудком.

Чтобы установить, есть ли выселение лейкоцитов в сторону, противоположную просвету кишки, вырезанный у плотвы живой кишечник завязывался с обоих концов и помещался в физиологический раствор. Перед этим кишечник несколько раз промывали в физиологическом растворе. Через три часа отмечены лейкоциты в физиологическом растворе, но в меньшем количестве, чем при их выселении в просвет кишечника.

Желчь. Наряду с гематологическими исследованиями у рыб проведены наблюдения за желчью, изменением ее цвета и интенсивности окраски с целью проследить, как отражаются биологические и гематологические сдвиги на показателях желчи рыб. Ранее было установлено на карпе, что желчь рыб может служить показателем физиологического состояния организма (Смирнова, 1976).

На графиках, построенных по средним из 7—12 таких определений для плотвы, видно, что желчный индекс (интенсивность окраски) в течение вегетационного периода претерпевает определенные закономерные изменения: ежегодно у плотвы и окуня наблюдается три максимума: первый возникает через три месяца после начала вегетационного периода, второй — через полтора — два месяца после первого и третий — в конце августа — начале сентября (рис. 8).

Интенсивность окраски желчи связана с изменением пищевой активности рыб: высокие показатели соответствуют большей активности рыб

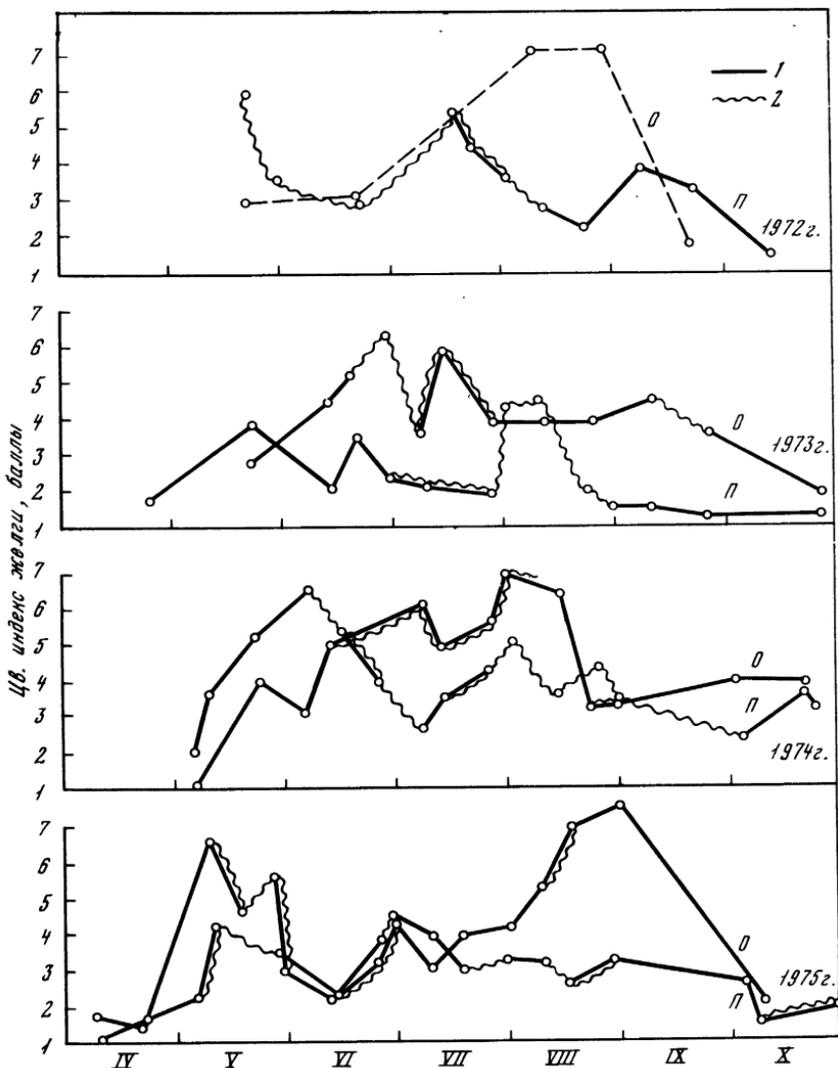


Рис. 8. Цветной индекс желчи плотвы (п) и окуня (о) в 1972–1975 гг.

По вертикальной оси – интенсивность окраски желчи по десятибалльной шкале, по горизонтальной оси – месяцы. 1 – желтый цвет желчи; 2 – зеленый цвет желчи

и падают при ее снижении, например в периоды дождей и похолодания, а иногда и в период максимальной температуры воды (рис. 7, 8). Влияние температуры отмечено в 1975 г. у плотвы, кривая желчного индекса очень сходна с кривой температуры: с повышением температуры увеличивается и индекс желчи; максимум желчи отмечен в мае при 20°. Имеется основание считать, что при спадах температуры происходит смена цвета желчи с зеленого на желтый, и наоборот. Таким образом, возможно, что при

температурных скачках меняется спектр питания с преобладанием то животной, то растительной пищи.

Вообще цвет желчи меняется в очень большом диапазоне: от темно-зеленого до светло-зеленого, от бурого и желтого до бесцветного. На уровень желчного индекса может повлиять, по-видимому, не только качество и интенсивность питания, но и непосредственно смена погоды, например смена атмосферного давления, так как в физиологии известно, что на секрецию желчи оказывает влияние гидростатическое давление в желчных путях — повышение его тормозит секреторный процесс. В конце октября 1973 г. желчь их была темного цвета, в кишечнике плотвы встречались остатки водорослей, но это объясняется тем, что при низкой температуре пища медленнее переваривается, а количество водорослей уже очень мало.

О влиянии растительной пищи на зеленый цвет желчи свидетельствует и тот факт, что у окуня, употребляющего мало растительности, цвет желчи почти всегда желтый, особенно наглядно это было в 1975 г. — только в середине мая и июня в состав пищи входило небольшое количество растений.

Влияние на цвет желчи состояния эритроцитной массы, возможно, заключается в том, что в начале лета, с наступлением активного цветения и распада эритроцитов, усиливается желтая окраска, а осенью, со снижением активности в питании и спадом цветения — желтая окраска светлее, но в течение лета при повышенной резистентности эритроцитов цветной индекс желчи (интенсивность окраски желчи; Климов, 1965) выше, т.е. уровень секреции желчи не зависит от распада эритроцитов. Только в начале мая, когда в воде появилась масса пыльцы, резко упало количество эритроцитов и повысился желчный индекс. Вероятно, в предыдущие годы первый пик кривой также связан с появлением в воде пыльцы, но в меньшей степени.

Желчные пигменты образуются из продуктов распада гемоглобина, а в нашем случае можно добавить и хлорофилла, тем более что строение этих пигментов очень сходно. В растениях хлорофилл химически связан с белками, и, когда белки усваиваются, пигменты зеленые и желтые выделяются через желчь, причем большая скорость переваривания пищи в летний период при высоких температурах способствует более быстрому выводу зеленых пигментов из организма. У окуня зависимость между желчью и температурой особенно заметна в конце августа при температуре 15° (рис. 11), в пище преобладает животный корм, а при повышении температуры увеличивается доля растительной пищи в мае, июне, августе. К такому же выводу приводит сравнение с кривыми по питанию, т.е. при повышении температуры увеличивается доля растительной пищи у плотвы (рис. 9).

Особенностью 1975 г. явилось то, что наибольший средний желчный индекс наблюдался в мае в связи с очень ранней весной и высокой температурой для того времени, когда желчь имела зеленый цвет.

В начале мая в воде появилась масса пыльцы деревьев (сосны и др.), хлопья которой покрывали поверхность воды. В таком виде она была очень удобной для корма рыбам. В их кишечниках в это время можно

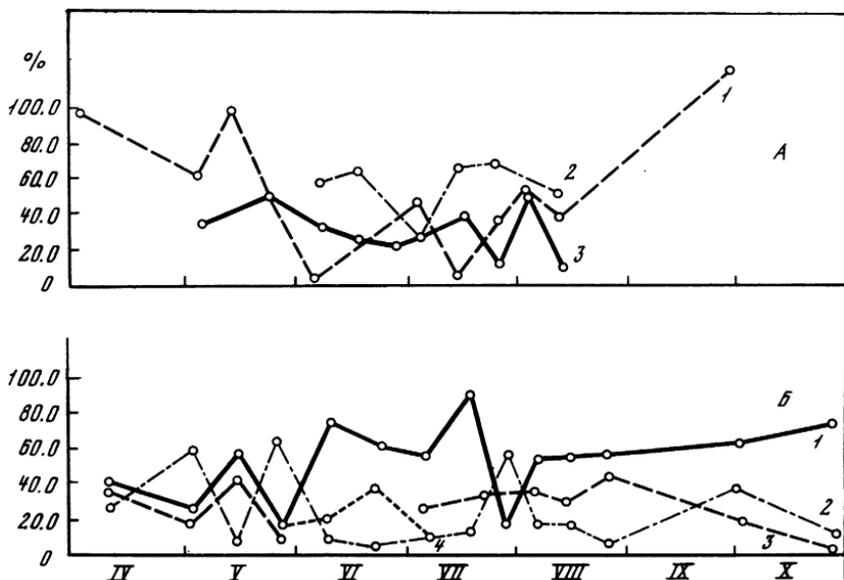


Рис. 9. Питание плотвы (Б) и окуня (А) в 1975 г.

По вертикальной оси — содержание в % от пищевого комка, по горизонтальной оси — месяцы; А — окунь; 1 — низшие ракообразные (циклопы диаптомус, дафнии, босмины, хидориды); 2 — лептодора, 3 — насекомые (хируномиды, ручейники, поденки); Б — плотва; 1 — животный корм: циклопы, дафнии, босмины, хидориды и насекомые; 2 — растительный корм (высшие водные растения, водоросли, пыльца); 3 — детрит, 4 — песок

было обнаружить массу пыльцы, напоминающую манную кашу. Поскольку известно, что пыльца содержит набор витаминов и других биологически активных веществ, обнаруженные нами сдвиги в желчи и крови в этот период, вероятно, связаны с потреблением пыльцы. В третьей декаде мая 1975 г. в состав пищи входили водоросли. В это время также отмечалась зеленая и интенсивно окрашенная желчь.

О влиянии активности питания на желчный индекс может свидетельствовать также сходство лейкоцитарных кривых и желчных: три пика в течение вегетационного периода имеются в одно и то же время.

О судьбе зеленого пигмента растений — хлорофилла при пищеварении у рыб и других животных данных в научной литературе нам найти не удалось. Может ли хлорофилл выводиться вместе с желчными пигментами?

Как известно, у травоядных животных желчь зеленого цвета и объясняется это тем, что в отличие от плотоядных у них отсутствует фермент, способствующий переходу биливердина (обуславливающего зеленый цвет желчи) в билирубин (Baumgartel, 1950). Аналогичный механизм преобразования желчных пигментов возможен и у рыб.

У высших животных акт еды рефлекторно усиливает отделение желчи в зависимости от вида пищи, наибольшее количество желчи выделяется

при смешанном питании. Таким образом, оценка пищевой активности рыб по состоянию желчи получает еще одно обоснование.

Переломы кривой желчного показателя совпадают с переходом на другие объекты питания, например, при переходе со смешанного питания (растения — животные), на животное меняется цвет желчи и интенсивность ее окрашивания.

Влияние резистентности эритроцитной массы у плотвы и окуня на интенсивность окрашивания желчи различно. У плотвы высокой осмотической резистентности эритроцитов соответствует более интенсивно окрашенная желчь. У окуня эта зависимость обратная: при понижении осмотической резистентности эритроцитов повышается интенсивность окрашивания желчи, т.е. продукты деструкции эритроцитов из организма окуня выводятся больше с желчью.

Желчный индекс у окуня также претерпевает за вегетационный период значительные изменения и по интенсивности окраски и по цвету: он весной минимальный, летом несколько выше и к осени опять снижается. В озере Глубоком окунь питается не только животной, но и растительной пищей, что и отражается на цвете желчи: в некоторые периоды она имеет совершенно определенный зеленый цвет. В июне—августе в его желудочно-кишечном тракте находили рыбы до 100% с примесью хирономид и растений до 30%, а с конца августа до октября основной пищей были Cladocera до 100% и иногда хирономиды. В 1974 г. в результате затянувшейся осени кривая долго сохранялась на одном уровне.

У ерша также весной (начало мая) желчный пузырь почти пуст или имеет ничтожное количество светло-желтой жидкости. В конце мая пузырь уже заметно увеличен, а цвет усиливается до 4—5 баллов, в августе до 6—7 баллов. Пища ерша в весенне-летний период состоит из личинок хирономид и других насекомых и до 30—70% детрита.

Тот факт, что весной у рыб желчные пузыри пусты или слабо заполнены желчью, приводит к выводу, что при голодании желчь у рыб не выделяется. Это противоречит данным других авторов, утверждающих, что в экспериментальных условиях в аквариумах у рыб имеется постоянная секреция желчи в пузырь и ритмическая — из пузыря; последнее обусловлено перевариванием пищи (Laporte, 1967). В таком случае у рыб, голодавших зимой и ранней весной, желчный пузырь должен быть очень сильно раздут от накопившейся желчи.

Переход рыб на питание той или иной пищей (судя по содержанию пищеварительного тракта) не всегда точно совпадает с переменной в желчном индексе, но если учесть скорость пищеварения и общего обмена, то станет ясным отставание состояния желчи от содержания кишечника в данный момент. Так, если рыба, питавшаяся водорослями, перед поимкой употребляла в пищу ракообразных или насекомых, желчь у нее может быть зеленой. Здесь следует отметить, что в одном улове у рыб может быть желчь разного цвета.

Судя по цвету желчи, у плотвы и окуня как будто наблюдается асинхронность в питании: когда активна плотва, менее активен окунь.

Краткие сведения о питании исследованных рыб. В 1974 г. основную роль в питании плотвы играли низшие ракообразные (клядоцера: лето-

дора, босмина, дафния) и насекомые. В составе пищи постоянно присутствовали высшие водные растения, нитчатка, водоросли. По месяцам это распределено так: в мае-июне до 50% насекомых, остальное — растения и детрит; в июне клядоцера около 40%, насекомых 33%, остальное — водоросли, детрит и грунт; в августе: клядоцера (дафния и лептодора) около 60%, остальное — водоросли и детрит; в сентябре: босмина и дафния, водоросли, в том числе синезеленые.

В 1975 г. нам удалось несколько подробнее проанализировать питание плотвы. Ее пища также состоит из животных, растений и детрита. Иногда в пищевом комке имеется грунт, минеральные частицы. В самом начале весны (апрель) эти три части представлены примерно поровну, но несколько меньше растительная. Через 2–3 недели она начинает преобладать за счет пыльцы деревьев и других растений (23,3%) и водорослей.

После исчезновения пыльцы большую долю в пище (более 50%) составляют ракообразные: циклопы, босмины и детрит. Затем, после похолодания, опять увеличивается доля растительной пищи (макрофиты, харовые, нитчатка) при небольшом содержании животной пищи: ракообразные, личинки насекомых.

В июне-июле при установившейся высокой температуре воды основной пищей плотвы были босмины и дафнии — до 73–85%.

В августе половину содержимого кишечника плотвы составляют детрит и высшие растения; другая половина — дафнии, босмины и лептодора. Такой состав пищи держался до октября. В октябре увеличился процент водорослей, а лептодоры исчезли и в конце октября пища состояла из дафний и босмин в смеси детрита с синезелеными водорослями (рис. 12).

В течение всего вегетационного периода в кишечнике постоянно присутствуют в большем или меньшем количестве детрит, а в некоторые периоды — и минеральный грунт (песчинки). Так, например, в июле-августе песок был обычным компонентом пищевого комка, причем наличие его в кишечнике не всегда сопровождается присутствием бентосных организмов, хирономид и пр.; наоборот, последние могут присутствовать без минеральных частиц в кишечнике.

Песок обычно захватывается в периоды максимальной температуры или когда в воде очень мало пищевых организмов. Вероятно, захватывание грунта рыбами — явление не случайное, а вызвано необходимостью в определенные периоды задержать пищу в кишечнике для более полного переваривания (Пегель, 1950).

В пище окуна в 1974 г. в начале лета (в июне) большую роль играли куколки хирономид (до 60%), обнаружено немного босмин и растений. В июле основной пищей были мальки рыб. В августе к ним прибавились ракообразные: лептодора (20,0%), босмины (до 18%), дафнии (10%), личинки хирономид (10%) и циклопы (1,2%). В сентябре в желудочно-кишечном тракте преобладали хирономиды (34,6%), босмины (37,7%), дафнии (23,8%) и лептодора (2,2%). В начале октября пища состояла из дафний и босмин с их эфипшиумами, а в конце октября к ним прибавилась большая доля детрита. Помимо указанных объектов пита-

ния в кишечнике имелось большое количество жировых капель (из планктонных рачков).

В 1975 г., сразу после вскрытия озера, в первой декаде апреля в желудках окуня обнаруживаются в основном дафнии; в начале мая преобладают циклопы, насекомые и их личинки. В течение июня-июля лептодора является основным компонентом пищи, затем босмина и личинки насекомых, в середине июля преобладала тля *Nyalopterus pruni* зеленого цвета, которая в массе покрывала надводную часть тростника, а при ветре падала на поверхность воды, где она тут же поедалась рыбами. В конце июня — начале июля в желудках окуней находили нитчатку. В августе окунь поедал в большом количестве лептодору и личинок хиромид.

В настоящей статье приведены данные о питании окуней, у которых исследовалась кровь. Питание окуня характеризуется также в статье О.С. Бойковой (см. наст. сб.).

ВЫВОДЫ

1. В гематологических показателях исследованных рыб в течение вегетационного периода наблюдаются колебания, выражающиеся в нескольких основных пиках, ежегодно сдвигающихся в ту или иную сторону в зависимости от особенностей года: состояние погодных условий, определяющих начало биологических процессов, и дальнейшее их развитие (нерест, питание и др.) и наличие лунных ритмов, оказывающих влияние на гематологическую систему, были замечены в 1975 г. и в меньшей степени в 1974 г. на крови плотвы и окуня.

2. По ряду гематологических показателей — количеству лейкоцитов (трехвершинные кривые) и желчи у плотвы и эритроцитов у окуня можно предполагать, что в биологическом процессе рыб озера Глубокого в течение вегетационного периода существуют три этапа, возможно связанные со сменой питания, т.е. переходом с одного объекта на другой.

3. В гематологических показателях существуют еще и отклонения в зависимости от размера рыб, пола, зрелости половых продуктов, сезона, времени суток. В связи с этим при оценке по крови влияния внешней среды на организм, при сравнении рыб из разных водоемов или разных стад в одном водоеме, при патологических исследованиях все перечисленные сдвиги, имеющиеся в норме, необходимо учитывать.

4. Ранней весной у плотвы и окуня желчный пузырь почти пуст или имеет ничтожное количество бесцветной жидкости, т.е. в естественных условиях при отсутствии активного питания желчь у рыб не выделяется, но при активизации питания к концу мая наполнение желчного пузыря резко повышается и желчь становится желтой, а затем зеленой, когда в пищу появляются растения. По интенсивности окраски желчи ежегодно наблюдаются три пика: у плотвы с начала лета большой пик, а затем два меньшие, у окуня, наоборот, — большой пик к концу лета.

ЛИТЕРАТУРА

- Брауде С.Г., Махонина К.А.* Сезонные колебания красной крови у жителей города Красноярск. — В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности человека и животных Красноярского края, 1965, с. 380—384.
- Климов П.К.* Механизмы регуляции функций желчевыделительной системы. Л., "Наука", 1969, 159 с.
- Коржуев П.А.* Эколого-физиологические особенности крови производителей осетровых рыб. — В кн.: Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 69—73.
- Коржуев П.А.* Гемоглобин. М., "Наука", 1964, 287 с.
- Пегель В.А.* Физиология пищеварения рыб. Томск, 1950, 198 с.
- Пучков Н.В.* Физиология рыб. М., Пищепромиздат, 1954, 370 с.
- Смирнова Л.И.* Физиологическая роль лейкоцитов в пищеварении рыб. — *Вопр. ихтиол.*, 1956, вып. 7, с. 107—118.
- Смирнова Л.И.* Возможная роль лейкоцитов кишечника рыб в выделении антител. — Труды Моск. техн. ин-та рыбной пром-сти и хоз-ва, 1957, вып. 7, с. 250—254.
- Смирнова Л.И.* К методике исследования форменных элементов крови рыб. — *Бюл. Ин-та биол. водохранилищ*, 1960, № 8-9, с. 89—90.
- Смирнова Л.И.* О сезонных изменениях крови рыб Рыбинского водохранилища. — *Вопр. ихтиол.*, 1962, т. 2, вып. 4 (25), с. 677—686.
- Смирнова Л.И.* К вопросу о влиянии паразитов на кровь рыб. — В кн.: Матер. по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.—Л., 1963, с. 44—47.
- Смирнова Л.И.* Изменение картины крови рыб при пищеварении. — *Вопр. ихтиол.*, 1965а, вып. 1 (34), с. 149—156.
- Смирнова Л.И.* Показатели крови налима при полном длительном голодании и последующем кормлении. — *ДАН СССР*, 1965б, т. 160, № 1, с. 240—242.
- Смирнова Л.И.* К вопросу о механизме сезонных изменений крови рыб. — В кн.: Физиологические основы экологии водных животных. Севастополь, 1965б, с. 90—92.
- Смирнова Л.И.* Пищеварительный лейкоцитоз у леща. — Труды Ин-та биол. внутр. вод, 1966а, вып. 10 (13), с. 143—147.
- Смирнова Л.И.* Изменения крови рыб при полном длительном голодании. — Труды Ин-та биол. внутр. вод, 1966б, вып. 10 (13), с. 284—290.
- Смирнова Л.И.* Сезонные изменения лейкоцитарного состава крови леща и окуня. — *Гидробиол. журн.*, 1966в, № 4, с. 71—74.
- Смирнова Л.И.* Возможная длительность жизни эритроцитов налима в связи с голоданием. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., "Наука", 1967а, с. 176—178.
- Смирнова Л.И.* Об осмотической резистентности эритроцитов рыб. — *Вопр. ихтиол.*, 1967б, т. 7, вып. 6, с. 1131—1134.
- Смирнова Л.И.* О физиологии зернистых лейкоцитов крови рыб. — *Вопр. ихтиол.*, 1968, т. 8, вып. 5, с. 939—948.
- Смирнова Л.И.* Трипанозома в крови налима (*Trapanosoma lotae* sp.n.). — *Паразитология*, 1970, т. 4, № 3, с. 296—297.
- Смирнова Л.И., Говорова М.Ф.* Осмотическая и химическая резистентность эритроцитов рыб. — *Вопр. ихтиол.*, 1974, т. 14, вып. 6 (89), с. 1104—1110.
- Смирнова Л.И.* Желчь как показатель физиологического состояния рыб. — *Экология*, 1976, № 6, с. 93—95.
- Черникова В.В.* Показатели крови у пресноводных рыб в летне-осенний период. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., "Наука", 1967, с. 163—167.
- Щербаков А.П.* Озеро Глубокое. М., "Наука", 1967, 389 с.
- Baumgärtel T.* Physiologie und Pathologie des Bilirubin Stoffwechsels als Grundlagen der Icterusforschung. Stuttgart, 1950.
- Einszporn-Orecka T.* Quantitative changes in the circulating blood of tench (*Tinca tinca*) in the annual cycle. — *Pol. arch. hydrobiol.*, 1970, v. 17, N 4, p. 435—444.
- Heckert H.* Lunationsrhythmen der Menschlichen Organismus. Leipzig, Akad. Verl., 1961.

- Heider G.* Hämatologische Beobachtungen an Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* Rich.) I. Alters- und Jahreszeitlich bedingte Schwankungen des Hämoglobingehaltes. – Zool. Anz., 1970, Bd 185, H. 1/2, S. 36–46.
- Heider G.* 1971. Hämatologische Untersuchungen Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri* Richardson). IV. Erythrocytenzahl und Hämatokrit. – Hydrobiologia, 1971, v. 37, N 3–4, p. 457–472.
- Laportes C.* Etude radiologique et histologique des voies biliaires extrahepatiques des téléostéens dulcicoles. Toulouse, 1967, 150 p.
- Mikusek J., Dukat R.* Sezonowe zmiany poziomu hemoglobiny u szkodliwych młodzięzy. – Wiad. lek., 1972, t. 25, N 19, s. 1745–1750.
- Pavlovic V., Mladenovic-Ojvozenovic O., Kestic H.* Sexual dimorphism and seasonal content oscillation of an average haemoglobin in the erythrocytes (MCH) of *Salmo trutta m. fario* L. and *Thymallus thymallus* L. near the spring of River Bosha. – Bull. sci. Cons. Acad. sci. et arts RSFY, 1972, v. 17, N 9–10, p. 301–302.
- Roths P.* Über die Abhängigkeit der Beutzusammensetzung von der Allgemeinen Aktivitätslage beim Hamster. – Zool. Anz., 1957, Bd 159, N 7–8.
- Subba Rao M., Behera M.K.* A haematological study on the freshwater teleost *Catla catla*. – Curr. Sci. (India), 1973, v. 42, N 17, p. 612–613.

ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ В РАЙОНЕ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В АПРЕЛЕ—ОКТЯБРЕ 1972—1975 гг.

А.Д. ЧИСТЯКОВ, С.Ф. ЧУПРИН, О.Н. БЕЛИНСКИЙ

Озеро Глубокое расположено на южных склонах Московской возвышенности, в западной части Подмосковья. На климат и погодные условия этого района оказывают влияние суша и океан. По климатологической классификации Подмосковье относится к умеренно-континентальному климату; это значит, что повторяемость воздушных масс континентального происхождения в сравнении с воздушными массами морского происхождения составляет 42%. Поэтому с апреля по октябрь довольно часто наблюдаются резкие изменения погоды. Повторяемость антициклонической формы циркуляции несколько выше циклонической, особенно в мае, сентябре и октябре. Наибольшая продолжительность стационарирования антициклонов в этот период составляет 11—13 дней, циклонов — 7—10 дней.

Атмосферная циркуляция, рельеф местности, характер подстилающей поверхности, поступление солнечной радиации создают определенный температурный режим данного района. О термическом режиме обычно судят на основании месячных, декадных и суточных данных о температуре воздуха, но они не всегда дают полную характеристику, часто сглаживая резкие колебания. Поэтому дополнительно к этим данным необходимы такие характеристики, как вероятность наступления той или иной температуры воздуха, экстремальные значения температуры и их амплитуды, годовой, месячный и суточный ход.

В западной половине Московской области, где находится озеро Глубокое, в теплый период года температура воздуха несколько ниже, чем на юге и востоке Подмосковья. Это связано с тем, что здесь находятся наиболее крупные водохранилища и обширные лесные массивы.

В начале апреля, после схода снежного покрова, наблюдается быстрое повышение температуры. Весной повышение среднесуточной температуры воздуха на 10° происходит на 15 дней быстрее, чем аналогичное понижение осенью. По многолетним данным, средняя суточная температура воздуха в районе озера Глубокое переходит через 0° уже в начале апреля. Средняя месячная температура в апреле $3,2^{\circ}$. В последующие месяцы она постепенно повышается, достигая в июле $18-19^{\circ}$. В августе начинается понижение средней месячной температуры и в начале ноября она переходит через 0° . Примерно такой же ход в теплую половину года имеет и средняя ночная (минимальная) температура. Средняя дневная (максимальная) температура достигает наибольших значений ($23-24^{\circ}$) в июле.

ТАБЛИЦА 1

Значения абсолютных максимумов и минимумов температуры воздуха (в градусах) в районе озера Глубокого с апреля по октябрь

Месяц	Абсолютный максимум температуры	Абсолютный минимум температуры	Месяц	Абсолютный максимум температуры	Абсолютный минимум температуры
Апрель	27,5	-23,0	Август	36,5	-1,5
Май	31,5	-8,5	Сентябрь	32,5	-6,5
Июнь	34,0	-4,0	Октябрь	24,0	-21,5
Июль	35,5	+1,5			

На пределы колебаний температур воздуха в районе озера Глубокого указывают значения абсолютных максимумов и минимумов (табл. 1), рассчитанные по данным метеостанций Можайск и Истра за 95-летний ряд наблюдений (Справочник, 1964). Из табл. 1 видно, что амплитуды этих колебаний в пределах одного месяца достаточно велики и могут достигать 50 и более градусов.

Средняя суточная амплитуда температуры имеет хорошо выраженный сезонный ход, постепенно увеличиваясь к июню (10–11°). Наиболее резкие колебания температуры – 15–20° в сутки – отмечены в мае и составляют около 15% всех дней месяца. Величина суточных колебаний температуры сильно зависит и от смены атмосферных процессов. Так, в теплый период года колебания температуры, связанные со сменой атмосферных процессов, в среднем составляют 2–2,5°, но могут достигать и 11–13°.

Осенние заморозки обычно наступают в конце сентября – начале октября. Средняя дата их наступления 20 сентября, наиболее ранняя 29 августа, поздняя 21 октября. Заморозки весной обычно прекращаются уже к 16 мая. Наиболее ранняя дата их прекращения – 17 апреля, наиболее поздняя – 8 июня.

Относительная влажность отражает степень насыщения воздуха водяным паром. В теплый период года минимум относительной влажности приходится на май-июнь. Величина относительной влажности сильно меняется в зависимости от наличия или отсутствия облачности и выпадения осадков. Средняя ее величина для данного периода составляет 60–65%, в ночное время она обычно увеличивается до 75–80%, днем – 50–55%. В отдельные летние дни в областях повышенного давления значения относительной влажности понижаются до 20%, а в областях низкого давления возрастают до 95–100%.

Две трети годового количества осадков выпадает в теплый период года, выпадение осадков связано в основном с прохождением через данный район циклонов и фронтов. Наибольшее количество осадков приносят циклоны с северо-запада и юга. Средний максимум осадков наблюдается в июле, минимум – в апреле.

Велика изменчивость месячного количества осадков: так, в августе 1953 г. в районе озера Глубокого и р. Истры выпало 175 мм, а в августе

1938 г. — только 3 мм (Справочник, 1967). Поэтому для характеристики количества осадков важно знать повторяемость или вероятность сумм осадков за отдельные месяцы. Суточный максимум осадков 28–29 мм в среднем отмечается раз в 5 лет, 35–36 мм — раз в 10 лет и один раз в 20 лет количество выпавших осадков за сутки достигает 41–44 мм.

Интенсивность и продолжительность осадков в значительной мере связаны с характером облачности. Различают три состояния неба: ясное (0–2 балла), полужасное (3–7 баллов) и пасмурное (8–10 баллов). С апреля по октябрь повторяемость пасмурного неба составляет 48–60%.

С количеством облачности тесно связана продолжительность солнечного сияния, наибольшая продолжительность которого наблюдается с мая по август — 52–55%.

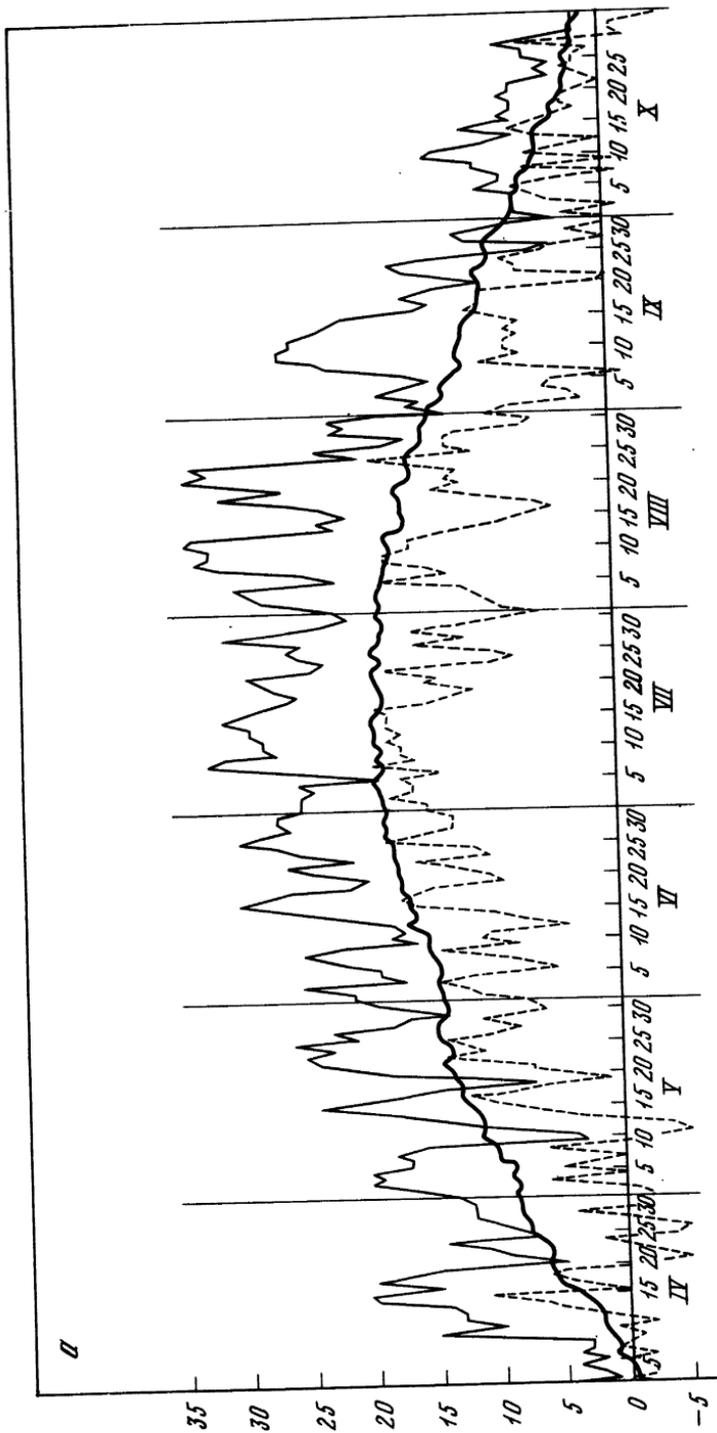
Давление воздуха в теплый период года в исследуемом районе изменяется сравнительно мало. Средняя месячная величина давления, приведенная к уровню моря в теплый период, составляет 992–994 мбар и меняется от месяца к месяцу незначительно. Но иногда при прохождении фронта или циклона давление в течение суток может понизиться на 25–30 мбар или на столько же повыситься. Среднесуточная амплитуда давления в Подмосковье для летних месяцев составляет лишь 0,5–1 мбар.

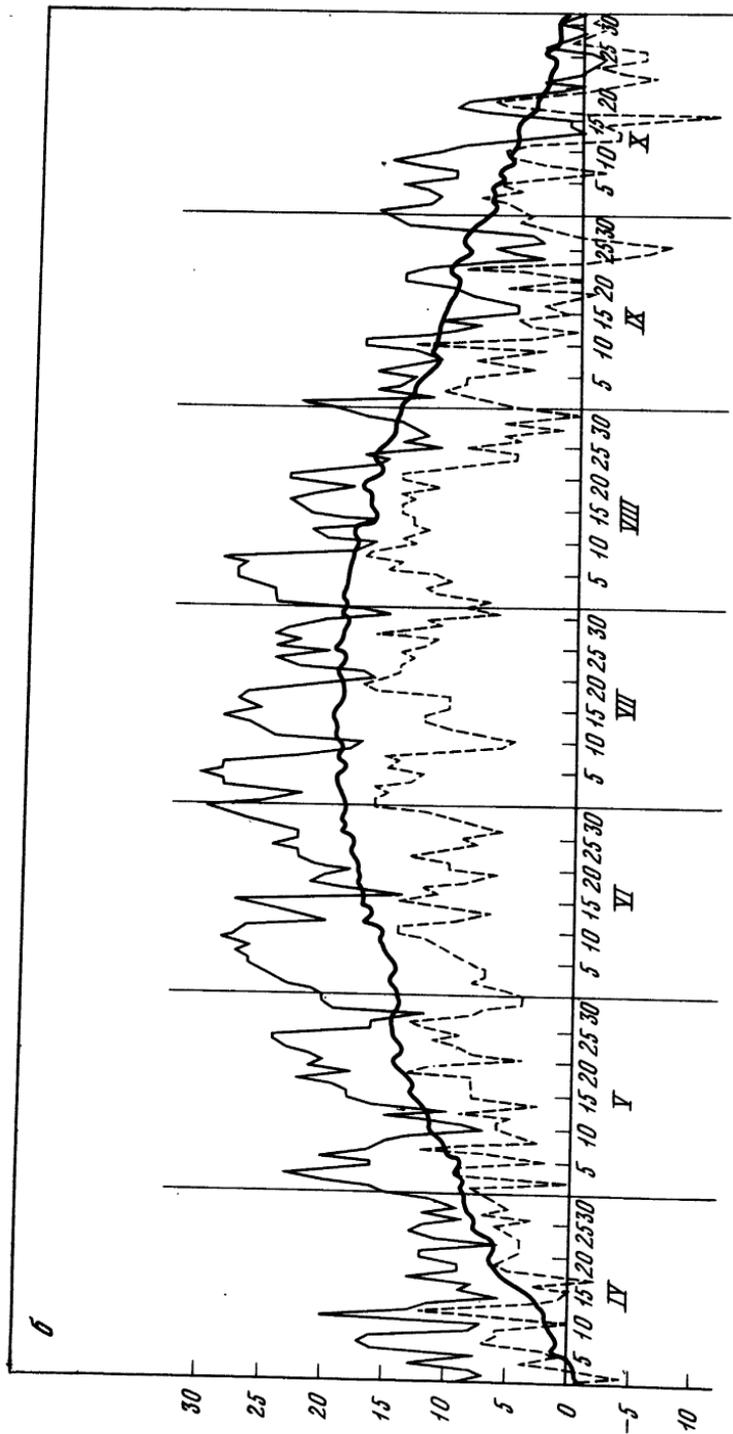
Давление является одним из важнейших факторов, определяющих движение воздушных потоков. В теплый период года район озера Глубокое, как и все Подмосковье, находится в основном под влиянием области пониженного давления, что увеличивает повторяемость в этом районе западных и северо-западных ветров. Средняя скорость ветра составляет 3–4 м/с. В период прохождения атмосферных фронтов и циклов скорость ветра возрастает до 8–12 м/с, а иногда порывы достигают и большей силы.

ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ В РАЙОНЕ ОЗЕРА ГЛУБОКОЕ в 1972–1975 гг.

Период 1972–1975 гг. в Подмосковье и в районе озера Глубокое был самым теплым за последние 100 лет метеорологических наблюдений. Были превышены экстремальные значения среднегодовой температуры воздуха, количество осадков, экстремальные значения температуры сезонов, месяцев, декад и отдельных дней.

Лето 1972 г. было исключительно жарким и засушливым. В период с апреля по октябрь аномалия температуры составила около 3°. Такое аномальное отклонение температуры воздуха отмечено впервые за 100 лет наблюдений. Ход максимальных и минимальных значений температуры воздуха и средней суточной многолетней для 1972 г. показан на рис. 1. Несмотря на засушливое лето, в апреле и мае стояла неустойчивая погода с частой сменой пасмурных (дождливых) и солнечных (очень теплых) дней. В апреле выпало 49,8 мм осадков, или 135% нормы. Особенно сильные дожди отмечены в первой декаде апреля (46,9 мм), что почти в 4 раза выше обычной нормы (табл. 2). Вторая декада была теплой и сухой, количество осадков составило только 0,3 мм. Среднесуточная температура воздуха была на 6–11° выше нормы (рис. 1, а). 20 апреля произошла





Р и с. 1. Ход максимальной, минимальной и среднесуточной многолетней температуры воздуха с апреля по октябрь
 а — 1972; б — 1973 г.; в — 1974 г.; г — 1975 г.

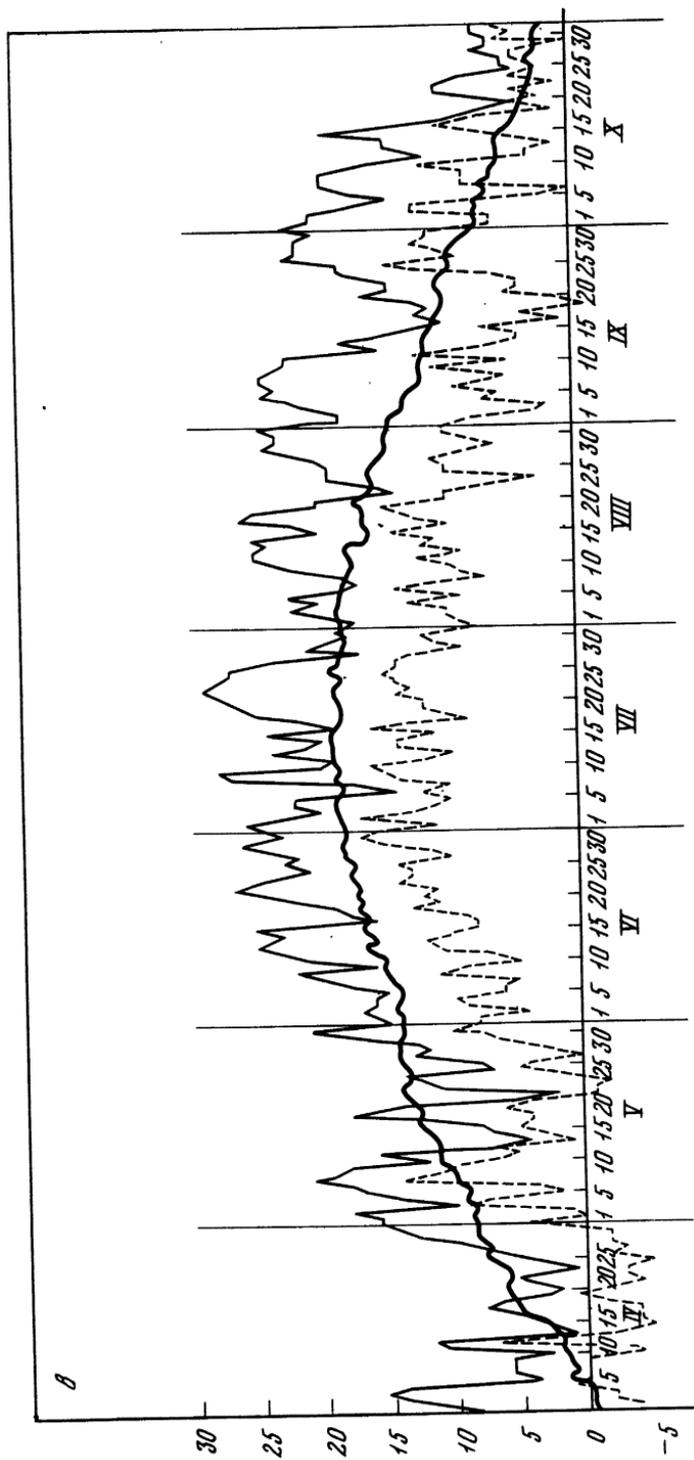
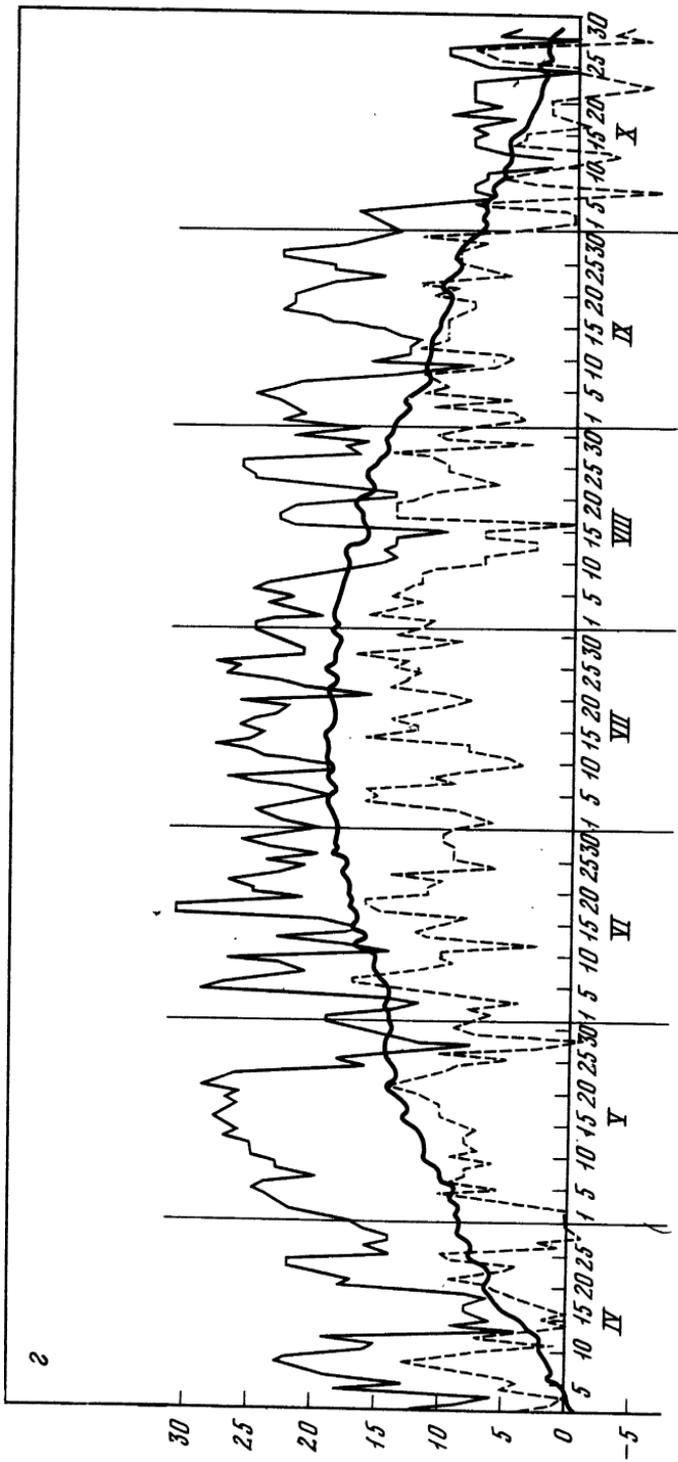


Рис. 1в



Р и с. 1 г

ТАБЛИЦА 2

Количество осадков, выпавших в районе озера Глубокого

Год	Апрель				Май			
	I	II	III	всего	I	II	III	всего
1972	46,9	0,3	2,6	49,8	10,6	21,0	18,0	49,6
1973	21,5	47,9	26,1	95,5	25,7	14,1	12,9	52,7
1974	1,5	19,6	2,4	23,5	43,9	21,8	58,7	124,4
1975	4,3	11,0	0,9	26,2	0,0	4,4	29,0	33,4
Средняя многолетняя	12,0	12,0	13,0	37,0	16,0	18,0	21,0	55,0

ТАБЛИЦА 2 (окончание)

Год	Август				Сентябрь			
	I	II	III	всего	I	II	III	всего
1972	0,0	3,8	21,2	25,0	0,0	9,0	59,0	68,0
1973	28,0	56,5	30,0	114,5	44,4	12,6	14,7	71,7
1974	29,3	10,3	1,6	41,2	0,8	7,4	7,7	15,9
1975	31,1	34,9	31,0	97,0	15,0	0,9	1,0	16,9
Средняя многолетняя	28,0	26,0	25,0	79,0	22,0	21,0	20,0	63,0

резкая смена погоды, похолодало. Среднесуточная температура воздуха стала ниже нормы на 9° .

Неустойчивая погода сохранялась и в мае, но в этом месяце количество осадков уже было меньше нормы (табл. 2). Дожди шли редко и были кратковременными, в основном носили ливневой характер. В мае отмечены две волны холода. Первая 9—11 мая, вторая 19 мая, это видно на рис. 1, а. Максимальная температура с 8 на 9 мая понизилась на 13° . Температура в эти дни была на $6-8^{\circ}$ ниже многолетней.

Очень теплая погода с ливневыми дождями в отдельные дни установилась в июне и начале июля. В середине июня отклонения среднесуточной температуры от многолетней достигли 10 и более градусов. В течение 12 дней максимальная температура (см. рис. 1, а) составляла $25-30^{\circ}$, а два дня она превышала 30° .

Количество осадков в июле было связано с развитием конвективной облачности, всего их выпало 70 мм (см. табл. 2) при норме 83 мм. Интенсивные ливни прошли в первой декаде июля — 43,3 мм (160%) нормы, во второй и третьей декадах дождей было значительно меньше, причем выпадали они на фоне очень высоких температур воздуха. Дожди первой декады были очень интенсивными, но кратковременными, так что это не смягчило условий засухи в Подмоскowie. В июле в течение 5 дней температура была выше 30° (см. рис. 1, а), а в остальные дни колебалась от 20 до 30° .

в апреле—октябре 1972—1975 гг.

Июнь				Июль			
I	II	III	всего	I	II	III	всего
29,0	21,0	35,0	85,0	43,3	8,1	18,8	70,2
0,0	40,6	18,6	59,2	28,5	40,9	31,3	100,7
6,9	11,2	36,1	54,2	48,6	18,4	23,6	90,6
64,5	8,6	3,8	76,9	12,9	10,9	92,2	116,0
22,0	24,0	27,0	73,0	27,0	28,0	28,0	83,0

Октябрь				Сумма осадков в IV—X
I	II	III	всего	
9,8	41,4	14,5	65,7	413,3
8,4	44,7	29,6	82,7	577,0
0,7	28,6	64,3	93,6	443,4
19,2	0,3	7,2	26,7	393,1
19,0	19,0	17,0	55,0	445,0

Жаркая погода сохранялась и в августе и начале сентября, лишь в октябре начались продолжительные обложные дожди. В этот период осадков, как видно из табл. 2, выпало уже больше нормы.

В период с апреля по октябрь 1972 г. над исследуемым районом преобладала область высокого давления, лишь в апреле и сентябре наблюдалась слабая циклоническая деятельность. Циклоны и связанные с ними облачность, повышенная влажность и осадки проходили к северо-востоку от Подмосковья. В апреле и сентябре среднемесячное давление было на 5—6 мбар ниже нормы, в остальные месяцы выше нормы на 4—6 мбар. Наибольшие колебания давления за месяц отмечены в апреле и сентябре (35—36 мбар), наименьшие — в июле и августе (17—20 мбар). Среднесуточная амплитуда давления в течение всего периода была невелика (не более 1 мбар), но в отдельные дни апреля, сентября и октября она достигала 10—12 мбар. Минимум давления в суточном ходе в среднем приходился на 15—18 часов, максимум на 5—8 часов, что связано с обычным суточным ходом.

Характер циркуляции атмосферы всегда вносит большие неперiodические изменения в суточный ход давления. Повторяемость ветров различных направлений у поверхности Земли также тесно связана с циркуляцией атмосферы и с барическим полем (табл. 3). Так, летом 1972 г. гребень высокого давления был направлен с Казахстана на центральные

ТАБЛИЦА 3

Повторяемость (в процентах) направлений

Месяц	Скорость, м/с		Штиль, в % от общего числа случа- ев в месяц	С	ССВ	СВ	ВСВ	В
	средняя	макси- мальная						
1972 г.								
Апрель	3,1	12	14	5	5	5	0	1
Май	2,4	16	22	3	2	7	5	9
Июнь	2,1	16	20	11	5	8	12	7
Июль	1,7	12	29	15	5	6	7	10
Август	1,9	12	26	7	7	3	0	8
Сентябрь	2,9	16	19	2	5	3	3	4
Октябрь	3,5	16	13	0	0	2	1	3
1973 г.								
Апрель	3,3	16	11	9	6	10	1	3
Май	2,9	14	12	4	10	16	3	8
Июнь	2,2	12	26	7	4	12	2	2
Июль	2,2	14	27	13	6	4	5	4
Август	2,5	12	19	18	3	2	0	0
Сентябрь	3,6	16	9	8	0	3	2	0
Октябрь	3,8	20	10	4	2	2	2	1
1974 г.								
Апрель	2,7	12	15	19	6	1	1	0
Май	3,6	17	10	10	5	5	5	4
Июнь	2,4	12	18	1	5	3	8	6
Июль	2,1	12	18	1	3	1	0	2
Август	2,4	12	20	2	0	2	0	2
Сентябрь	2,6	14	13	7	4	2	0	0
Октябрь	3,2	12	6	1	2	2	0	0
1975 г.								
Апрель	3,7	20	10	3	2	5	4	10
Май	2,3	14	24	11	6	6	2	3
Июнь	2,8	14	11	8	6	6	4	7
Июль	2,4	17	14	18	5	10	0	1
Август	2,6	10	12	20	6	4	2	0

районы европейской части СССР. Небольшая миграция оси гребня приводила к изменению повторяемости ветров того или иного направления (см. табл. 3). В этот период отмечена наибольшая повторяемость ветров южных направлений.

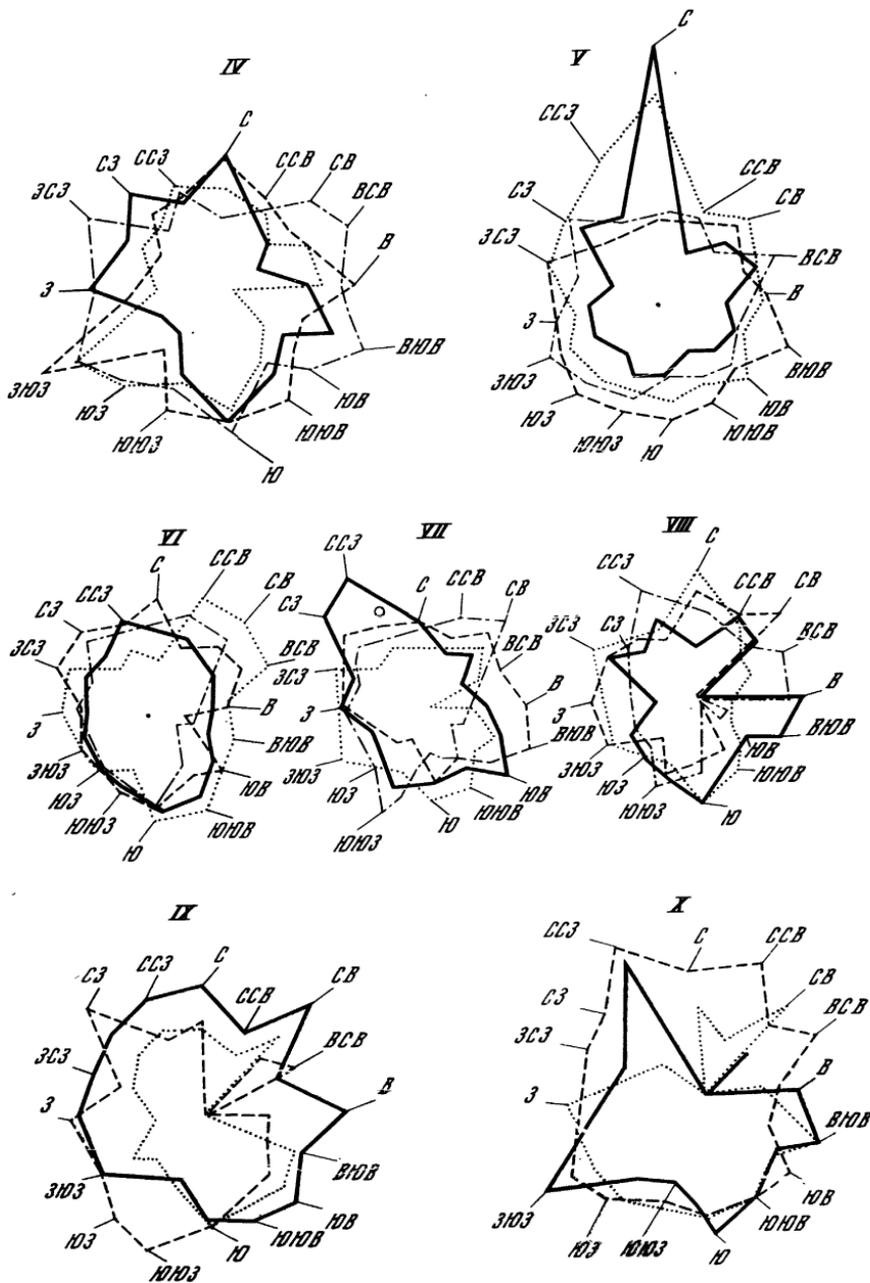
В апреле, августе и октябре ветры сменялись на северо-западные. Средние скорости ветра колебались от 1,7 до 3,5 м/с (рис. 2), максимальные средние скорости ветра в районе озера Глубокого достигали 16 м/с. Наибольший процент штилей (см. табл. 3) отмечен в июле—августе.

Период с апреля по октябрь 1973 г. характеризовался неустойчивой и дождливой погодой. Атмосферные процессы отличались частой сменой

ветра различных румбов

ВЮВ	ЮВ	ЮЮВ	Ю	ЮЮЗ	ЮЗ	ЗЮЗ	З	ЗСЗ	СЗ	ССЗ
1972 г.										
2	11	8	15	8	7	1	5	5	16	6
5	4	3	10	16	13	2	9	5	2	6
3	3	2	6	5	4	3	10	7	6	8
7	6	5	8	2	7	3	6	1	3	9
5	9	6	12	6	12	1	6	2	14	2
2	9	5	7	9	8	11	13	8	9	2
6	9	8	13	9	6	12	7	5	14	5
1973 г.										
3	7	6	22	6	4	0	6	3	6	8
3	3	4	10	2	11	4	5	2	6	6
1	2	2	16	8	15	8	6	6	3	6
2	1	2	2	6	2	2	9	6	22	6
1	0	3	7	7	11	3	16	4	17	8
1	4	4	15	4	14	4	15	9	13	4
1	2	2	7	14	17	4	11	9	15	7
1974 г.										
0	1	1	1	9	8	1	7	5	20	20
5	7	4	8	6	8	3	6	5	14	5
8	7	8	7	14	4	4	5	5	9	6
7	16	7	10	9	17	5	8	4	7	3
0	4	3	9	6	16	7	20	9	12	8
5	11	10	17	19	7	4	2	4	6	2
5	25	19	34	12	8	3	4	0	0	0
1975 г.										
7	7	3	13	12	13	6	6	1	3	5
7	7	10	10	6	12	1	5	2	7	4
2	8	0	13	6	14	2	7	3	6	6
0	3	1	3	11	13	6	10	2	10	5
0	0	0	6	8	8	3	6	6	15	15

барических образований. Циклоны, перемещавшиеся над центром европейской части СССР, приносили обильные осадки и резкие колебания температуры (см. рис. 1, б), а антициклоны — временное улучшение погоды и повышение температуры. Средняя температура с апреля по октябрь была на $0,5^\circ$ выше средней многолетней. Очень тепло было весной. Аномалия среднемесячной температуры в апреле была $3,6^\circ$, а в мае и июне $1,3$ и $1,8^\circ$ соответственно. В июле среднемесячная температура была около нормы. Вторая половина рассматриваемого периода была прохладной. В сентябре среднемесячная температура была на 3° ниже нормы. Отрицательные аномалии зафиксированы в августе и октябре.



Р и с. 2. Роза средних скоростей ветра с 1972 по 1975 г. в Ружском районе Московской области

Сплошная линия — 1972 г.; штрихир — 1973 г.; точка пунктир — 1974 г.; точки — 1975 г.

Весна 1973 г. началась рано. Уже 4 апреля, на две недели раньше средних многолетних сроков, средняя суточная температура устойчиво превысила 5° (см. рис. 1, б), а к 20 апреля почва оттаяла повсеместно на всю глубину зимнего промерзания. В начале мая отмечались резкие понижения температуры до заморозков при довольно высоких ($18-20^{\circ}$) дневных температурах (см. рис. 1, б).

В июне и в большей части июля преобладал антициклональный характер погоды. Эти месяцы были наиболее теплыми. В июне 12 дней температура в дневные часы достигала $25-30^{\circ}$ (в 2 раза больше нормы), 12 дней с такой же температурой было и в июле. 5 июля температура в районе озера Глубокого повышалась до 30° . Однако, как показывает график (см. рис. 1, б), теплая погода часто нарушалась кратковременными похолоданиями, связанными с прохождением фронтов и неглубоких циклонов. Так, похолодание, сопровождавшееся ливневыми дождями, наблюдалось в середине июня, а в конце первой декады июля с северо-востока европейской территории распространились очень холодные воздушные массы и температура резко понизилась. В районе озера Глубокого температура ночью понижалась до 5° . Понижение температуры сопровождалось сильными ливнями с градом (см. рис. 1, б). Прохладным и дождливым был август. Лишь в течение 5 дней температура достигала $25-28^{\circ}$.

В третьей декаде августа холод с Баренцева моря захватил районы Подмосковья. Ночная температура в районе озера Глубокого понижалась до 1° (см. рис. 1, б), а на почве отмечались слабые заморозки, которые относятся к наиболее ранним (повторяемость раз в 25 лет).

Холодным и дождливым был и сентябрь. В середине месяца на почве и в воздухе отмечались заморозки до $-1-3^{\circ}$ (см. рис. 2, б), а 25 сентября температура ночью понижалась до -7° . В последние дни сентября и в начале октября произошло некоторое повышение температуры воздуха, однако в середине октября вновь глубокий циклон вызвал резкое похолодание в Московской области. 15 октября температура ночью понижалась до -11° , а на следующую ночь произошло повышение ночной температуры до 1° . Похолодание сопровождалось осадками в виде дождя и мокрого снега (см. табл. 2). 22 октября выпал обильный снег и образовался снежный покров высотой 20–24 см. Для Рузского района и района озера Глубокого это самый ранний устойчивый снежный покров за весь период наблюдений.

Частая смена барических образований и атмосферной циркуляции определила неустойчивые режимы атмосферного давления и ветра в районе озера Глубокого. Наибольшие колебания атмосферного давления в пределах месяца были в апреле — 31 мбар, июне — 35 мбар, сентябре — 49 мбар и октябре — 37 мбар, наименьшая изменчивость отмечена в мае и августе (16–17 мбар). В сентябре и октябре отмечены резкие суточные колебания, достигавшие 18–20 мбар за сутки.

В апреле, июне, сентябре и октябре преобладающими направлениями ветров были западные, юго-западные и южные ветры. Их повторяемость составила 53% от общего числа случаев (табл. 3). В мае преобладали северо-восточные ветры, а в июне и августе северные, северо-западные и западные.

Наибольшее число штилей отмечено в июне и июле, 26 и 27% соответственно от общего числа случаев. Наибольшие средние скорости были в апреле, сентябре и октябре (рис. 2). Максимальные скорости ветра в эти месяцы достигали 16–20 м/с.

Период с апреля по октябрь 1974 г. характеризовался прохладной и затяжной весной, умеренно теплым летом и очень теплой осенью. В мае среднемесячная температура в районе озера Глубокого была на 2° ниже нормы, а в сентябре и октябре на 2 и 4° выше нормы соответственно. Основное количество осадков выпало в конце весны и в первую половину лета. Вторая половина лета и осень характеризовались теплой и засушливой погодой, т.е. наблюдалась так называемая осенняя засуха.

В начале апреля над европейской территорией СССР находился обширный антициклон, который обусловил теплую и сухую погоду. 4 апреля температура воздуха в районе озера Глубокого повысилась до 16° (рис. 1, в), для первой декады апреля такая температура отмечена впервые за весь период наблюдений. К этому времени уже сошел снежный покров. В середине апреля произошло значительное понижение температуры и выпадение осадков в виде мокрого снега. Установился временный снежный покров, который удерживался в течение 7–8 дней. Холодная погода с низкими температурами (рис. 1, в) стояла почти до конца месяца и лишь в последних числах апреля 1974 г. потеплело. Устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через 5° отмечен на 10 дней позже средних многолетних сроков. Осадков в апреле выпало мало — всего 23 мм (62% нормы).

В мае также наблюдались значительные колебания температуры и прошли обильные дожди. Резкое понижение температуры во второй декаде мая сопровождалось интенсивными осадками (см. рис. 1, в и табл. 2) в виде дождя и мокрого снега, усилением ветра. После кратковременного потепления 19–20 мая вновь похолодало и выпал мокрый снег. Холодная погода с интенсивными осадками сохранялась почти до конца месяца. Если в первой декаде среднесуточная температура в отдельные дни была выше нормы на 6–7°, то во второй и третьей декадах отрицательная аномалия температуры в отдельные дни составляла 12°. Ниже нормы на 2° была и среднемесячная температура. Месячная сумма осадков составила 125 мм, что больше двух месячных норм (см. табл. 2). В начале июня в районе озера Глубокого было довольно прохладно (см. рис. 1, в), дневная температура не превышала 15–17°, а затем установилась теплая погода. Лишь в середине месяца произошло кратковременное похолодание. К 22–23 июня воздух днем уже прогрелся до 26–27°. В отдельные дни среднесуточная температура воздуха на 7–8° превышала норму. В целом же июнь оказался на 1° холоднее обычного. Осадков (см. табл. 2) при норме 73 мм выпало 54 мм. Число дней с осадками было 10 при норме 14, т.е. осадки выпадали реже обычного, в основном в третьей декаде (табл. 2).

В начале июля прошли интенсивные дожди. Во второй и третьей декадах осадки выпадали чаще, но очень слабые. Число дней с осадками составило 20 при норме 15. Средняя месячная температура была около нормы. Наиболее теплой была вторая декада, температура днем достигала 26–

29° (см. рис. 1, в), лишь в конце месяца дневные температуры понизились до 18–23°.

Частая смена барических образований в августе определяла и резкие колебания температуры. Наибольшее количество осадков выпало в первую декаду, а в третьей осадки почти не выпадали (табл. 2).

Теплым и сухим был и сентябрь 1974 г. Среднемесячная температура была 12°, что на 2 градуса выше нормы. В течение месяца преобладала антициклональная погода, осадки выпадали редко (табл. 2) и были небольшими. Всего за месяц выпало 16 мм, что в 4 раза меньше нормы. Теплая и сухая погода удерживалась и в начале октября. В первой декаде октября аномалия температуры составила 7°, что впервые было отмечено за последние 100 лет. В середине месяца похолодало и начались осадки.

Особенно интенсивные осадки выпали в третью декаду — 64,3 мм, т.е. почти в четыре раза больше нормы. Средняя месячная температура воздуха составила 7,6° при норме 3,9°.

В период с апреля по октябрь 1974 г. над центральными районами европейской территории страны происходила частая смена барических образований. Неустойчивость атмосферных процессов определила резкие колебания атмосферного давления и неустойчивые ветры в районе озера Глубокого. Наибольшие колебания атмосферного давления в пределах месяца были в апреле (42,4 мбар), мае (34,7 мбар) и октябре (36 мбар). Следует заметить, что такие колебания происходили на довольно высоком фоне давления. Наименьшая изменчивость давления отмечена в августе и сентябре (около 17 мбар).

Преобладающими направлениями ветра в апреле и мае были северные и северо-западные, а в остальные месяцы южные, юго-западные и западные (табл. 3).

Наибольший процент (20%) штилей от общего числа случаев за месяц отмечен в августе, а наибольшая средняя скорость 3,6 м/с — а мае, наименьшая 2,1 м/с — в июле (рис. 2).

Исключительно теплым был период апрель—октябрь 1975 г. Почти во все месяцы средние месячные температуры воздуха были либо выше нормы: апрель—июль и сентябрь, либо около нормы — октябрь. Только в августе аномалия месячной температуры была — 0,9°.

Очень теплым был апрель, среднемесячная температура воздуха была на 6° выше нормы, такой теплый апрель наблюдался второй раз за 100 лет. Исключительно теплой была первая декада. Для пяти дней были превышены абсолютные максимумы температуры воздуха. Днем 8 апреля максимальная температура в районе озера Глубокого повышалась до 23° (см. рис. 1, г), что ни разу не отмечалось за 100 лет даже и во второй декаде апреля. В период с 12 на 13 апреля резко похолодало, дневная температура (см. рис. 1, г) понизилась на 15°. Это кратковременное похолодание вновь сменилось потеплением в начале третьей декады. 15 апреля в Подмосковье отмечалось необычное явление — выпадение мокрого снега при температуре воздуха у поверхности земли 5–6°. Осадков в апреле выпало мало (табл. 2), в основном они выпадали в течение второй декады.

Необычно теплая погода сохранялась и в мае. Средняя месячная температура воздуха в районе озера Глубокого составила $14,8^{\circ}$, что на $3,7^{\circ}$ выше нормы. Такая большая аномалия температуры для мая встречается примерно раз в 20 лет. Особенно теплой была вторая декада, в некоторые дни среднесуточная температура была выше нормы на $13-15^{\circ}$. В третьей декаде мая резко похолодало и аномалия средней температуры в отдельные дни была ниже нормы на $6-9^{\circ}$. Осадков в мае выпало мало, 60% нормы. Осадки выпадали в основном в третьей декаде (табл. 2).

Неустойчивая погода была в июне, в течение всего месяца наблюдались резкие колебания температуры воздуха. Среднемесячная температура в районе озера Глубокого была на 1° выше нормы, количество выпавших осадков составило 105% месячной нормы (см. табл. 2).

Теплая погода с интенсивными ливневыми дождями наблюдалась в июле. Осадков выпало 116 мм (140% месячной нормы) (табл. 2).

Дождливым и более прохладным оказался август. В этом месяце отмечено три волны холода (см. рис. 1, г). 16 августа минимальная температура воздуха понижалась до абсолютного минимума для этого дня, т.е. до 0° .

В сентябре над центральными районами европейской территории СССР вновь сформировалась область высокого давления и установилась сухая и теплая погода. В конце первой и начале второй декад сентября отмечены волны холода (см. рис. 1, г), среднесуточная температура в этот период была на $1-3^{\circ}$ ниже нормы. В остальные дни месяца удерживалась положительная аномалия температуры в пределах от 4 до 9° . Осадков в сентябре выпало всего 17 мм, что почти в 4 раза меньше обычного (табл. 2).

Октябрь был таким же сухим, как и предыдущий месяц, но с частыми колебаниями температуры воздуха (см. рис. 1, г) в небольших пределах. Среднемесячная температура воздуха была близка к норме. Количество выпавших осадков составило 27 мм (48%) (табл. 2).

Наибольшие колебания давления в пределах одного месяца в 1975 г. были зафиксированы в апреле — 44,3 мбар, наименьшие — в июле и августе — 18–20 мбар. Среднесуточное изменение давления составило 0,8–1,0 мбар. Максимальное среднесуточное изменение давления наблюдалось с 6 на 7 октября — 20 мбар.

В апреле–июне преобладающее направление ветра было южное и юго-западное. В июле и особенно в августе (табл. 3) максимальную повторяемость имели северные и северо-западные направления ветра. В сентябре–октябре вновь господствовали ветры южной четверти. Наибольший процент штилей был отмечен в мае, минимальный — в апреле. В апреле наблюдалась максимальная средняя ($3,7$ м/с) (рис. 3) и наибольшая (20 м/с) скорость ветра.

Большую роль в развитии флоры и фауны играет продолжительность солнечного сияния. В свою очередь оно зависит от широты места, времени года и облачности. Так как мы рассматриваем определенный район (озеро Глубокое), то зависимость продолжительности солнечного сияния от широты места можно исключить. Солнечное сияние непосредственно связано с поступлением прямой солнечной радиации. Распределение часовых сумм прямой солнечной радиации (в кал/см²) на горизонтальную

Рис. 3. Среднее многолетнее количество поступления прямой солнечной радиации (в кал/см²) для Рузского района Московской области

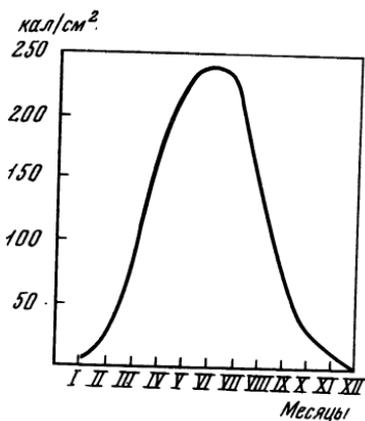


Рис. 4. Среднее месячное число часов с солнцем за 1972–1975 гг. для района оз. Глубокого

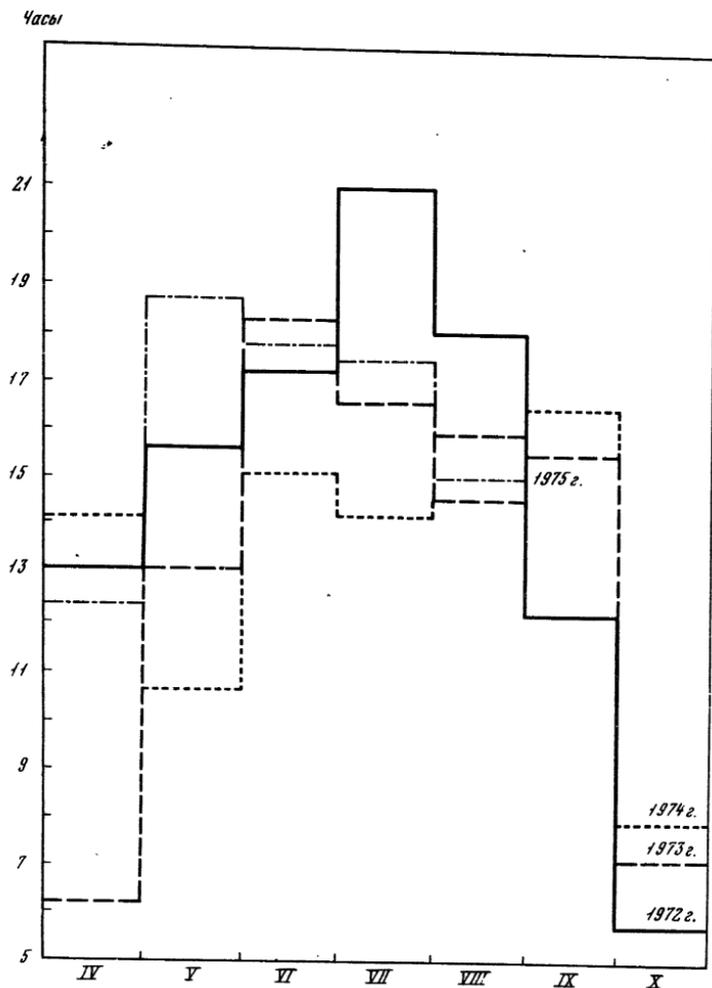


ТАБЛИЦА 4
Продолжительность солнечного

Месяц	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12
1972 г.								
Апрель	—	0,7	6,6	11,9	11,8	14,6	15,7	18,9
Май	1,9	6,4	18,3	19,6	20,1	20,8	22,5	21,5
Июнь	2,7	12,2	19,3	22,0	20,8	20,9	21,2	19,8
Июль	1,9	16,2	20,7	20,5	22,5	23,5	25,1	25,4
Август	—	1,0	14,2	20,9	24,0	24,5	25,3	24,6
Сентябрь	—	—	2,8	7,3	13,2	17,5	17,6	18,3
Октябрь	—	—	—	1,8	5,8	6,5	8,2	11,5
1973 г.								
Апрель	—	—	0,6	2,0	3,9	6,1	9,7	8,7
Май	1,3	8,3	12,4	15,9	15,0	16,5	18,3	19,0
Июнь	3,2	15,6	21,0	22,3	22,5	23,5	22,3	21,7
Июль	0,9	13,0	19,4	19,4	20,6	18,5	20,6	22,4
Август	—	2,6	11,7	15,1	16,1	18,5	20,7	19,5
Сентябрь	—	—	1,0	7,3	11,3	11,3	11,3	9,5
Октябрь	—	—	0,1	3,1	6,1	7,8	8,9	10,2
1974 г.								
Апрель	—	—	0,6	2,0	3,9	6,1	9,7	8,7
Май	1,3	8,3	12,4	15,9	15,0	16,5	18,3	19,0
Июнь	3,2	15,6	21,0	22,3	22,5	23,5	22,3	21,7
Июль	0,9	13,0	19,4	19,4	20,6	18,5	20,6	22,4
Август	—	2,6	11,7	15,1	16,1	18,5	20,7	19,5
Сентябрь	—	—	1,0	7,3	11,3	11,3	11,3	9,5
Октябрь	—	—	0,1	3,1	6,1	67,8	8,9	10,2
1975 г.								
Апрель	—	1,3	6,1	11,2	14,7	17,5	17,9	17,0
Май	1,9	9,2	18,4	21,7	24,6	24,1	25,0	25,0
Июнь	5,3	13,7	18,0	18,6	20,0	21,9	21,2	22,9
Июль	4,1	13,3	18,3	19,4	20,5	20,6	21,9	23,8
Август	—	1,3	15,0	16,3	16,5	18,1	19,0	18,3

поверхность в течение года видно на рис. 3. Максимум приходится на май-июнь, т.е. на тот период, когда, с одной стороны, продолжительность светового дня наибольшая, а с другой — наблюдается ослабление циклонической деятельности, т.е. резко уменьшается количество пасмурных дней.

Сравнивая продолжительность солнечного сияния по месяцам (табл. 4) и в целом за период с апреля по октябрь 1972—1975 гг., можно сделать вывод, что наибольшая продолжительность солнечного сияния была отмечена в 1972 и в 1975 гг., а наименьшая — в 1973 г., когда суммарная продолжительность солнечного сияния составила 1384,7 часа.

Все нарушения годового хода продолжительности солнечного сияния были связаны с преобладанием в данный момент цикло или антицикло-

сияния (часы)

12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19	19-20	20-21	Месячная сумма
1972 г.									
18,5	17,2	17,5	15,3	16,4	13,0	7,5	0,1	—	185,7
20,7	18,4	18,4	18,8	15,6	15,1	11,4	1,2	—	250,5
20,9	21,5	21,1	21,2	20,7	19,3	19,3	10,1	0,8	293,8
24,9	24,3	25,7	26,4	24,5	23,3	23,3	7,3	—	337,1
24,8	23,8	23,4	22,5	21,0	16,0	6,6	0,5	—	273,1
17,9	18,4	16,6	13,6	9,5	5,2	0,6	—	—	158,5
8,6	7,0	5,7	6,0	3,0	0,2	—	—	—	64,3
1973 г.									
10,8	11,0	9,7	8,6	5,4	3,7	0,9	—	—	811
17,7	17,7	16,0	16,7	14,4	12,6	7,2	1,4	—	210,4
24,7	23,9	22,9	23,9	19,4	17,3	17,2	11,4	0,3	313,1
21,0	19,5	19,7	19,3	17,8	17,1	13,8	4,7	—	267,7
17,7	17,4	18,9	19,4	18,4	15,7	8,2	0,4	—	220,3
8,2	9,0	10,7	9,5	9,7	4,9	0,8	—	—	204,5
11,4	12,4	12,1	10,4	4,9	0,2	—	—	—	87,6
1974 г.									
10,8	11,0	9,7	8,6	5,4	3,7	4,5	—	—	199,6
17,7	17,7	16,0	16,7	14,4	12,6	7,5	4,5	—	171,9
24,7	23,9	22,9	23,9	19,4	17,3	7,1	0,1	—	243,9
21,0	19,5	19,7	19,3	17,8	17,1	11,1	5,6	0,1	253,9
17,7	17,4	18,9	19,4	18,4	15,7	11,1	0,9	—	255,9
8,2	9,0	10,7	9,5	9,7	4,9	0,8	—	—	216,4
11,4	12,4	12,1	10,4	4,9	0,2	—	—	—	87,0
1975 г.									
16,6	16,3	17,9	17,7	14,2	10,8	5,5	—	—	184,7
24,9	24,8	23,9	24,3	23,5	17,4	18,1	0,9	—	300,9
24,5	22,5	22,6	22,1	20,8	19,3	16,3	11,1	0,5	303,1
22,5	19,8	20,3	17,5	18,5	18,3	10,6	7,0	—	282,1
18,0	20,1	19,0	19,4	18,8	17,5	—	0,6	—	228,5

лонической деятельности над районами Подмосквья. Именно в 1972 и 1975 гг. над центральными районами европейской территории страны преобладала малооблачная засушливая погода. Снижение продолжительности солнечного сияния в этот период происходило в основном за счет развития внутримассовой конвективной облачности, т.е. облачности кучевых форм, которая обычно имеет хорошо выраженный суточный ход. Этот вывод подтверждает табл. 4, где приводятся данные суточного хода продолжительности солнечного сияния (в часах) для каждого месяца. Продолжительность солнечного сияния резко возрастает в утренние часы, когда облака кучевых форм только начинают еще появляться на небе. По мере развития конвективной облачности на

графиках заметно некоторое сокращение продолжительности солнечного сияния. Во второй половине дня (к вечеру) облачность кучевых форм начинает распадаться и наблюдается второй максимум продолжительности солнечного сияния (табл. 4). Основные нарушения в этом ходе связаны с прохождением через исследуемый район атмосферных фронтов и связанных с ними обширных зон облачности слоистых и слоисто-кучевых форм. На рис. 4 нанесено среднее месячное число часов с солнечным сиянием за день в 1972–1975 гг. Здесь видно, что наименьшее число часов с солнечным сиянием приходится на октябрь, когда в атмосфере над районами Подмосковья устанавливается устойчивый западно-восточный перенос влажных воздушных масс с Атлантического океана, а также на апрель, когда циклоническая деятельность еще не так ослаблена. При сравнении рис. 6 и табл. 4 видно, что наибольшее ослабление солнечного сияния отмечалось в 1974 г., но минимум часов продолжительности солнечного сияния за день зафиксирован в 1972 г. в октябре. Наиболее солнечным из рассматриваемых годов был 1972, а из месяцев — июль 1975 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Справочник по климату СССР, вып. 8, ч. 2. М., Гидрометеиздат, 1964, 352 с.
Справочник по климату СССР, вып. 8, ч. 4. Л., Гидрометеиздат, 359 с.

МЕТОДЫ И НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИСТОРИЧЕСКОЙ БИОЦЕНОЛОГИИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Н.Н. СМИРНОВ

ВВЕДЕНИЕ

В донных отложениях озер сохраняются фрагменты Cladocera, Chironomidae, других насекомых, Protozoa, Ostracoda, червей, Porifera, Bryozoa (Кордэ, 1959, 1960; Frey, 1969). Остатки ветвистоусых составляют большинство фрагментов животных на большей части протяжения отложений (Кордэ, 1959, 1960). Развитие детальных морфологических исследований создало возможность определять фрагменты Cladocera до вида (Frey, 1959, 1960 a, b, 1962 a, b, 1964).

В донных отложениях озер накапливаются в хронологической последовательности и с сохранением количественных соотношений остатки многих литоральных и пелагических ветвистоусых, населявших озеро. Этот природный объект дает уникальную и замечательную возможность проследить за развитием водных биоценозов с самого их возникновения и до конца (если озеро прекратило свое существование или подверглось сильному загрязнению). Поскольку котловины озер составляют базис эрозии и на озерах через сток отражаются изменения, происходящие в их бассейне, сведения о развитии их биоценозов могут иметь индикаторное значение для оценки изменений в природной среде. Комплексы остатков животных в грунте могут быть использованы в бонитировочных целях.

Временная последовательность отложений сохраняется, несмотря на некоторое переотложение в результате деятельности донных животных и гидрологических процессов (Frey, 1969). Поэтому появилась возможность воссоздавать сообщество различных горизонтов отложений и судить о состоянии природной среды по структуре сообщества и по наличию видов с определенными требованиями к среде.

К. Гулден (Goulden, 1969a, с. 53) обоснованно отметил: "При современной скорости загрязнения нашей среды может оказаться, что палеоэкология будет единственным методом, который останется для изучения и понимания развития природных сообществ".

Остатки ветвистоусых уже давно привлекались для характеристики грунта, а точнее говоря, для характеристики обитавшего в нем сообщества.

Состав грунтов озера Глубокого исследовал К.К. Гильзен (1912), отмечавший наличие остатков некоторых животных, в том числе кладоцер.

Н. Воронков и А. Троицкий (1907) характеризовали различные грунты озера Глубокое качественным составом остатков животных, в частности *Cladocera*. В.Н. Сукачев (1906) отмечал остатки рачков на различных горизонтах отложений болот.

Анализ остатков животных в отложениях составляет существенное пополнение методов исследования наряду с разработанными ботаническими методами (как, например, диатомовый анализ). Обладая органами чувств и интегрируя на промежуточных звеньях пищевых цепей сдвиги в среде, животные отражают качественно специфичные особенности среды.

Возникли условия для развития карцинологического анализа отложений континентальных водоемов (Смирнов, 1971а). Опубликован ряд исследований ветвистоусых ракообразных в донных отложениях озер (в их числе Frey, 1958, 1961; Goulden, 1964, 1966a, b, 1969a, b; Harnsworth, 1968).

Комплексы остатков отмерших организмов известны под именем танатоценозов. Комплексы остатков ракообразных в донных отложениях пресных водоемов используются для суждения о развитии и современном состоянии водоема (Frey, 1958, 1960a, b, 1961; Кордэ, 1959, 1960; Goulden, 1964, 1966a, b; Смирнов, 1971). В данной статье рассматриваются методы исследований остатков ветвистоусых в илах, некоторые характерные результаты, данные по биоценологии зоопланктона и обнаруженные типичные ценозы, в аспекте дальнейшей конкретной разработки их индикаторного значения для оценки состояния природной среды.

Далее сообщаются результаты изучения остатков ветвистоусых в поверхностных отложениях и в колонках полученных бурением донных отложений озер Монголии и европейской части СССР.

П.Б. Вишпер предоставил следующие данные об абсолютном возрасте отложений (радиоуглеродные даты, Vib и TA — индексы лабораторий): озеро Ачит-нур, горизонт отложений 140–162 см, над прослойкой песка с щебнем, Vib — 14 5270 ± 80 лет; озеро Баян-нур, 238–244 см, Vib — 12 2680 ± 80; озеро Даба-нур, 190–195 см, TA — 968 5990 ± 120, 228–233 см, TA — 1027 7750 ± 80; озеро Дунд-нур, 155–160 см, Vib — 17 4240 ± 100; 184–190 см, Vib — 18 5140 ± 100; озеро Сахалайт-нур, 137–150 см, Vib — 104 2060 ± 110; озеро Тэрхийн-Цаган-нур, северо-западная часть озера (пробы взяты 1973.VII.24), 260–265 см, Vib — 102 5240 ± 180, 280–285 см, Vib — 101 5460 ± 170, северо-восточная часть пробы (пробы взяты 1973.VII.25–30 № 458, 459), 415–420 см, Vib — 20 4600 ± 120, 435–440 см, Vib — 19 4930 ± 150; озеро Цаган-нур (пробы № 165–166), 340–370 см, TA — 1033 2850 ± 90 (самый нижний слой сапропеля над прослойкой щебня с песком); озеро Угий-нур, 130 см, Vib — 16 1380 ± 130; озеро Хара-нур, 112–125 см, Vib — 11 1810 ± 80; озеро Хара-Ус-нур, 32,5–45 см, Vib — 13 660 ± 90; озеро Худа-нур, 281–287 см, Vib — 103 3980 ± 170, 440–445 см, TA — 969 7760 ± 100, 640–645 см, TA — 970 9360 ± 160; озеро Хух-нур, 80–85 см, Vib — 105 3430 ± 90.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПЛАНКТОННЫХ И ЛИТОРАЛЬНЫХ БИОЦЕНОЗАХ

Поскольку танатоценозы производны от биоценозов, для их понимания и классификации нужно принять во внимание классификацию планктонных биоценозов. Несмотря на длительную историю исследований планктона внутренних водоемов, биоценозы планктонных ракообразных, занимающих в зоопланктоне центральное место, систематизировались и наименовывались лишь немногими авторами, а именно Литыньским (Litynski, 1922) и Р. Шрамак-Хушеком (Sramek-Husek, 1940, 1943, 1962).

Литыньский выделил следующие литоральные ассоциации: *Sidetum* (включающая до 10 видов), *Sido-Polyphemetum* (до 12 видов), *Polyphemetum* (до 15 видов), *Alonopsetum* (20 и более видов с преобладанием *Acroperus elongatus*), *Monospiletum*.

Р. Шрамак-Хушек (Sramek-Husek, 1962) выработал наиболее полную систему и номенклатуру биоценозов ветвистоусых и веслоногих, выделив их в порядок *Cladocereto-Copepodetalia* Sramek-Husek, 1962. В указанном порядке он различает 6 союзов, включающих ряд ассоциаций.

А.Х. Мязметс (1961) выделил пелагические комплексы ветвистоусых в сравнительно северных озерах Эстонии и обозначил их названиями преобладающих видов.

Карцинологический анализ может применяться для быстрого определения ныне живущего сообщества ветвистоусых, поскольку в верхних горизонтах грунта присутствуют остатки рачков в осредненном среднесезонном (или даже среднем за несколько последних лет) аспекте. В случае обработки колонок грунта получают данные о развитии сообщества кладоцер в водоеме.

Биоценотическая и бонитировочная оценка озер часто делается на основе маршрутных обследований. Так, например, А. Русакова (1967) исследовала 38 озер Карелии, Э.К. Каниня (1967) исследовала 55 озер Латвии, Б.М. Александров (1967) — 197 озер южной Карелии, Л.И. Гордеева-Перцева и Л.Н. Гордеева (1967) обсуждают такие данные для 360 озер Карелии.

Зоологический анализ донных отложений дает четкие сведения о биоценотической ситуации в сочетании с маршрутным обследованием, заставляющим один из пиков развития и дающим абсолютные величины численностей видов. Зоологический анализ донных отложений целесообразно ввести в число стандартных методов гидробиологических исследований. Из ветвистоусых хорошо сохраняются и представлены в танатоценозах виды семейств *Chydoridae*, *Bosminidae*, *Sididae*, тогда как обыкновенные доминанты биоценозов *Daphniidae* в танатоценозах редки.

Принимается, что численные соотношения фрагментов различных видов в илах, выраженные в процентах к общему числу остатков, соответствуют среднему (среднепогодному) соотношению этих видов в биоценозах. Соотношения в танатоценозе наиболее близки к соотношению продукций, поскольку в донных отложениях накапливаются фраг-

менты отмерших рачков, покровов, сброшенных при линьках, и фрагменты рачков, ставших жертвой хищников.

Исследование даже одной пробы донных отложений выявляет наличие в ней остатков кладоцер, определение обнаруживает большинство видов, живущих в данном водоеме, а подсчет устанавливает преобладающие виды.

Высокая эффективность предлагаемого метода подтверждается следующими данными.

В результате исследования 7 проб или из Ивановского водохранилища найдено большинство известных для него видов (31 таксон), включая *Sida crystallina* (O.F. Müller), *Polyphemus pediculus* (L.), *Bosmina* sp., *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin), *Daphniidae*, *Leydigia leydigi* (Leydig), *L. acanthocercoides* (Fischer), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Ch. gibbus* Sars, *Ch. piger* Sars, *Pseudochydorus globosus* (Baird), *Diapertura affinis* (Leydig), *B. intermedia* Sars, *Acroperus harpae* (Baird), *A. elongatus* (Sars), *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller), *Pleuroxus uncinatus* Baird, *P. aduncus* (Jurine), *P. trigonellus* (O.F. Müller), *P. truncatus* (O.F. Müller), *P. striatus* Schoedler, *Disparalona rostrata* (Koch.), *Alonella excisa* (Fischer), *A. exigua* (Lilljeborg), *A. nana* (Baird), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer), *Camptocercus rectirostris* Schoedler, *Alona quadrangularis* (O.F. Müller), *A. guttata* Sars, *A. rectangula* Sars, *Ilyocryptus*. Ряд экспедиционных сборов живого материала выявил 29 видов *Chydoridae*, *Sida*, *Macrothricidae* (Smirnov, 1963).

Анализ однократно взятых проб отложений канав на торфе у озера Нарского также дал более полный список видов, чем планктонные пробы, бравшиеся ежемесячно в течение вегетационных сезонов двух лет. Только в грунте найдено 8 таксонов, тогда как в планктоне лишь четыре.

В однократных пробах грунта из висконсинских озер обнаружено на 6 видов хидорид больше, чем в результате предшествующих многолетних исследований, и не обнаружено два вида (Freu, 1960a).

Просмотр немногочисленных проб грунта озера Глубокого (включая описанные ниже колонки грунта) выявил 31 таксон ветвистоусых: *Alona guttata*, *A. protzi*, *A. quadrangularis*, *A. rectangula*, *Alonella excisa*, *A. exigua*, *A. nana*, *Acroperus harpae*, *Diapertura affinis*, *B. intermedia*, *Camptocercus lilljeborgi*, *C. rectirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Eurycercus lamellatus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Leydigia leydigi*, *Disparalona rostrata*, *Oxyurella tenuicaudis*, *Pleuroxus aduncus*, *P. laevis*, *P. truncatus*, *P. uncinatus*, *Pseudochydorus globosus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Sida crystallina*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina* sp., *Daphnia*, *Simocephalus*, *Leptodora kindti*, *Pleuroxus trigonellus*.

Из этого списка путем ловов живого материала не найдены *Alona protzi*, *Diapertura intermedia*, *Camptocercus lilljeborgi*. Только в живом материале найдены *Alona costata*, *Rhynchotalona falcata*, *Chydorus ovalis*, ряд видов макротрицид и дафнид.

МЕТОДИКА КАРЦИНОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Рекомендуется стремиться к подсчету в пробе грунта двухсот фрагментов, что статистически обосновано Гоулденом (Goulden, 1964, 1966a, b). В последующей публикации К. Гоулден (Goulden, 1969a) указывает, что надежные результаты дает подсчет 200–250 фрагментов. То же количество (200) принято подсчитывать при аналогичной ситуации — стандартном определении лейкоцитарной формулы (количественного соотношения различных лейкоцитов) (Предтеченский, 1960, с. 44).

В случае преобладания какого-либо вида четкие результаты дает подсчет сотни фрагментов для каждой пробы (горизонта). Конечно, чем меньше фрагментов данного вида, тем больше нужно считать в всех фрагментах, чтобы обеспечить достоверность подсчета такого малочисленного вида.

Д. Фрай (Freu, 1959) рекомендует нагревать материал с остатками кладоцер в 10%-ной КОН в течение 10–20 мин, при помешивании, освобождаясь таким образом от посторонних органических частиц; после этого может быть изготовлен постоянный препарат.

В нашей работе оказалось, что если распределить ил с остатками достаточно тонким слоем под покровным стеклом, то фрагменты хорошо поддаются определению и подсчету.

В некоторых пробах общее количество фрагментов на единицу объема грунта настолько мало, что подсчет двух сотен потребовал бы нереально большое время. К. Гоулден (Goulden, 1964) в таких случаях рекомендует сгущение пробы через сито со стороны ячеи около 50 мк, после кипячения в щелочи, несмотря на отмечаемую им потерю при этом мелких фрагментов.

Подсчитываются (за единицу) все фрагменты, определяемые до вида, а именно: головные щиты, створки, постабдомены, коготки, антеннулы, антенны или их части. Попадают также определяемые фрагменты торакальных конечностей, особенно первой пары. Мандибулы в большинстве случаев в настоящее время не поддаются определению. Для этой работы необходима детальная подготовка в области морфологии ветвистоусых ракообразных.

Мегард (Megard, 1965) разделяет части покровов хидорид назреванием в концентрированной соляной кислоте. На таких материалах удобно изучать морфологию фрагментов, полученных от целых и надежно определенных рачков.

Наряду с процентным соотношением применяется и выражение количества фрагментов в абсолютном числе на 1 мл или 1 г грунта (Megard, 1967; Adamska, Mikulsi, 1969; Mikulski, Adamska, 1972). Пробы предпочтительно брать в наиболее глубокой или центральной части водоема.

Надежное суждение об относительном обилии видов может быть получено по пробе (колонке), взятой в любом месте водоема, несмотря на некоторые отклонения величин, полученных на разных точках (Mueller, 1964; De Costa, 1968). К. Гоулден (Goulden, 1966a) получил идентичные результаты по двум колонкам из озера Лагуна Де Петенксил (Гва-

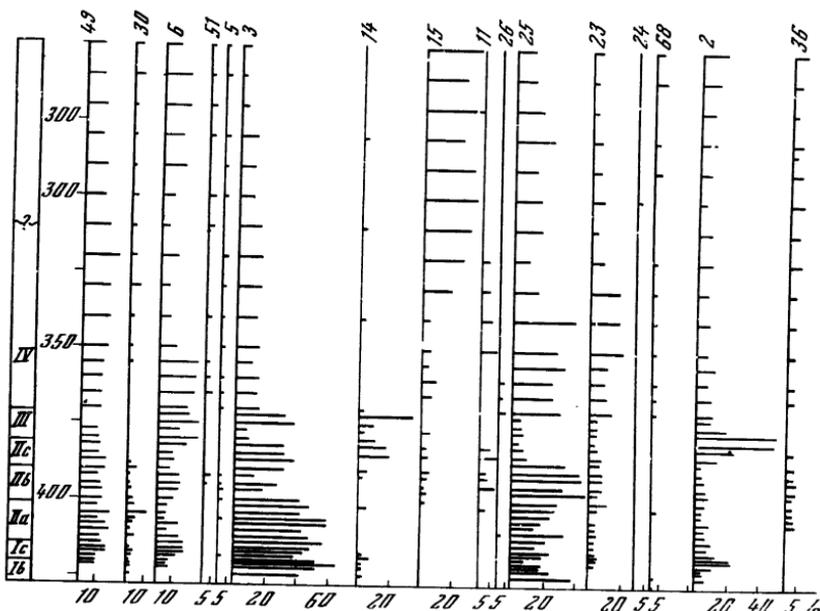


Рис. 2. Развитие ценоза хидриды оз. Блæхем Тарн по данным колонки А (Harmsworth, 1968)

Деградиация ценоза *Diaperturetum affinis*. Слева – пыльцевые зоны и глубина в см

темала). Однако для озера Блæхем Тарн (Великобритания) Хармсворз (Harmsworth, 1968, рис. 1, 2) выяснил довольно большие различия между колонкой, взятой у берега и в отдалении от него.

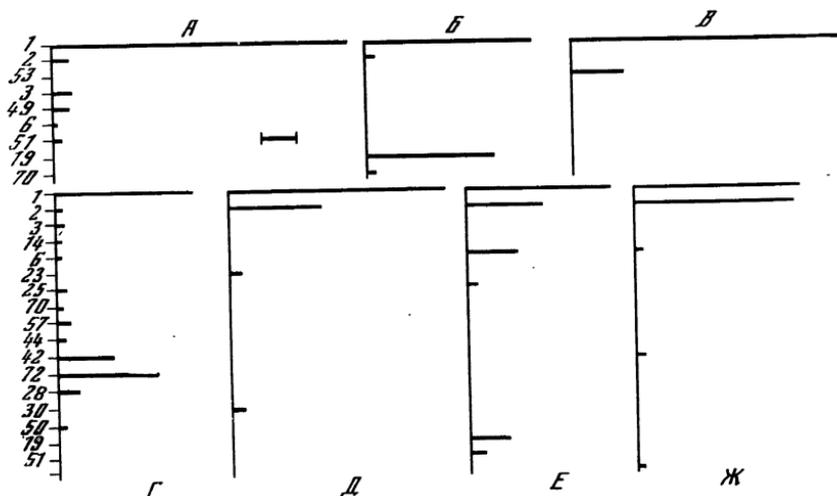
ОСНОВНЫЕ ТАНАТОЦЕНОЗЫ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Наименования основных танатоценозов ветвистоусых предложены Н.Н. Смирновым (19766).

Разнообразие комплексов ветвистоусых в донных отложениях нескольких десятков исследованных нами водоемов и по литературным данным сводится к следующим танатоценозам, ниже приводится более подробная характеристика каждого из них.

Обнаружены: *Bosminetum*, *Chydoretum sphaerici*, *Chydoretum pigri* (рис. 6), *Acroperetum harpae*, *Eurycercetum*, *Diaperturetum affinis*, *Camptocercetum rectirostris*, *Pleuroxetum uncinatis*, *Graptoleberetum*, *Alonelletum excisae*, *Alonetum monacanthae* (по данным Goulden, 1966).

Bosminetum (рис. 3, 9, 10). Часто встречающийся танатоценоз. В Онежском озере представлен при незначительном развитии всех других видов. Однако другие виды могут присутствовать и в постепенно уменьшающихся относительных количествах (например, в озере Цаган-нур). В отложениях некоторых озер *Bosmina* очень мало, например в дистрофном озере Нарском (рис. 19). *Bosminetum* может уступать место другим



Р и с. 3. Танатоценоз *Bosminetum*

Поверхность донных отложений. Масштабный отрезок соответствует 10%; А — оз. Онежское, Илем-губа; Б — залив Москва-реки, запад г. Москвы; В — оз. Байкал, против с. Голоустное, глубина воды 100 м; Г — оз. Глубокое, центр, Московская область; Д — Куйбышевское водохранилище, выше плотины, глубина 37 м; Е — оз. Цаган-Нур, Монголия; Ж — оз. Борисоглебское, глубина 14 м, г. Раменское, Московская область

сообществам с доминированием литорального вида: так произошло в озере Лагуна Де Петенксил (рис. 20; Goulden, 1966a).

Уменьшение относительного обилия *Bosmina*, указывающее на зарастание и обмеление озера, встречено в озерах Неро, Даба-нур (рис. 15, 16). Встречена и обратная последовательность, а именно смена *Chydoretum sphaericum* на *Bosminetum* в озере Баян-нур (рис. 17) и озере Хара-нур, указывающая, по-видимому, на увеличение пелагиали озер и, косвенно, на оводнение местности.

В озере Цаган-нур (Хангайский горный район Монголии, рис. 10) преобладание *Bosminetum* обнаружено на всем протяжении колонки грунта. Профиль закончился лавой, под изученной пробой 459. Начальных стадий формирования сообщества ветвистоусых не обнаружено.

В общем виды рода *Bosmina* могут быть доминантами (ценозообразователями), второстепенными или третьестепенными видами сообщества. Озера с преобладанием фрагментов *Bosmina* в отложениях отмечались как босминные озера (Freu, 1960a, b, 1961).

Chydoretum sphaericum — широко распространенный ценоз, который следует за *Bosminetum* или уступает ему место (рис. 6, 12–17). В озере Нарском (Полецком) (рис. 19) и озере Ачит-нур ему предшествовал *Viperturetum affinis*.

В связи с частым сильным преобладанием *Chydorus sphaericus* применялась обработка данных по хидоридам без этого вида (Mueller, 1964, с. 34–35; Adamska, Mikulski, 1969). В этом случае по существу вы-

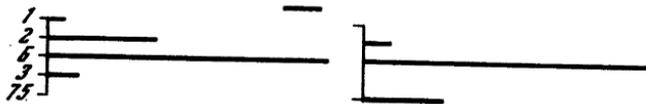


Рис. 4. Танатоценоз *Ascoreretum*. Поверхность донных отложений

А — залив бухты Живописной близ ее устья, Москва-река, г. Рублево, зона отдыха; Б — заросшее озеро у поселка Омсугчан (Магаданская область)

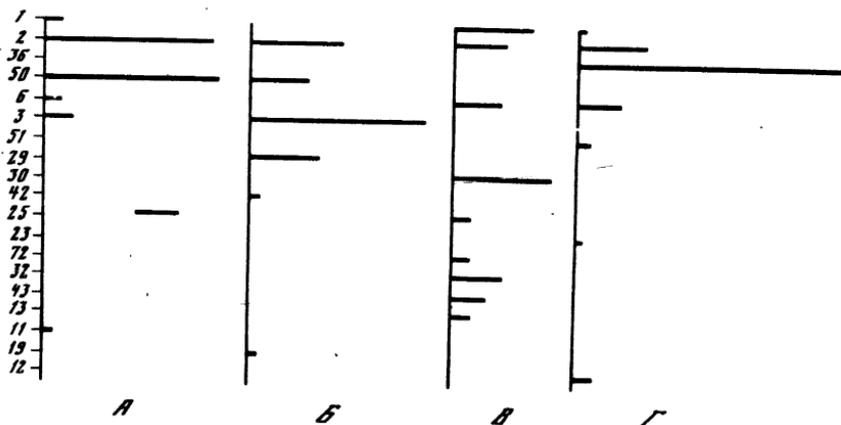


Рис. 5. Танатоценозы, поверхность донных отложений

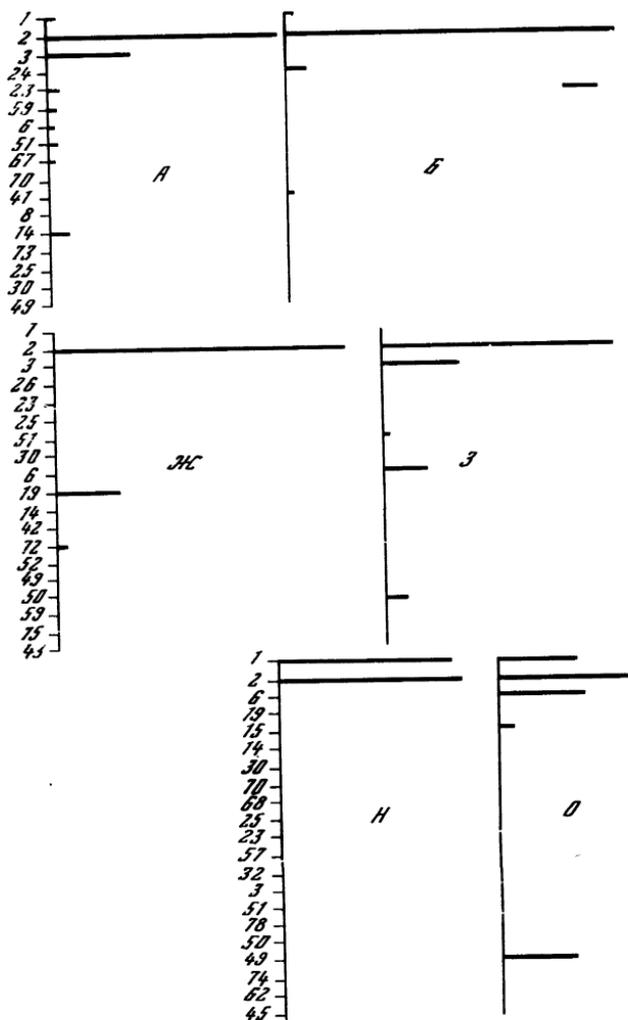
А — *Eurycerretum*, зарастающее озеро в 20 км к северу от Меренги (ок. 62° с.ш. — 156° в.д.); Б — *Viarerturetum affinis*, заболоченное озеро у Элинчан (в течении реки Яна); В — *Samptocerretum rectirostris*, оз. Воймежное, у западного берега, Московская область; Г — *Chydoretum pigri*, оз. Буйр-Нур, Монголия

являлись варианты ценоза *Chydoretum sphaericum*. По нашим данным, есть озера, в которых *Chydorus sphaericus* составляет очень малую долю в сообществе: озеро Онежское (рис. 9), поздние стадии развития озера Хара-нур.

Декоста (De Costa, 1968 b) исследовал остатки хидорид в поверхностных донных отложениях и нашел *Chydorus sphaericus* в качестве наименее редкого вида в группировках хидорид озер, искусственных озер и в шести стариц; в старицах он часто уступает место "наименее редкого вида" другим видам.

Ascoreretum (рис. 4, 10). Встречен в заливе Москвы-реки, заросшем озере у пос. Омсугчан (поверхность) и в озере Цаган-нур (горизонт 0,75 м).

Viarerturetum affinis (рис. 5, 19, 20). Относится к числу обычных танатоценозов и встречается как в поверхностных отложениях, так и в виде фазы развития ценоза. *Viarerturetum affinis* существовал в озере Нарском в первый период истории сообщества ветвистоусых, резко сменился ценозом *Chydoretum sphaericum*. Подобный переход можно заметить в отложениях озера Веллензен на глубине больше и меньше 2 м (Freu, 1958).

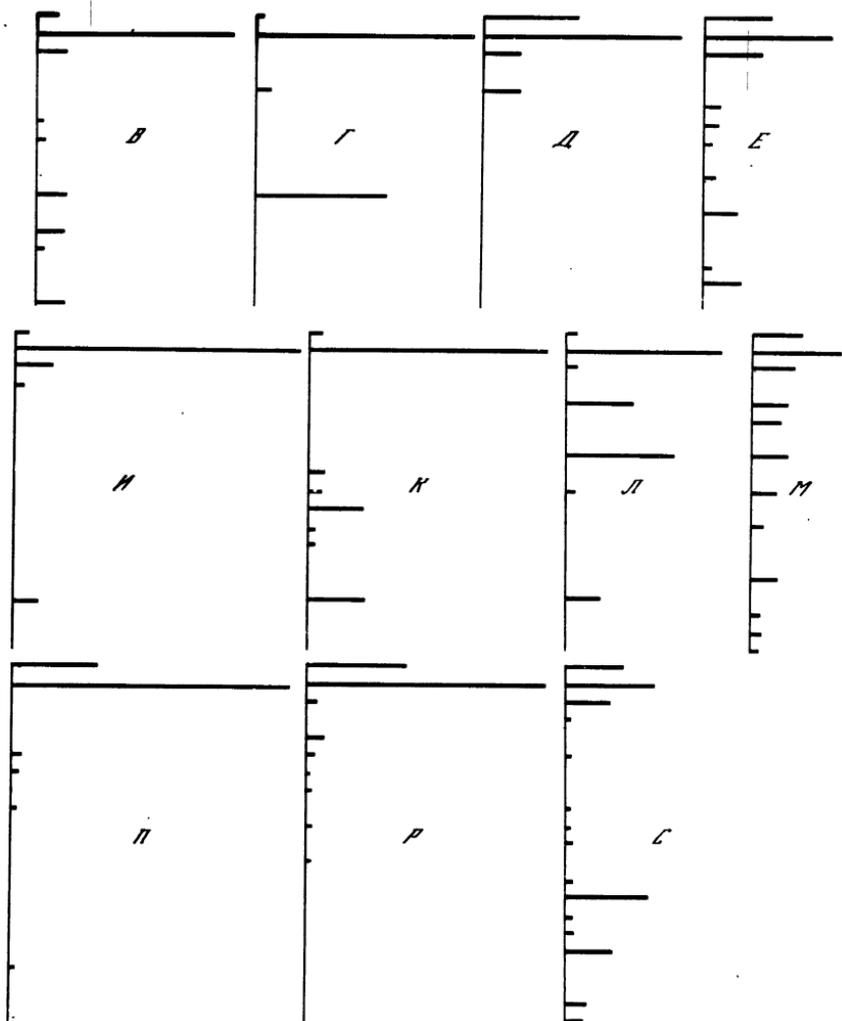


Р и с. 6. Танатоценоз *Chydoretum sphaericum*. Поверхность донных отложений

А — оз. Нарское, центр, Московская область; Б — пруд в лесу в 3 км к востоку от оз. Глубокого, Московская обл.; В — оз. Неро, 800 м от г. Ростова; Г — прибрежное озерко на о. Хужир (Байкал); Д — пруд в г. Москве, запад к СВ от пересечения Рублевского шоссе и окружной дороги; Е — оз. Белое, западный берег, Московская область; Ж — заросшее озеро № 1 в 20 км к югу от поселка Омсугчан (Магаданс-

Известен также аналогичный переход от преобладания *Alona circumfimbriata* к преобладанию *Chydorus* (рис. 23), приходящийся на глубину отложений около 2,5 м в озере Уимпи (Сев. Америка) (De Costa, 1968).

Eurycercetum, *Camptocercetum rectirostris* (рис. 5), *Graptoleberetum*, *Alonelletum excisae*, *Pleuroxetum uncinatus* встречаются сравнительно



кая область); 3 – то же, озеро № 2; И – озеро на водоразделе, Малый Элинч; К – озеро в среднем течении р. Детрин, в 10–20 км к северо-востоку от Усть-Омсуга; Л – первое элинчанское озеро, в сторону Малтана; М – оз. Святое, Московская область; Н – оз. Худо-Нур, Монголия; О – оз. Даба-Нур, Монголия; П – оз. Свирь, восточная часть, Белоруссия; Р – оз. Вишневское, в его северо-восточной части, Белоруссия; С – Лужа, 65° с.ш., 171° в.д.

редко. *Samptocercetum rectirostris* обнаружен в озере Воймеждом в поверхностных отложениях. Следует отметить, что это озеро испытывает воздействие постоянно осаждающейся с соседних торфоразработках торфяной пыли. Интересно, что относительно много *Samptocercus rectirostris* отмечено в период начала формирования сообщества ветвистоусых в озерах Онежском и Нарском.

СТРУКТУРА ЦЕНОЗОВ ВЕТВИСТОУСЫХ И СУКЦЕССИИ

Обсуждаемый метод дает возможность изучать развитие сообществ ветвистоусых ракообразных в течение длительных (тысячелетних) или более коротких периодов, например в искусственных водохранилищах или же при выяснении антропогенных влияний на естественные водоемы.

Число видов в ценозе может достигать более 20 (De Costa, 1968). Иногда оно невелико, обнаруживается 5–6 видов (озеро Хух-нур, рис. 12).

Сообщество ветвистоусых ракообразных, как и большинство сообществ вообще, характеризуется преобладанием одного вида, присутствием нескольких менее многочисленных и редких видов. К. Гоулден (Goulden, 1969a, b) ввел в изучение сообществ хидорид "индекс разнообразия" (H), применявшийся ранее к сообществам других организмов. Величины индекса H, полученные по информационной формуле Шеннона $H = -\sum p_i \log_2 p_i$, могут быть сопоставлены с различными факторами среды, типами озер и их генезисом. Считается, что большее видовое разнообразие указывает на большую устойчивость сообщества хидорид.

Оказалось, что ряд видов в изученных случаях имел ранг только третьестепенных видов: *Alopa qudrangularis*, *Leydigia leydigi*, *L. acanthocercoides*, *Віартура intermedia*, *Disparalona rostrata*; *Monospilus dispar*, *Sida crystallina*. Это может служить указанием на их узкую специализацию.

Количественный перепад между массовыми и третьестепенными видами может быть небольшим или резким (рис. 9). При этом резкая разница может быть как между видами, живущими в пелагиали и литоральными, так и между литоральными видами. Есть ситуации, когда все виды представлены в близких небольших относительных количествах (см. рис. 1) (колонка "в" озера Блелхэм Тарн, исследования Harmsworht, 1968).

Распределение видов может быть охарактеризовано графиками Мак-картура, отклонения от них служат признаком нарушения равновесного состояния сообщества (Goulden, 1969a, b).

Д. Фрай (Freu, 1974) отмечает, что отклонения в распределении видов от распределения по Мак-Артуру могут быть связаны с климатическими изменениями, воздействием деятельности человека, периодами вулканической деятельности.

Начальная фаза развития сообщества, по приводимым здесь данным, отличается наличием видов, отсутствующих в дальнейшем (т.е. встречающихся в незначительном количестве и не попадающих в подсчет), и необычно большим количеством некоторых видов по сравнению с дальнейшим характером сообщества. Так, в озере Онежском на горизонте 3,55 м оказался *Chydorus piger* и 18% *Camptocercus rectirostris* (рис. 9).

В озере Нарском (73 км к западу от г. Москвы), окруженном сфагновым болотом, донные отложения до голубой озерной глины простираются на 3 м. Извлеченная колонка охватила все их протяжение. На ниж

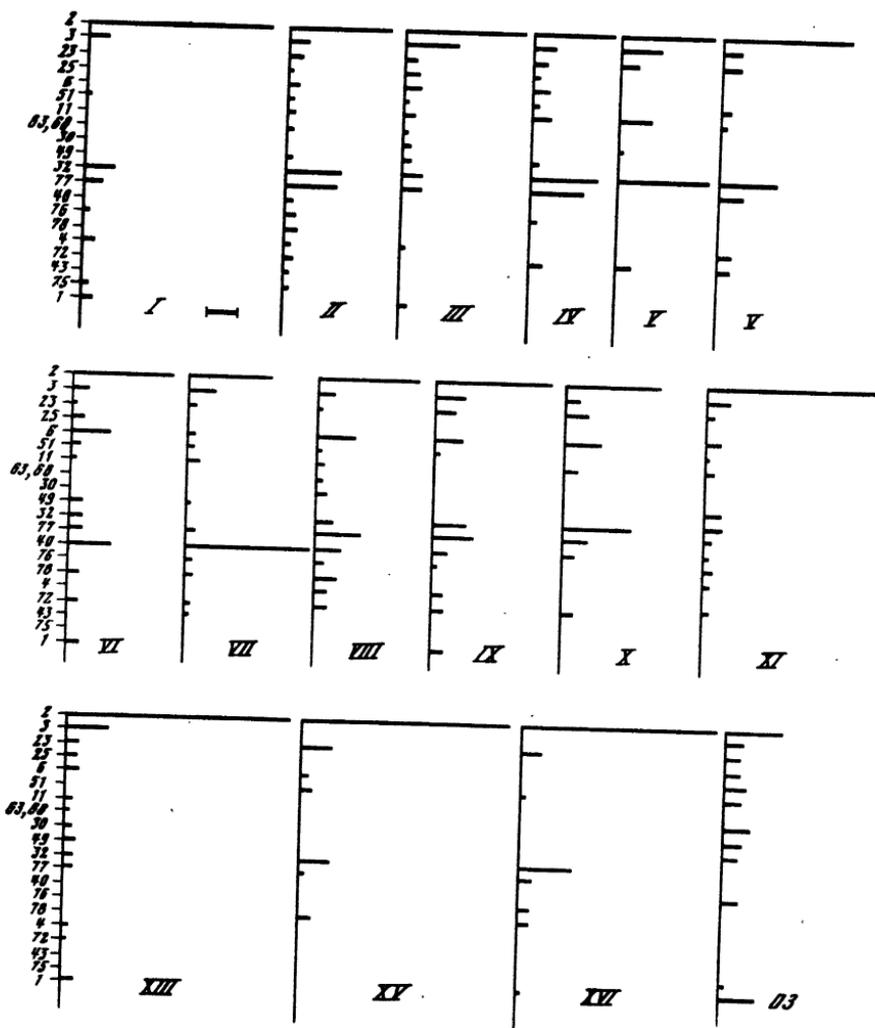
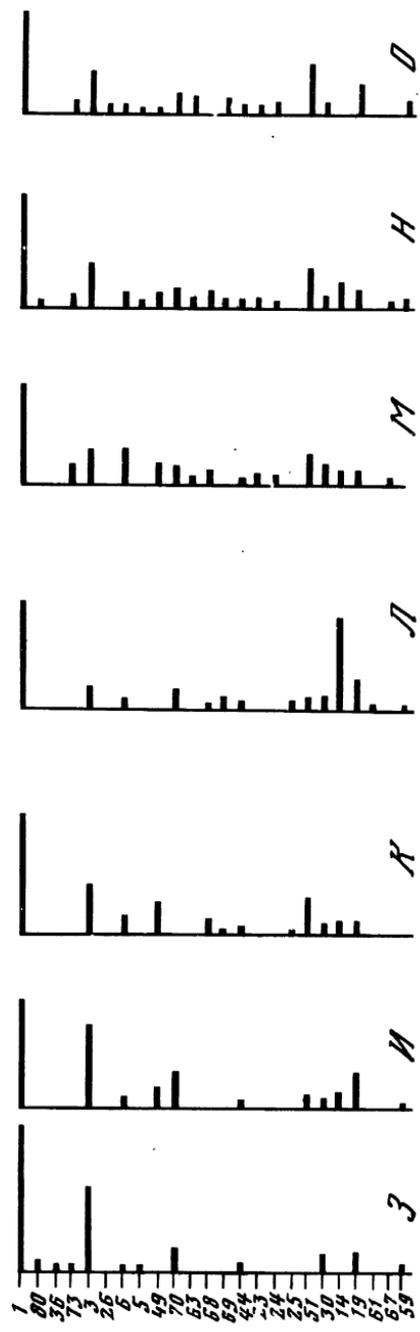
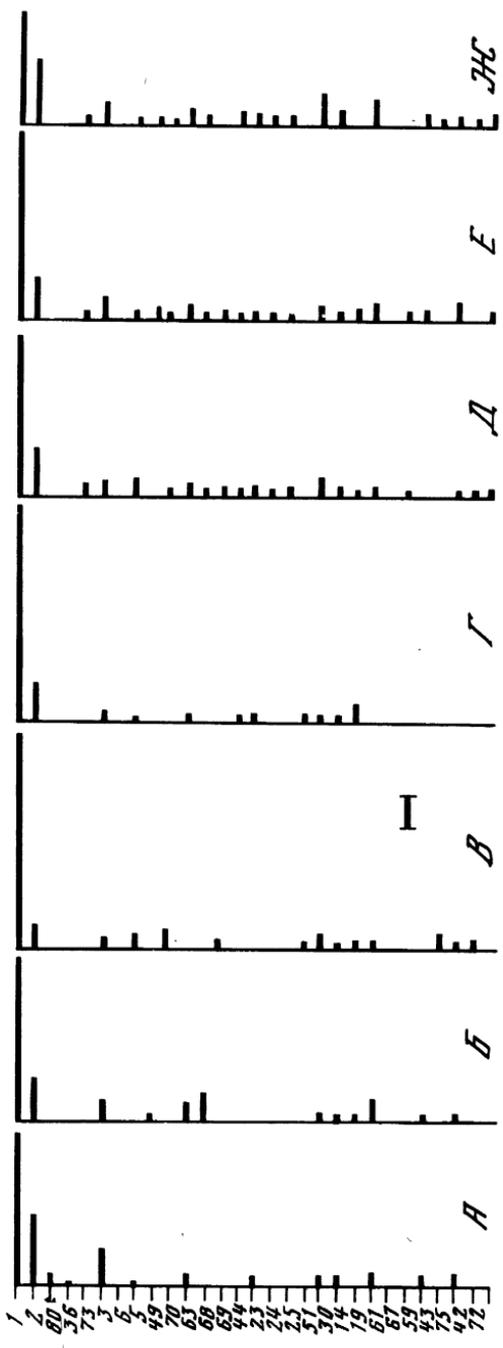


Рис. 7. Состав сообществ Cladocera канав I—XVI на торфе и озера Нарского по кардиологическому анализу верхнего слоя донных отложений

нем горизонте обнаружено 20% *C. rectirostris* (рис. 19). Интересно отметить, что 24% *C. rectirostris*, найденные в поверхностных отложениях озера Воймежного (Московская область), связаны, по-видимому, с неравновесным состоянием сообщества, так как на озеро постоянно оседает торфяная пыль с торфоразработок. В водохранилищах, т.е. водоемах с безусловно нарушенным естественным равновесием, *C. rectirostris* временами достигает большой доли в биоценозах. Например, в Рыбинском водохранилище он составлял от численности всех хидорид на незаросшей литорали до 29%, в зарослях гречихи земноводной до 9% (Смирнов, 1971б, табл. 18, 19).



Другой вид, значительное количество которого оказалось в начальной фазе развития сообщества ветвистоусых, *Oxyurella tenuicaudis*, обнаружен в озере Хара-нур на нижнем горизонте 136 см в количестве 23% от численности всех фрагментов кладоцер. Этот вид не встречен позже в отложениях этого озера и в других изученных озерах. *O. tenuicaudis* приурочена к заиленным прибрежным пескам вне зарослей. Одновременно (и позже) встречен *Monospilus dispar*, живущий там же. Позже в озере Хара-нур появляются зарослевые *Eurycercus*, *Sida crystallina*, указывая на развитие прибрежной растительности.

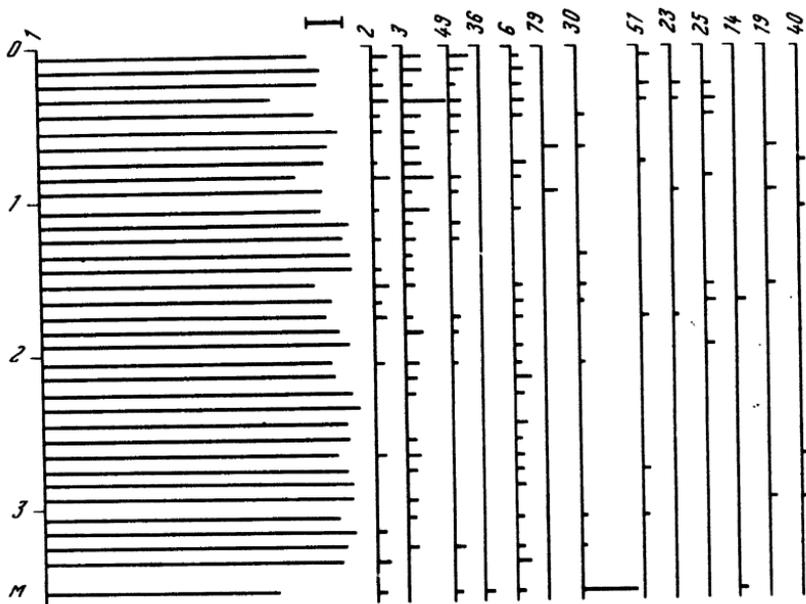
Обычно сообщество, миновав первую фазу, длительно сохраняет свой качественный тип с некоторыми флуктуациями. По К. Гоулдену (Goulden, 1969в), первая фаза заселения озера, когда один-два вида хидорид чрезвычайно обильны, а остальные редки, сменяется фазой, когда обычные виды становятся менее обычными, а редкие — менее редкими. Затем наступает третья фаза формирования сообщества, в течение которой оно пополняется редкими видами, до насыщения среды.

Рост разнообразия может происходить в течение 200—1000 лет. Если в дальнейшем происходит нарушение среды за счет климатических изменений или деятельности человека, то видовое разнообразие может понизиться, и в какой-то мере происходит возврат к начальному несформировавшемуся сообществу.

Уайтсайд (Whiteside, 1970), изучавший хидорид в водоемах Дании разного типа, показал, что высокие величины видового разнообразия соответствуют незагрязненным озерам с прозрачной водой, прудам и болотам, низкие — загрязненным озерам с прозрачной водой. Постгляциальные иловые отложения (отложения гиттии) олиготрофного озера Гране Лангзее простираются на 431 см. Наиболее глубокий слой приходится на пребореальное время. В песках, подстилающих илы, преобладают *Vivertura affinis* и *Chydorus sphaericus*. Комплекс хидорид сложился в пребореальное и раннее бореальное время, причем в позднее бореальное время ему свойственно большее видовое разнообразие и, по-видимому, большая устойчивость. В атлантическое время последовало снижение видового разнообразия в связи с неустойчивыми условиями в озере. При этом отмечена очень большая численность *Chydorus piger*. В последние 100 лет увеличилась численность *Alonella nana*, этот вид обычно связан в Дании с низкой щелочностью воды. В эвтрофном озере Эсром Зе иловые отложения составляют 380 см, нижние слои относятся к пребореальному времени, когда и началось развитие популяций хидорид (370 см). Видовой состав мало менялся на протяжении истории озера. Не оказалось зависимости между обилием остатков кладоцер и первичной продукцией (Harmsworth, Whiteside, 1968).

Ри с. 8. Состав сообществ Cladocera Иваньковского водохранилища по мере приближения к зоне влияния теплых сбросов ГРЭС

Верхние диаграммы — все Cladocera, нижние — таксоценоз хидорид; А — Старый пляж близ деревни Городище; Б — Бабинский залив; В — Кладбищенский залив; Г — слева от устья Мошковичского залива; Д — залив П, ст. 5а, Е — залив 1, ст. 4а; Ж — залив бытового стока



Р и с. 9. Танатоценоз *Bosminetum*, оз. Онежское, Илем-губа

В результате изучения развития сообществ ветвистоусых во времени на основании послыжного анализа колонок донных отложений получены данные о возможных переходах ценозов из одного типа в другой. Так, *Chydoretum sphaericum* может переходить в *Bosminetum*, что обнаружено в озере Баян-нур (рис. 17) и Хара-нур. В озере Баян-нур такой переход произошел через *Graptoleberetum* и *Viaperturetum affinis*, а в озере Хара-нур — через *Viaperturetum affinis*. Ценоз *Viaperturetum affinis* может переходить в *Chydoretum sphaericum* (озеро Нарское (рис. 19), озеро Ачит-нур).

Такие ценозы соответствуют "замещающим ассоциациям" Д.А. Ласточкина (1930, с. 7).

В озере Хара-Ус-нур (рис. 20) на протяжении развития ценоза *Viaperturetum affinis* отмечен горизонт с *Alonelletum excisae*.

Коренная перестройка сообщества в озере Нарском произошла за счет выхода на первое место второго по количеству вида. Ценоз *Viaperturetum affinis* со значительным количеством *Chydorus sphaericus* и *Alonella nana*, господствовавший в течение времени, когда отложился первый метр донных осадков, сменился далее *Chydoretum sphaericum* со значительным количеством *Viaperturetum affinis* и *Alonella excisa*. Указанная смена, вероятно, была связана с крупным изменением в гидрологии озера. Однотипная сукцессия имела место в озере Ачит-нур, причем произошла не только смена ведущих видов, но и точно такая же смена *A. nana* на *A. excisa*, как и в озере Нарском. Совпадение сукцессии в столь отдаленных озерах указывает на ее неслучайность.

В отличие от изложенной сукцессии в озере Дунд-нур коренная перестройка сообщества произошла за счет массового развития редкого вида.

Нижний изученный горизонт 157,5–182 см содержит остатки сообщества с 89% *Chydorus sphaericus* и незначительным количеством четырех других видов. В дальнейшем происходит последовательное уменьшение относительного количества хидоруса. Босмин всегда немного. На глубине отложений 45–75 см остатков ветвистоусых (на единицу объема грунта) значительно меньше, чем на других горизонтах.

Выше 30 см произошла коренная перестройка сообщества с образованием ценоза *Pleuroxetum*, не известного пока для других озер. Образовавший его вид *Pleuroxus uncinatus* живет на открытой литорали (заиленный песок вне зарослей), к которой строго приурочен. В других комплексах ветвистоусых он встречается часто, но как второстепенный вид, не превышая нескольких процентов от всех остатков. Так же как и в озере Дунд-нур, *P. uncinatus* присутствует в небольшом количестве с самого нижнего изученного горизонта 157,5–182 см. Сравнительно много *Alonella nana*, которая появляется выше 157,5 см в количестве 2%, а затем становится более обильной, причем на глубину 15–30 см приходится большой для этого вида максимум 32%. Можно предположить, что несколько сот лет назад озеро обмелело и *Pleuroxus uncinatus* смог развиваться на больших участках дна, получив, таким образом, преимущество перед остальными видами.

Наиболее обычными сукцессиями оказались: от *Bosminetum* к *Chydoretum sphaericum*, от *Chydoretum sphaericum* к *Bosminetum*, от *Viparetum affinis* к *Chydoretum* (но не наоборот).

Для выяснения тенденций развития сообществ применен индекс видового разнообразия, уже ряд лет употребляющийся в биоценологии водных беспозвоночных. Расчет выполнен по таблицам Т. Фрея (Т. Frey, 1971), для всех *Cladocera* каждого горизонта, по тем же данным, которые послужили основой для рисунков. Оказалось, что есть различные последовательности изменения индекса видового разнообразия, помимо случая, сообщавшегося в качестве типичного (Goulden, 1969в); а именно возрастания H , с которым связывалось формирование сообщества и возрастание его стабильности. Обнаружена обратная последовательность, а именно снижение индекса видового разнообразия H (Смирнов, 1976б). Начальная фаза развития сообщества отличается или повышенной или пониженной величиной H . В случае перестройки ценоза за счет перемены места двух ведущих видов на графике индексов видового разнообразия не отмечается четкой перемены.

РАЗВИТИЕ СООБЩЕСТВ В ОТДЕЛЬНЫХ ОЗЕРАХ

Наиболее глубокая колонка отложений 197,2 м получена из озера Бива (Япония), причем остатки ветвистоусых найдены до глубины 175 м (Horie, 1972, 1974). Кадота (Kadota, 1973) установил, что число видов и количество животных возрастает в слоях выше 85 м, особенно выше 15 м. Глубже обнаружены периоды массового развития зеленых водорослей, приходящиеся на теплое время. Предполагается, что массовое развитие зеленых водорослей препятствовало развитию фауны:

Обычно изучавшиеся колонки грунта озер соответствуют периоду до 14 тыс. лет, соответствующему времени развития современных цивилизаций.

В озере Глубоком колонки грунта были взяты до глубины грунта 75 см для выяснения общего характера сообществ озера биологическим методом. Подсчитывались процентные соотношения остатков различных групп животных и водорослей, диатомей и в соответствии с основной целью данной работы — ветвистоусых ракообразных (рис. 10—17). Колонки, взятые в зоне наибольших глубин в основной котловине озера (на глубинах 26 и 31 м), дали принципиально сходные результаты. Обнаружено доминирование диатомей, а среди животных — доминирование ветвистоусых или простейших. Последнее представляет ситуацию, известную для немногих случаев, например отмеченную для озера Крутлого (Московская область) (Кордэ, 1960).

Комплексы остатков в заливе озера Глубокого сильно отличаются от состава остатков в основной котловине озера. Для основной котловины выяснилось, что диатомей доминировали, с небольшими колебаниями, на протяжении всей изученной колонки (до 75 см). Остатков животных оказалось относительно мало. Прочие водоросли составляли небольшую долю от общего числа остатков, в основном это синезеленые.

Изменения в соотношениях групп животных в общем однородны для обеих глубинных колонок. В нижних горизонтах колонок преобладают ветвистоусые, позднее они уступают простейшим, а затем скова на ветвистоусых приходится большинство остатков животных. В колонке с глубины 31 м эта смена обнаружена несколько ближе к поверхности грунта. Среди "прочих" животных большинство составляют спикулы губок. Обе колонки указывают, что современная структура биоты озера Глубокого существует длительное время.

Диатомовый анализ обеих глубинных колонок выявил сходную ситуацию (рис. 13, 14) — доминирование *Melosira* и небольшое возрастание к поверхности грунта доли литоральных *Tabellaria* и *Fragillaria*. Остальных литоральных и эпифитных диатомей относительно мало на всех горизонтах грунта (*Synedra*, *Pinnularia*, *Gomphonema*, *Cocconeis*, *Symbella*, *Amphora*, *Eunotia*, *Gyrosigma*, *Nitzschia*, *Stauroneis*, *Surirella*, навикулоидные и др.).

Выявлена своеобразная обособленность залива по остаткам организмов, накапливающимся в грунте. Обращает внимание очень большое относительное обилие остатков животных (рис. 12). Диатомовые залегают в одном горизонте несколько ниже поверхности грунта. В нижней части колонки преобладают другие водоросли (синезеленые). Ветвистоусые ракообразные доминируют среди животных в нижней части колонки, уступая выше простейшим и "прочим" (в основном представленным спикулами губок). В заливе из диатомей в горизонтах, где они присутствуют, преобладают литоральные формы — *Eunotia*, *Pinnularia*, *Surirella*, *Tabellaria*.

Из ветвистоусых в отложениях основной котловины озера Глубокого на всех горизонтах обнаружен ценз *Rosminetum*; в заливе он присутствует лишь у поверхности грунта, глубже уступая хидридам (рис. 16, 17).

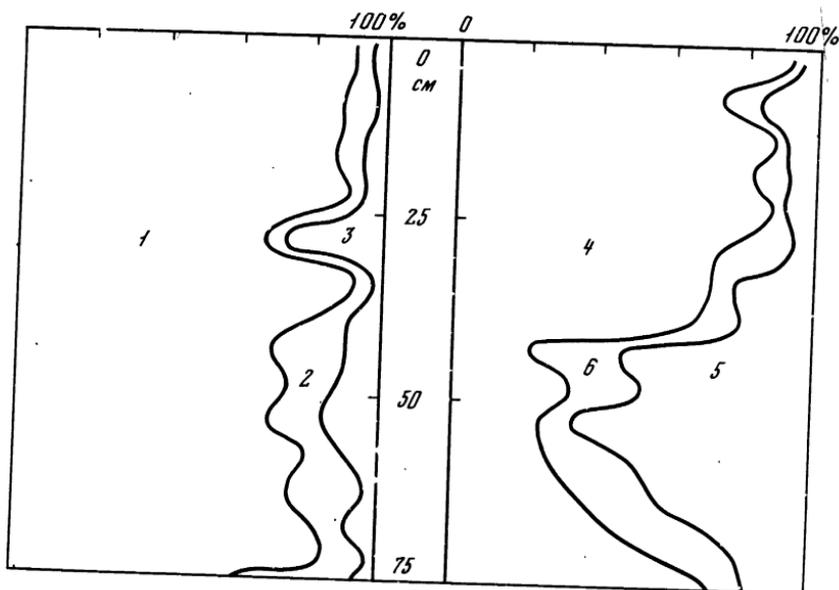


Рис. 10. Вертикальные изменения процентных соотношений основных групп водорослей и животных в грунте оз. Глубокого

Колонка 0-75 см взята на глубине 26 м в основной котловине озера

В левой части графика: 1 - диатомовые, 2 - прочие водоросли, 3 - животные; в правой. 4 - Cladocera, 5 - Protozoa, 6 - прочие животные

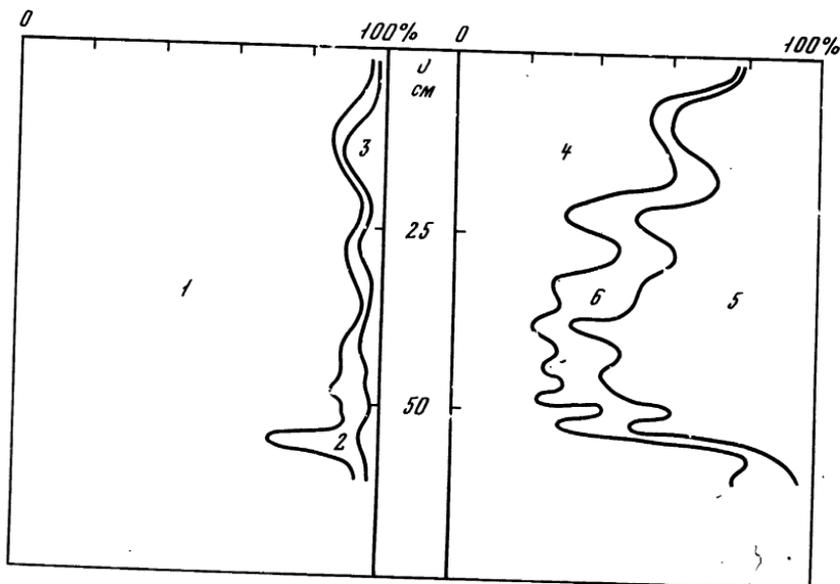
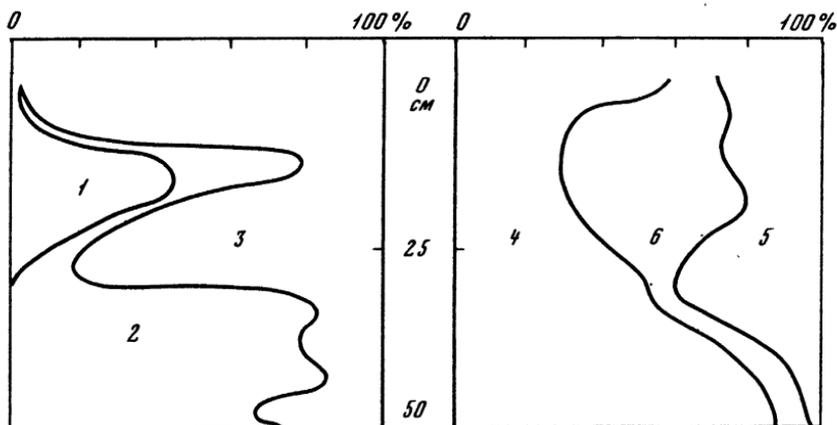


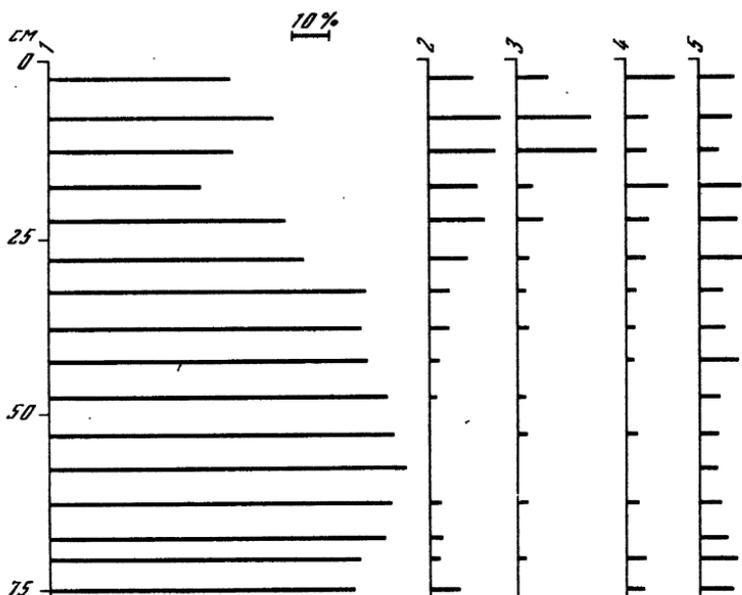
Рис. 11. Вертикальные изменения процентных соотношений основных групп водорослей и животных в грунте оз. Глубокого

Колонка с глубины 31 м основной котловины озера. Условные обозначения те же, что и на рис. 10



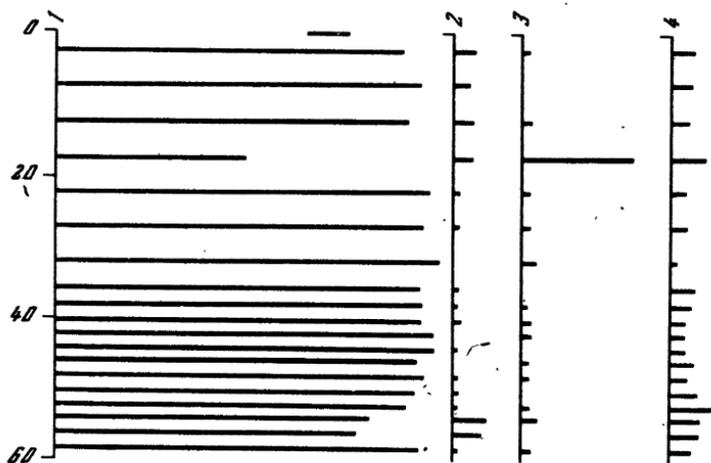
Р и с. 12. Вертикальные изменения процентных соотношений основных групп водорослей и животных в грунте оз. Глубокого

Колонка 0—50 см взята в заливе на глубине 5 м (наибольшей для залива)
Условные обозначения те же, что и на рис. 10



Р и с. 13. Вертикальные изменения процентных соотношений основных родов диатомей в грунте оз. Глубокого

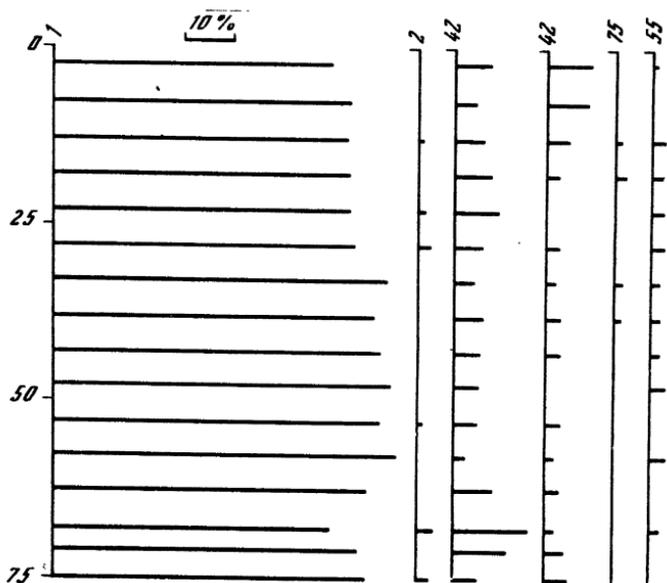
Колонка с глубины 26 м. Масштабный отрезок соответствует 10%. 1 — Melosira, 2 — Tabellaria, 3 — Fragilaria, 4 — Asterionella, 5 — прочие эпифиты



Р и с. 14. Вертикальные изменения процентных соотношений основных родов диатомей в грунте оз. Глубокого

Колонка с глубины 31 м

1 — *Melosira*, 2 — *Tabellaria*, 3 — *Fragilaria*, 4 — прочие эпифиты



Р и с. 15. Вертикальные изменения процентных соотношений ветвистых ракообразных в грунте оз. Глубокого

Колонка с глубины 26 м

Вертикаль без номера — прочие хидориды

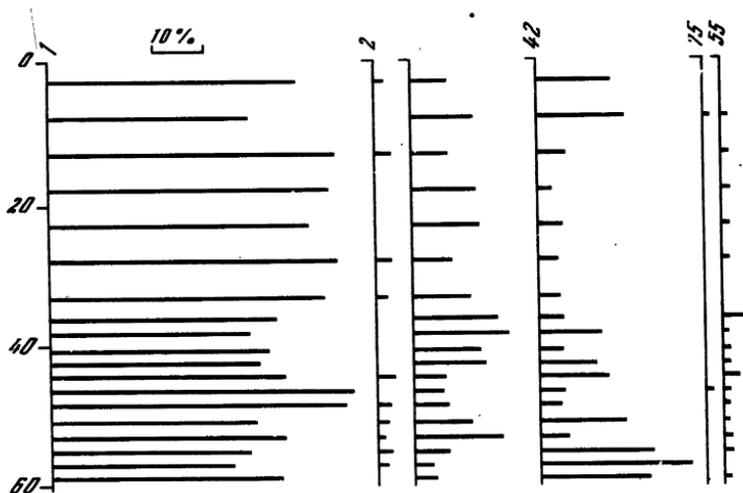


Рис. 16. Вертикальные изменения процентных соотношений ветвистоусых в грунте оз. Глубокого.

Колонка с глубины 31 м

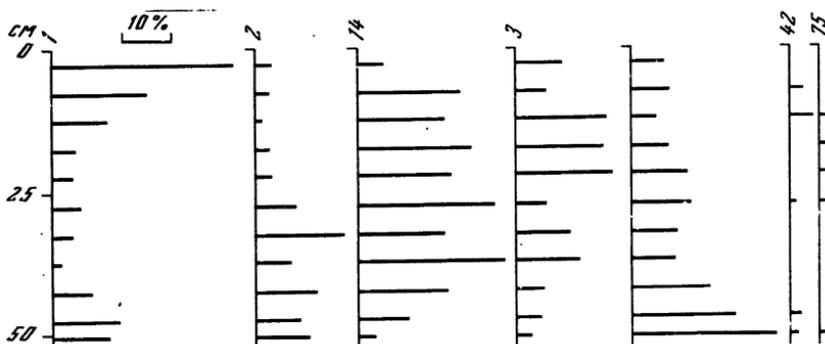


Рис. 17. Вертикальные изменения процентных соотношений ветвистоусых ракообразных в грунте оз. Глубокого

Колонка с глубины 5 м (залив)

В основной котловине также присутствуют относительно немного *Chydorus sphaericus* и другие хидриды. Остатков дафнид, доминирующих в планктоне, относительно мало, что можно было бы связывать с их плохой сохраняемостью в грунте, но в нижних слоях обеих колонок их относительное количество возрастает. Мало *Sida* и *Leptodora kindti*.

В заливе на поверхности грунта обнаружен тот же ценоз *Bosmina*, что и в основной котловине, но уже с глубины грунта 6 см господствуют хидриды *Alona quadrangularis*, *Diapertura affinis* и в нижней половине колонки возрастает доля *Chydorus sphaericus*. "Другие хидриды" включают до 10–11 видов.

В озере Роджерз Лейк (США) на протяжении 11-метровой колонки (соответствующей по времени 14 тыс. лет) примерно на уровне 5800 лет

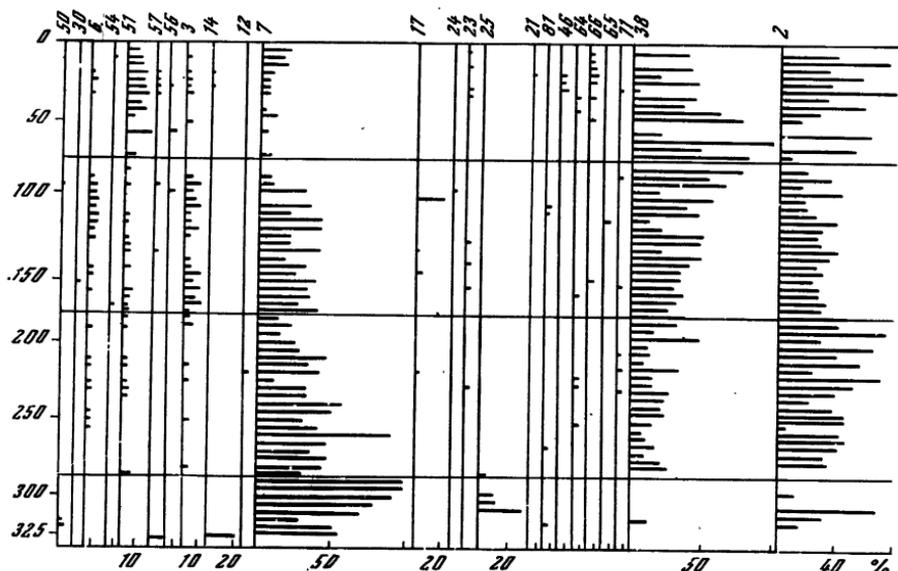


Рис. 18. Смена *Alona circumfimbriata* видами рода *Chydorus* в оз. Уимпи Лейк (США) (DeCosta, 1968)

до нашего времени исчезают более крупные *Bosmina coregoni longispina* и *B. tubicen*, по-видимому, в связи с выеданием. Остается *B. longirostris* (Deevey, 1969). В верхней части колонки к ней присоединяется *B. tubicen*, вероятно, в связи с нарушением природной среды человеком.

Де Коста (De Costa, 1968a) исследовал сообщества хидорид в озере Уимпи (рис. 18) (Уайоминг, США), расположенном вне зоны непосредственного воздействия деятельности человека, в колонке длиной 325 см, представлявшей всю толщу озерных отложений. Глубина озера в настоящее время весной до 2 м, а в сухие годы озеро высыхает. Начальная фаза развития сообщества характеризуется присутствием заметных относительных количеств *Alonella nana*, *Alona quadrangularis*, *Leydigia leydigi*, *Eurycercus lamollatus*, почти не встреченных позже. Доминирует в начальный и последующий период *Alona circumfimbriata*. Далее возрастает относительное обилие видов рода *Chydorus*, *Acropereus naepae* и *Diapertura affinis*. В третьем периоде, выделенном Де Коста, доминируют *Chydorus* sp. sp., второстепенное положение занимает *Alona circumfimbriata*. Заметно увеличивается относительное обилие *Graptoleberis testudinaria* (указывая на развитие зарослей подводных растений) и *Pleuroxus procurvus*.

К. Гоулден (Goulden, 1966b) изучил ветвистоусых в колонке из пруда Ля Агуада Де Санта Ана Вьеха (Гватемала) протяженностью 25 см (рис. 19). Количество хидорид сильно возросло в слое выше 15 см отложений, чему предшествовало много обугленных остатков однодольных в горизонте 16 см, связанное, очевидно, с выжиганием для расчистки земли, предпринятым около 1760 г. Этому соответствует смена доминирования *Diapertura affinis* доминированием *Chydorus* sp. sp.

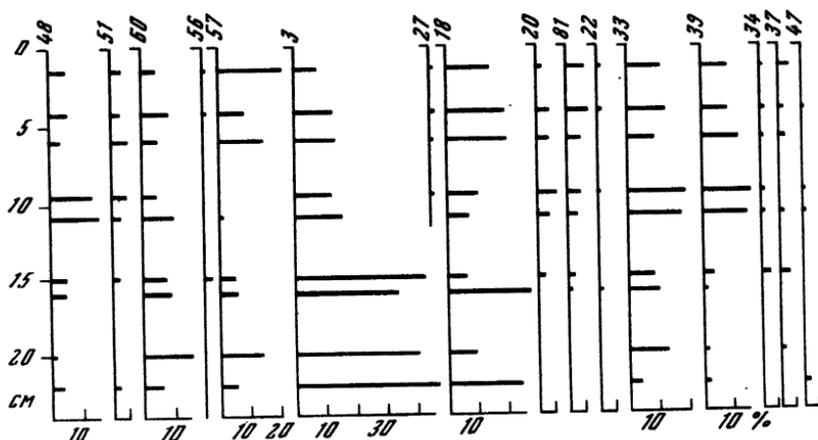


Рис. 19. Смена *Viapertura affinis* преобладанием видов рода *Chydorus* в оз. Агуада Де Санта Ана Вьеха (Гватемала) (Goulden, 1966)

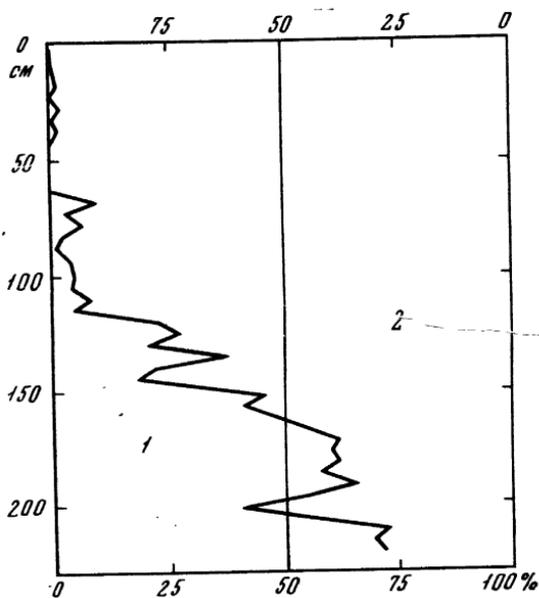


Рис. 20. Смена планктонных босмин (1) комплексом литоральных хидорид (2) в оз. Лагуна Де Петенксил (Гватемала) (Goulden, 1966)

В верхних 11 см отложений обнаружено частичное замещение близких видов — *Viapertura affinis* на *V. verrucosa*, *Chydorus eurynotus* на *Ch. rubescens*, *Leydigiopsis megalora* на близкую *Leydigia leydigi*.

Для озера Ноджари (Япония) (Tsukada, 1967) указана последовательная смена доминирования *Viapertura affinis*, *Eurycercus*, *Monospilus dispar*. Уменьшается количество холоднолюбивых форм и возрастает количество теплолюбивых, что указывает на потепление.

О. Себестиен (Sebestyén, 1971) отмечает для озера Балатон четкое замещение зарослевого *Eurycercus lamellatus* видами открытой литорали *Monospilus dispar* и *Disparalona rostrata*. В озере Лагуна де Петенксил (рис. 20) (Goulden, 1966a) сначала преобладают босмины, но затем они

сменились хидоридами, количество которых превысило 40 тыс. в 1 г сухого веса ила. Среди хидорид всегда преобладала *Alona monacantha*.

Гоулден (Goulden, 1964) исследовал хидорид в колонке донных отложений длиной 440 см озера Истуэйт-Уотер (Великобритания).

В озере Истуэйт-Уотер в первом периоде развития сообщества ветвистоусых, приходящемся на плейстоцен (горизонт аллерод), сильного развития достигли литоральные хидориды; они же преобладали в первое постгляциальное время; в бореальный период наибольшее развития достигли планктонные виды; на глубинах 440—400 см обнаружено значительное преобладание *Chydorus piger* и *Alona quadrangularis*. Позднее преобладают *Alona quadrangularis* и мелкие *Alona*, но *Chydorus piger* сохранился в значительном относительном количестве до поверхности.

Абсолютное количество кладоцер показало два пика — один на горизонте 200 см, что совпало с появлением неолитического человека в этом районе около 1800 г. до н.э. и сведением части леса, другой — на протяжении верхнего метра, что совпало с приходом норманнов около 1000 г. н.э., сведением больших площадей леса и смывом большого количества веществ в озеро с эродируемых почв его бассейна. Господство *Bosmina coregoni* сменяется в верхнем 1-метровом слое массовым развитием другого представителя этого рода — *B. longirostris* (Goulden, 1964).

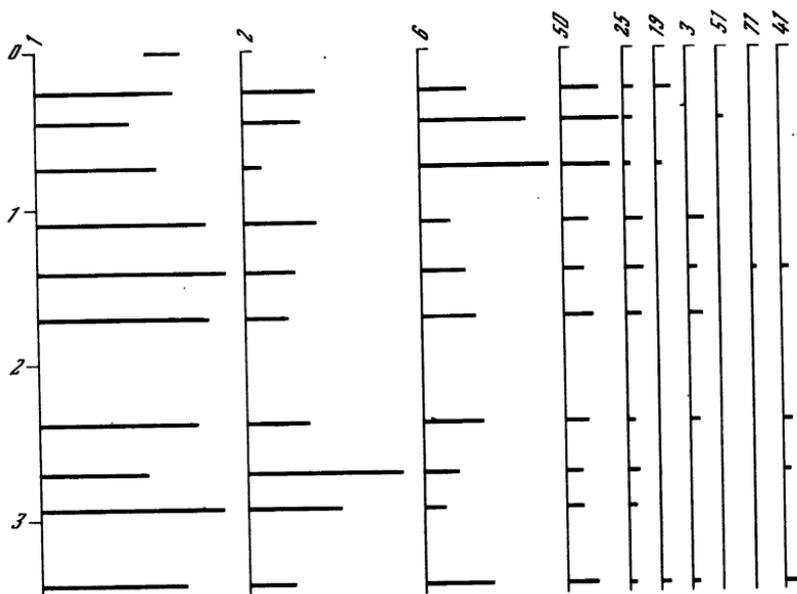
В Онежском озере (рис. 9) в колонке из Илем-Губы на всем протяжении 3,6 м отложений сильно преобладает босмина. Хидорид всегда мало как в относительном, так и в абсолютном количестве (на единицу веса грунта). Глубже 1,1 м босмин более 90%, позже их относительное количество несколько снижается до 80—90% за счет развития форм, населяющих различные биотопы литорали *Eurycercus lamellatus*, *Diapertura affinis*, *Astropereus harpae*, *Chydorus sphaericus*.

На горизонте отложений 3,5—3,6 м обнаружена ситуация, которую можно рассматривать как начальную фазу формирования современного сообщества ветвистоусых Онежского озера: наряду с босминой присутствует много *Camptocercus rectirostris*, также встречен *Chydorus piger*, который не обнаружен на других горизонтах. В колонке из открытой части Онежского озера обнаружен тот же танатоценоз *Bosminetum* (при малом количестве фрагментов на единицу объема грунта).

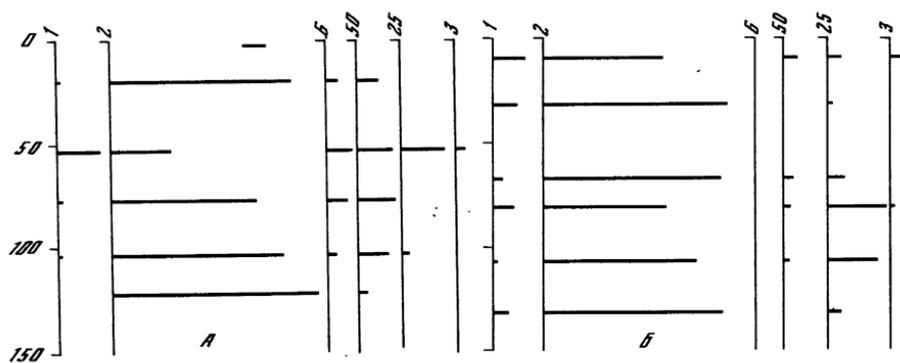
В озере Цаган-нур (рис. 21) на протяжении 3-метровой толщи отложений также найден *Bosminetum* с исключениями на 2,7 м, где много *Chydorus sphaericus*, и на 0,45—0,75 м, где относительно много *Astropereus harpae*. Литоральные *A. harpae*, *Eurycercus* присутствуют в заметном количестве на всех горизонтах.

Для некоторых озер Монголии данные по ветвистоусым публиковались вместе с данными по истории комплексов водорослей и по истории местности (Вишер и др., 1976).

В озере Хух-нур (рис. 12) остатки ветвистоусых найдены на горизонтах 0—127,5 см. Глубже их практически нет (пробы получены до глубины 390 см). На всех горизонтах отложений преобладает *Chydorus sphaericus*. Босмин (пелагический компонент) мало.



Р и с. 21. Танатоценоз *Bosminetum*, оз. Цаган-нур (пробы 156–165), Монголия



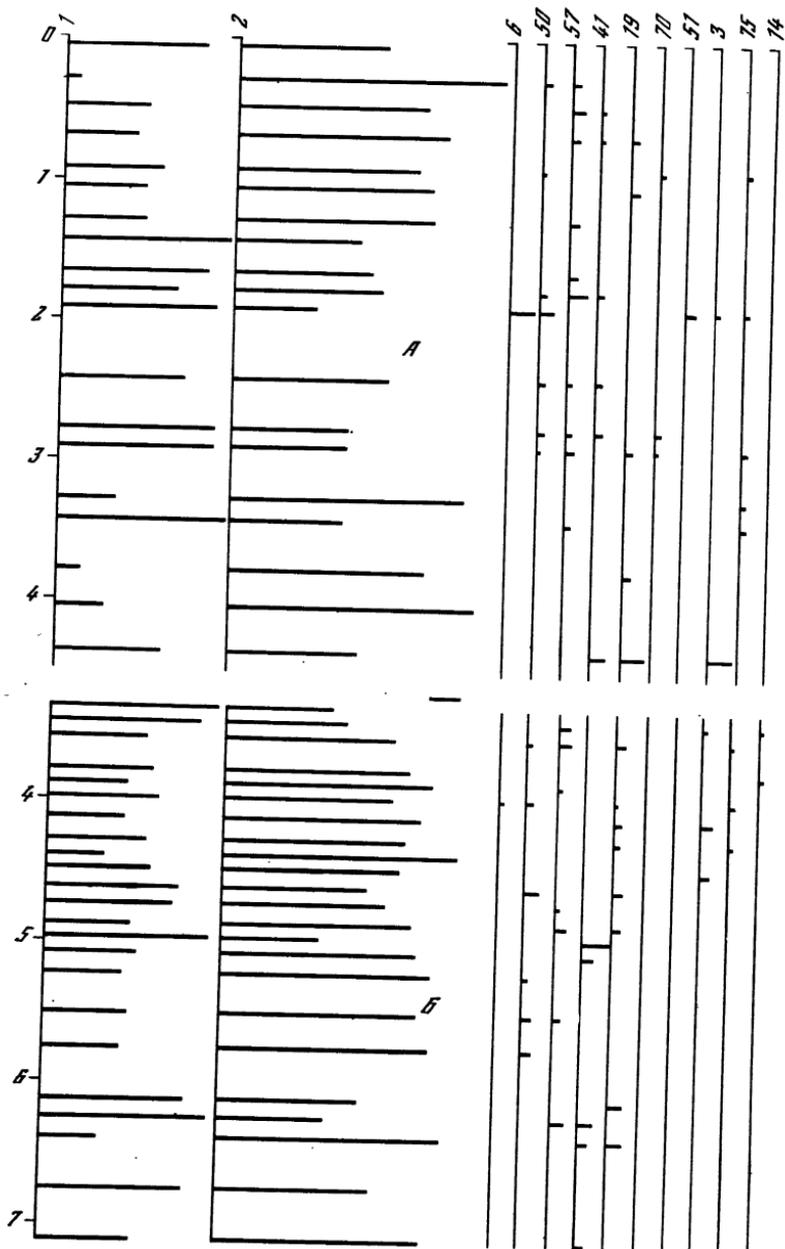
Р и с. 22. Танатоценоз *Chydoretum sphaericum*

А – оз. Хух-нур № 1 (пробы 186–190), Б – оз. Хух-нур № 2 (Монголия) (пробы 349–354)

Видовой состав сообщества беден, оно составлено пятью видами, на горизонте отложений 40–65 см к ним прибавляется шестой – 40% *Diaper-tura affinis*.

В озере Худа-нур (рис. 13) на протяжении всей колонки в 4,4 м обнаружен танатоценоз *Chydoretum sphaericum* с большим количеством *Bosmina*. Процент остальных видов невелик и тенденции в их развитии не обнаруживается, что свидетельствует о крайне малом развитии прибрежных зарослей и других прибрежных местообитаний.

В слое 375–388 см найдены формы, предположительно отнесенные к



Р и с. 23. Танатоценоз *Chydoretum sphaerici*, оз. Худа-нур, Монголия
 А – пробы 115–135; Б – пробы 401–425, 383, 382, 381

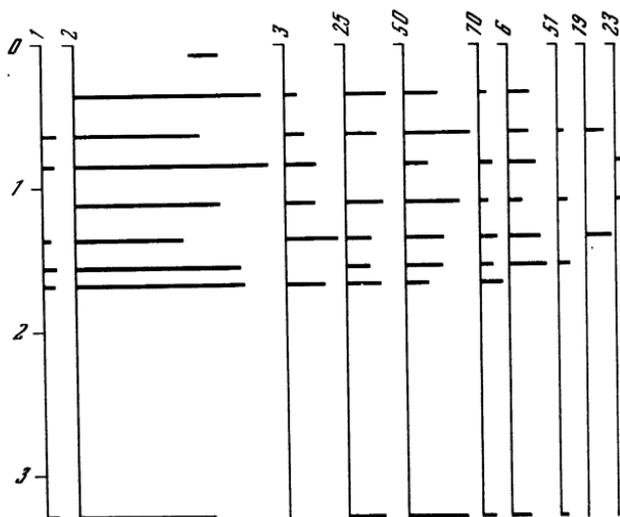


Рис. 24. Танатоценоз *Chydoretum sphaericum*, оз. Сахалайт-нур, Монголия

Euphylloroda, что может свидетельствовать о периодическом состоянии озера как временного водоема в начальный период его становления.

Для озера Сахалайт-нур (рис. 24) полученные пробы представляют горизонты 0–450 см. В верхнем горизонте отложений 0–25 см остатков ветвистоусых ракообразных не обнаружено. Ниже на ряде горизонтов найден *Chydoretum sphaericum*. Глубже 175 см абсолютное количество фрагментов ветвистоусых резко снижается, что делает подсчет затруднительным. Мало остатков до глубины 325 см. На горизонте отложений 325–350 см обнаружено то же сообщество, а ниже опять фрагментов нет (проба с глубины отложений 350–375 см) или их очень мало (375–450 см).

Видовой состав немногих фрагментов с горизонтов между 175–325 и 375–450 см тот же, что и на тех горизонтах, где имеется количественно богатое сообщество.

Босмин на всех глубинах отложений мало, не более 4%. Из остальных видов сравнительно много зарослевого *Eugereis*.

Отсутствие остатков клadoцер на поверхности отложений и очень малое их количество между горизонтами отложений 175–325 см побуждает поставить вопрос: не происходят ли со стоком в озеро периодические катастрофические изменения?

В озере Неро (рис. 25) найден *Chydoretum sphaericum* на протяжении 6-метровой колонки, взятой в 800 м от г. Ростова. Слои с первоначальным состоянием ценоза клadoцер не достигнуты. Относительное количество *Chydorus sphaericum* увеличивается в верхнем метре до 70–90% за счет уменьшения босмин и мелких *Alona* (из которых большинство *Alona rectangularis*). На рис. 15 видна заметная периодичность обилия *Bosmina* и *Alona*.

Несколько видов появляется на глубинах ила меньше 3,2 м и указывает на развитие разных категорий литорали — как зарослей (*Eurycercus*), так и незаросшей литорали (обитатели прибрежных незаросших заиленных песков *Disparalona rostrata*, *Pleuroxus uncinatus*). *Viapertura affinis* присутствует примерно в одинаковом небольшом количестве на протяжении всей колонки.

Известно обмеление озера Неро в период, предшествующий представленному изученной колонкой (Кордэ, 1959).

В озере Даба-нур (рис. 26) на протяжении почти всех 4 м отложений найден ценоз *Chydoretum sphaerici*. Второстепенные виды *Ascorgerus haerae*, а в верхнем метре также *Eurycercus*. Остальные виды в незначительном количестве. На глубине 3,98 м остатков на единицу объема грунта крайне мало. Глубже 3,5 м — *Bosmineto* — *Chydoretum sphaerici*. На глубине 3,95 м встречены *Viapertura intermedia* и *Leydigia leydigi*, не встреченные выше.

В озере Баян-нур (рис. 27) остатки ветвистоусых найдены на всех горизонтах (пробы взяты до глубины 300 см). С горизонта 177–200 см и ниже фрагментов мало, совершенно недостаточно для подсчета (единичные фрагменты). Видовой состав их соответствует сообществу, обильно представленному в дальнейшем *Chydoretum sphaerici*.

В отложениях 177–0 см, в которых развивалось обильное сообщество ветвистоусых, произошло четкое возрастание относительного количества босмин при одновременном уменьшении относительного количества *Chydorus sphaericus* (до полного исчезновения). Последнее аналогично процессу, происходившему в озере Хара-нур, и тем более замечательно, что *Ch. sphaericus* обоснованно считается убиквистом.

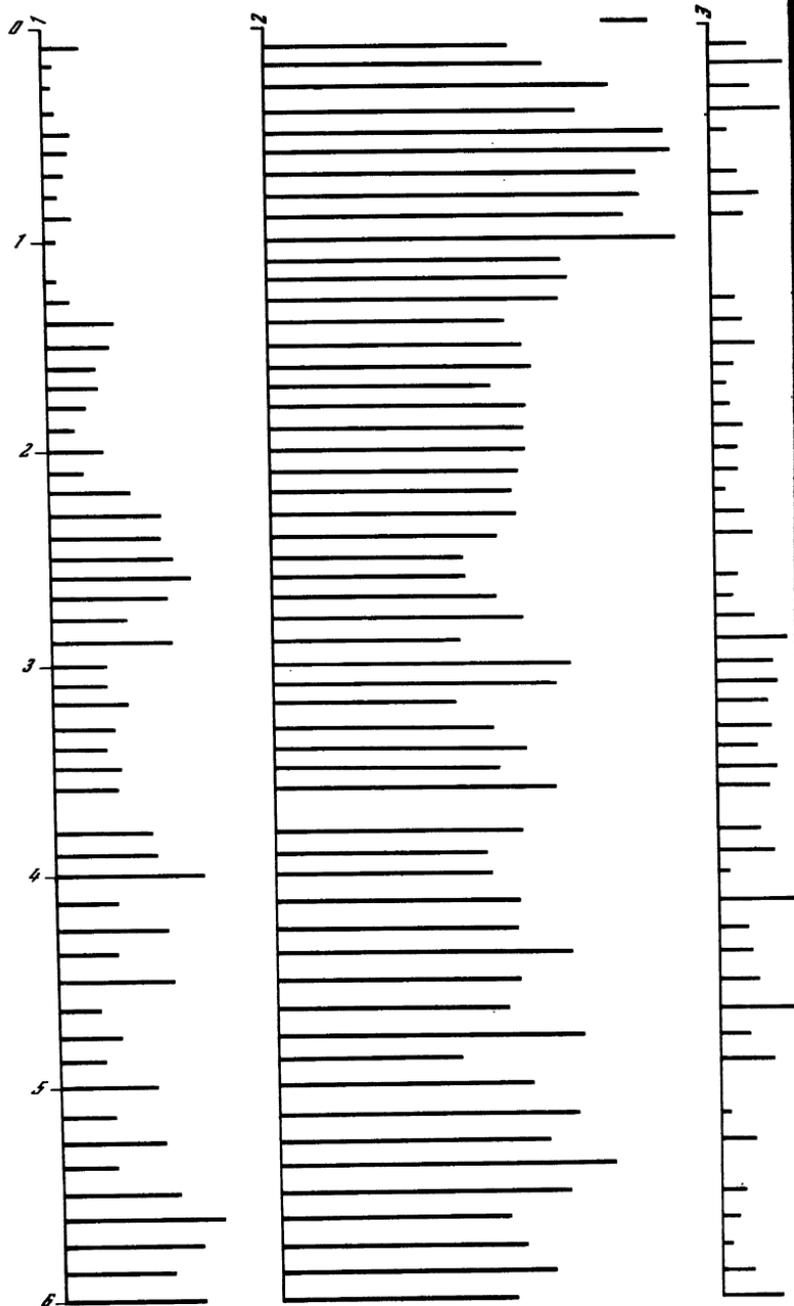
Из других компонентов сообщества обращает на себя внимание *Graptoleberis testudinaria*, который существует на горизонтах 135–25 см и достигает максимума в слое 75–100 см — 34% от общего числа остатков (больше остальных видов на этом горизонте), составляя танатоценоз *Graptoleberetum*.

На протяжении почти всей истории (кроме верхнего горизонта) довольно много *Pleuroxus uncinatus*, облигатно связанного с прибрежными заиленными песками, не заросшими макрофитами.

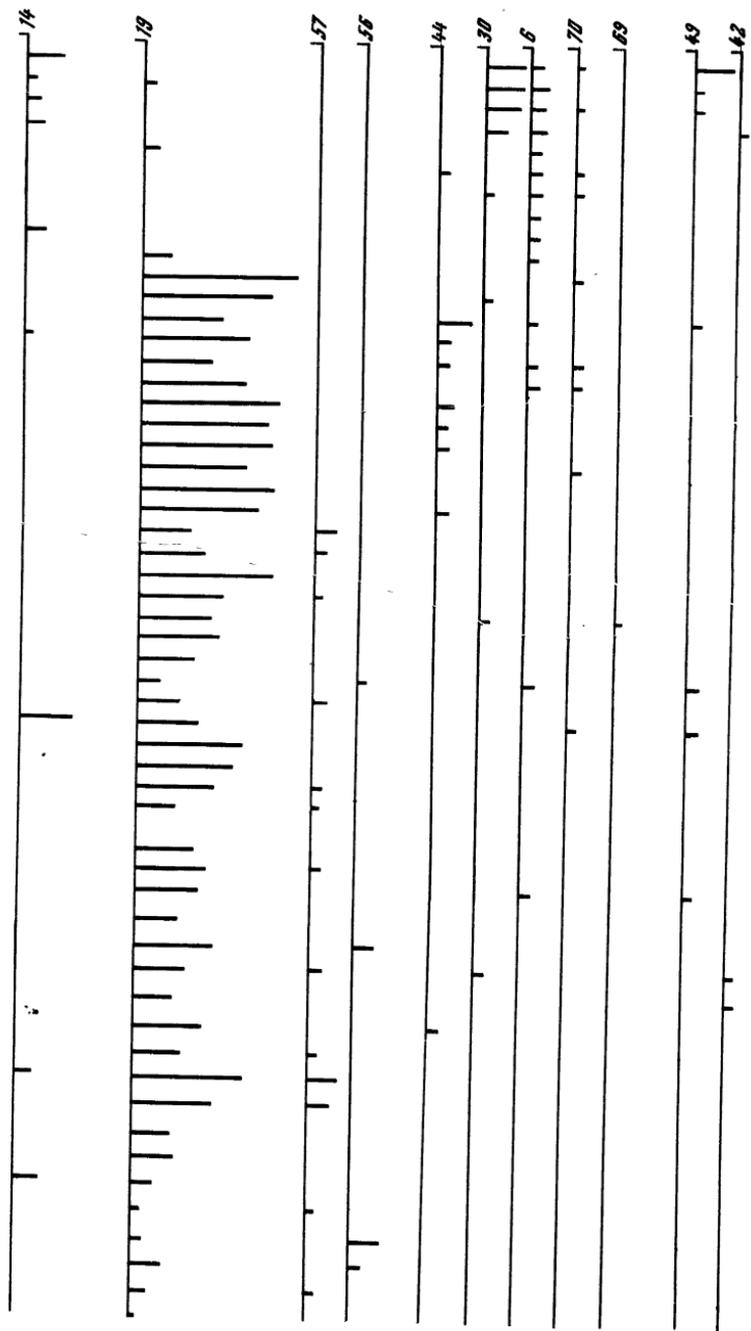
Мегард (Megard, 1967) изучил остатки *Cladocera* донных отложений озера Зерибар (Иран). Он выявил возрастание в позднее время существования озера обилия пелагической *Bosmina longirostris* и увеличение южного вида *Leydigia aconthocercoides*. Увеличение содержания планктонной босмины указывает на значительную высоту уровня озера в последний период его существования.

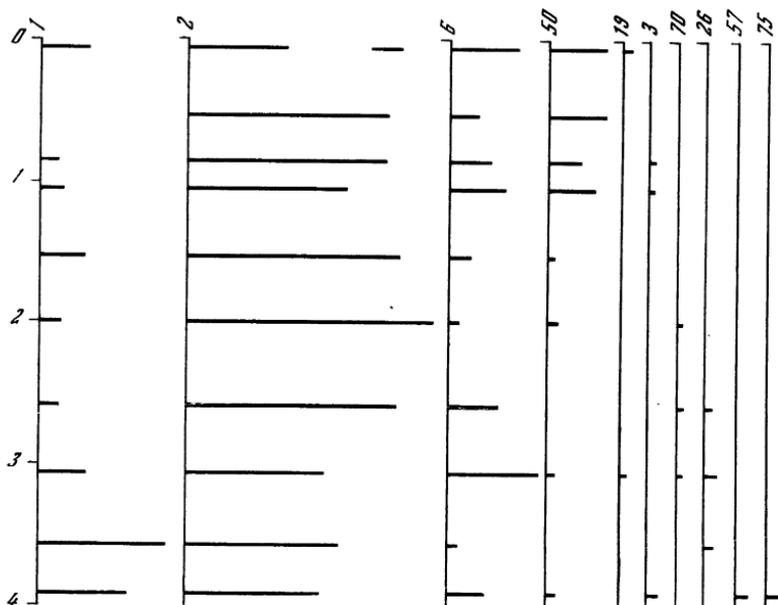
В озере Хара-нур остатки ветвистоусых ракообразных найдены в слое 0–162,5 см. В пробе, представляющей горизонт 162,5–175 см, их не найдено.

На горизонте 150–162,5 см остатков ветвистоусых мало, недостаточно для подсчета. В общем в отложениях 0–150 см, в которых сложилось и существовало сообщество ветвистоусых, в течение соответствующего времени произошло быстрое уменьшение количества хидоруса с одновременным возрастанием босмин.



Р и с. 25. Развитие ценоза *Chydoretum sphaericum* и комплекса литоральных видов при уменьшении ценоза *Vosminetum* в оз. Неро Ярославской обл.



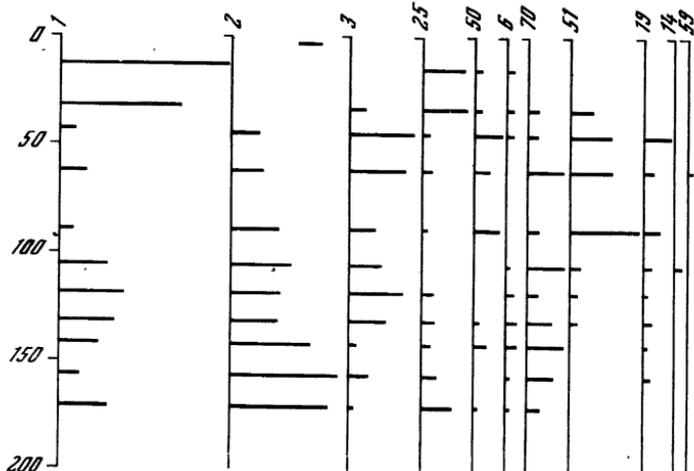


Р и с. 26. Развитие ценоза *Chydoretum sphaericum* и комплекса литоральных видов при уменьшении ценоза *Bosminetum*. Оз. Даба-нур, Монголия

Нижний горизонт 127,5–150 см явно отражает несформировавшееся сообщество, в котором присутствует большое количество *Oxyurella tenuicaudis*, неизвестное для других водоемов (вид, свойственный незаросшей литорали). В это время отсутствуют появляющиеся позже четыре вида, которые в дальнейшем заменяют оксиуреллу.

На протяжении дальнейшей истории сообщество ветвистоусых отличается преобладанием босмины и *Diapertura affinis* и не претерпевает качественных изменений, а количественно остается однообразным.

В озере Блелхэм Тарн (Англия) (рис. 1, 2) Хармсворз (Harmsworth, 1968) обнаружил в колонке послеледниковых отложений 0–440 см (В), взятой в глубинной части озера, близкие количества босмин и хидорид, причем абсолютное количество босмин было несколько меньше, чем хидорид, на горизонтах ила 440–120 см, а выше стало больше и достигало 37 тыс./г сухого веса. Увеличение абсолютного количества босмин совпало с переходом от *Bosmina coregoni* к *B. longirostris*. Кроме того, найдены *Bythotrephes* (абсолютный максимум на глубине ила 380 см), *Sida*, *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Polyphemus*, *Leptodora*. В то время как абсолютные количества на единицу веса ила дали такие результаты, в колонке В не обнаружено значительного преобладания какого-либо вида хидорид. Более обильны *Diapertura affinis* (относительный максимум на глубине 70 см), *Alona rectangularis* (относительный максимум на глубине 190 см), *Alona rustica* (относительный максимум на глубине 120 см). *Chydorus sphaericus* уступал количественно другим видам хидорисов.



Р и с. 27. Развитие ценоза *Chydoretum sphaericum* и смена его ценозом *Bosminetum* на поздних стадиях развития. Оз. Баян-нур, Монголия.

Предполагается повышение уровня воды в период, соответствующий горизонту отложений 120 см, при котором произошло затопление прибрежного сфагнума, что видно из увеличения обилия *Alona rustica*, предпочитающей воды с гуминовыми веществами.

Колонка А, взятая вблизи от берега, содержала достаточное количество фрагментов хидорид в слое 250–425 см. В слое 380–425 см отмечено преобладание *Diapertura affinis*, *Alonella nana* (более 40% от хидорид на глубине ила 390 см). Затем оно сменилось преобладанием *Chydorus sphaericus* (на глубине 380 см), которое вскоре сменилось более равномерным соотношением многих видов, с возрастающим относительным обилием *Alona rectangularis*.

Карцинологический анализ был применен нами к изучению ветвистых ракообразных озера Нарского (Полецкого), в прошлом уже изучавшегося Гидробиологической станцией "Глубокое озеро" (Воронков, 1910).

Нарское озеро находится в 73 км к западу от Москвы на водоразделе истока Нары и Москвы-реки (невдалеке от современного русла Москвы-реки). Оно окружено сфагновым болотом и карьерами торфоразработок, площадь которых в несколько раз превосходит площадь самого озера, составляющую 61 га. С 1968 г. вокруг озера непосредственно на бывших торфоразработках начали строить дачи.

По сетным сборам в 1968 и 1969 гг. и донным отложениям изучались ветвистые ракообразные озера Полецкого как типичного для своей зоны озера с чертами дистрофикации. Изучены также ветвистые канав бывших здесь ранее торфоразработок, для чего выбраны 16 канав на северном берегу озера, примерно одинаковых по размеру (около 15 x 200 x 2 м), параллельных друг другу, разделенных 2–4-метровой полосой торфа и направленных с севера на юг.

Канавы окружены характерной для верховых болот моховой, травянистой, кустарниковой и древесной растительностью, в них вегетирует много водорослей, сфагнум и пузырчатка, в пузырьках которой можно видеть, начиная с мая, из ветвистых *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia*, *Simoscephalus*, *Acroporus harpae*, *Graptoleberis*, *Polyphemus*, *Streblocerus*. Канавы XIV к концу наблюдений полностью заросли, так что свободной водной поверхности не осталось. Интересно отметить нахождение в грунте одной из канав ореха Тгара, который сейчас здесь не растет. Большинство видов оказалось общим для озера и канав. Только в озере найдены *Alona costata*, *Pleuroxus truncatus*, *Oxyurella tenuicaudis*. Только в канавах найдены *Alona guttata tuberculata* (небулбочатые *A. guttata* найдены в озере); *Pleuroxus aduncus*, *Kurzia latissima*, *Streblocerus serricaudatus*, *Acantholeberis curvirostris*, *Holopedium*.

Только в планктонных пробах (в озере) найдены *Alonella exigua*, *Alona costata*, *Pleuroxus truncatus*, *Oxyurella tenuicaudis*. Только путем карцинологического анализа донных отложений найдены *Alonella nana*, *Alona guttata tuberculata*, *Pleuroxus aduncus*, *Camptocercus rectirostris*, *Kurzia latissima*, *Holopedium*, *Alona quadrangularis*, *Leydigia*. В 65 случаях вид найден только при анализе донных отложений, тогда как по планктонным сборам — в 42 случаях.

История сообществ ветвистых озера изучена по двум колонкам донных отложений, взятых буром Сукачева. При этом был взят сапропелевый слой, составляющий около 3 м, и достигнута глина, в которой фрагментов *Cladosega* не найдено. Было выполнено также бурение торфа в периферической северной части торфяника. В этой точке кладоцер не найдено, толщина торфа около 1 м. Это служит указанием, что озеро не заполняло прежде площадь нынешнего болота до его периферии.

Фрагменты *Cladosega* составляли большинство остатков всех животных. В колонке из центральной части озера их было на глубине 0,1 м — 85%, 0,8 м — 93%, 1,4 м — 95%, 1,8 м — 85%, 2,4 м — 64%, 2,8 м — 81%, 3,0 м — 72%.

В колонке с северного берега в верхнем слое 1 м остатков кладоцер не обнаружено. Этот слой рассматривается как сплавина нарастания. Счет глубины (отложений) в прибрежной колонке начат с 1 м, при совмещении его с 0 м колонки из центра озера результаты точно совпали (рис. 19).

Остатки кладоцер найдены в слое мощностью 3 м, глубже в глинистом материале они не найдены. Видовой состав соответствует современному, с глубиной меняется мало, но соотношение видов меняется сильно.

На глубине больше 2 м сильно преобладала *Vipertura affinis* — донная форма (со значительным количеством *Chydorus sphaericus* и *Alonella nana*).

В верхнем 2-метровом слое много *Chydorus sphaericus* (со значительным количеством *Alonella excisa*), что сопоставимо с обилием в этот период планктонных синезеленых водорослей. Известно, что названный вид сильно размножается в пелагиали при наличии плавающих комочков водорослей. Напротив, глубже 2 м его мало (най-
дено, что и планктонных синезеленых в то время было мало).



Р и с. 28. Смена танатоценоза за *Bapertoretum affinis* танатоценозом *Chydoretum sphaericum* оз. Нарское, Московская обл.

Планктонные ветвистоусые ракообразные всегда были в небольшом количестве (*Bosmina*, встречены также редкие эфишиумы дафний).

Указанная смена ценоза, вероятно, была связана с крупным изменением в гидрологии озера. Интересно отметить, что в начальный период формирования сообщества кладоцер было относительно много *Camptocercus rectirostris*. Следует отметить, что на глубине отложений 0,1–1,8 м встречена *Alonella excisa*, на больших глубинах и в большем количестве *A. папа* (1,4–2,8 м). Различные виды алон обнаружены в небольшом числе на глубинах 0,1–1,6 м.

Состав сообществ ветвистоусых в канавах изучался по фрагментам из верхнего слоя донных отложений и по планктонным пробам, бравшимся у берега канав с апреля по ноябрь 1968 г. и более редко в 1969 г. Поскольку карцинологический анализ донных отложений дает более полные результаты, приводим сначала данные, полученные этим методом (рис. 7).

Четко выявилось наличие двух комплексов — планктонного и придонного. В придонном комплексе доминируют *Chydorus sphaericus*, *Bapertura affinis*, *Ascorperus harpae*, *Alonella excisa*. Специфически болотные макротрициды *Acantholeberis* и *Strebloserus* присутствуют в небольшом относительном количестве. В планктонном комплексе доминируют *Ceriodaphnia quadrangula* и *Simocephalus vetula*.

Выявились значительные отличия фауны отдельных канав. Сильное преобладание видов придонного комплекса имело место в канавах I, III, XII, XIII. В канаве VII и особенно VIII в планктонном комплексе доминировала *Daphnia longispina*.

Это указывает на индивидуальность изолированных водоемов, в которых может складываться в аналогичных условиях заметно различное население.

Численность ветвистоусых в канавах заметно выше, чем в озере, однако довольно различна. По разной минимальной численности, выясненной

Т А Б Л И Ц А 1

Наибольшая численность ракообразных торфяных канав к озера Нарского в 1968 и 1969 гг. (особей/л)

Вид	Торфяные карьеры с численностью кладоцер		Вид	Торфяные карьеры с численностью кладоцер	
	не более 120	140—420		не более 120	140—420
<i>Acroperus harpae</i>	1,5	0,1	<i>Streblocerus ser-ricaudatus</i>	2	7
<i>Diapertura affinis</i>	0,2	0,02	<i>Daphnia longispina</i>	21	150
<i>A. guttata</i>	0,02	0	<i>Simosa vetula</i>	47	51
<i>Alonella excisa</i>	32	112	<i>Ceriodaphnia quad-rangula</i>	70	360
<i>Chydorus sphaericus</i>	55	122	<i>Scapholeberis mucronata</i>	33	54
<i>Eurycercus lamellatus</i>	0	0,02	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,4	1
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	1	1	<i>Polyphemus pediculus</i>	45	120
<i>Pleuroxus striatus</i>			<i>Cyclopoida</i>	20	68
<i>Acantholeberis curvirostris</i>	0,3	1	<i>Calanoida</i>	24	3
	0,5	6			

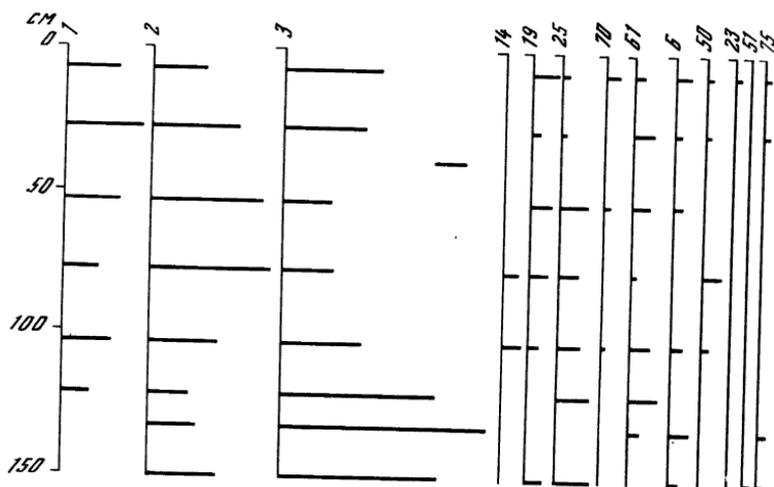
путем планктонных сборов в канавах, можно их разделить на две группы (табл. 1) — с большей (II, III, VIII, X, XII, XIV, XVI) и с меньшей (I, IV, VI, VII, IX, XI, XV) максимальной численностью. Такое положение было как в 1968, так и в 1969 г.

Индекс видового разнообразия сообщества Cladocera озера Нарского уменьшается в течение истории озера довольно однообразно, вне ясной связи с указанной переменной в соотношении видов.

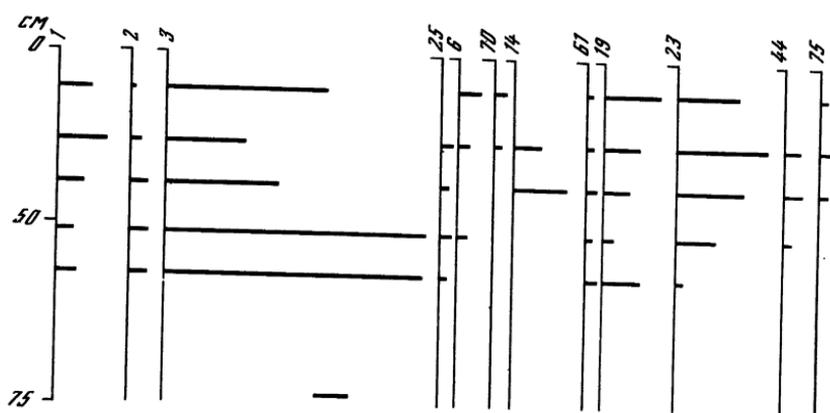
Для озера Ачит-нур пробы представляют горизонты отложений 0—228 см. В пробах с глубин отложений ниже 162,5 см фрагментов ветвистоусых не обнаружено. На протяжении дальнейшей истории сообщества представлено прежде всего *Diapertura affinis* и *Chydorus sphaericus*. С горизонта выше 127,5 см к ним присоединяется в значительном количестве босмина. Остальных кладоцер мало, лишь *Alonella nana* достигает 12%. Остальные виды присутствуют в количестве нескольких процентов.

В озере Дунд-нур фрагменты ветвистоусых найдены на всех горизонтах отложений от 0 до 182 см. Нижний горизонт, представленный пробами 157,5—182 см, содержит остатки сообщества с резким преобладанием *Chydorus sphaericus* — 89%. Наряду с этим видом присутствует незначительное количество четырех других видов.

В дальнейшем происходит последовательное уменьшение относительного количества хидоруса. Босмин всегда немного. Сравнительно много *Alonella nana*. Она появляется выше 157,5 см в количестве 2%, а за



Р и с. 29. Смена танатоценоза *Viaperturetum sphaerici*, оз. Ачит-нур, Монголия *affinis* танатоценозом: *Chydoretum*



Р и с. 30. Танатоценоз *Viaperturetum affinis*, оз. Хара-Ус-нур, Монголия

тем количество ее возрастает и остается большим, причем на глубину отложений 15–30 см приходится максимум 32%.

Количественно на глубине отложений 45–75 см остатков ветвистых значительно меньше, чем на других глубинах отложений.

Выше 30 см произошла коренная перестройка сообщества и образовался уникальный комплекс с преобладанием *Pleuroxus uncinatus*, не известный пока для других озер. Этот вид живет на открытой литорали (обычно заиленный песок, без зарослей), к которой строго приурочен. В комплексах ветвистых встречается часто, но как второстепенный вид, приуроченный к ограниченной литоральной нише.

Можно предположить, например, что несколько сот лет назад озеро было засыпано песком, в результате чего обмелело, и *Pleuroxus unci-*

natus смог развиваться на всей площади дна озера, получив, таким образом, преимущество перед остальными видами.

Для озера Хара-Ус-нур (рис. 30) полученные пробы представляют отложения 0—195 см. Сравнительно обильное количественное сообщество ветвистоусых имеется на горизонтах отложений 0—70 см. На горизонтах отложений 70—170 см фрагментов мало и подсчет затруднителен, видовой состав попадающих фрагментов тот же, что и в верхних слоях. На горизонте 170—195 см фрагментов кладоцер не обнаружено.

Относительное количество босмин и хидоруса на всех горизонтах невелико. Из этого следует, что озеро всегда было мелким. Преобладающие виды — *Vipertura affinis* и *Alonella excisa*.

Следует отметить присутствие видов, населяющих открытую литораль (т.е. заиленные пески без зарослей), а именно: *Pleuroxus uncinatus*, *Monospilus dispar* Sars, *Disparalona rostrata*. Их совокупное относительное обилие довольно заметно и достигает 8%. Наряду с ними имеется немного *Sida crystallina*, облигатно связанной с подводными высшими растениями.

ПОКАЗАТЕЛЬНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ КАРЦИНОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Карцинологический анализ выявляет отличия даже между очень похожими и расположенными рядом водоемами. На рис. 7 приведены данные для канав, вырытых на одном и том же торфянике размером около 15 x 200 x 2 м, расположенных параллельно друг другу с интервалами около 2 м на северном берегу Нарского озера. Видно присутствие в большинстве случаев танатоценоза *Ceriodaphnio-Chydoretum sphaerici*, однако канава VIII отличается наличием танатоценоза *Daphnio-Chydoretum sphaerici*. Отличия ценоза ветвистоусых в отдельных канавах указывают на индивидуальность изолированных водоемов, несмотря на сходство их ложа, положения, состава воды и стока.

Карцинологический анализ выясняет характерную для водоема в целом биоценотическую ситуацию, но, по-видимому, не выясняет ее видоизменения, складывающиеся в разных участках водоема под различными местными воздействиями. Так, не найдено отличий, возникающих в Ивановском водохранилище под воздействием сброса теплых вод ГРЭС (на рис. 8 станции расположены в порядке приближения к месту сброса теплых вод). Кроме диаграммы для всех *Cladocera* (рис. 8, А—Ж) выделен литоральный таксоценоз хидорид. Четких отличий не оказалось. В пробах, взятых из зарослей Ивановского водохранилища обычными гидробиологическими орудиями лова, встречалось много *Pleuroxus truncatus*. Однако, по данным карцинологического анализа донных отложений, его относительное количество незначительно. Это может быть связано с тем, что пробы живого материала могут приходиться на пятна, где *P. truncatus* особенно много. Другая возможность — худшая сохранность в грунте створок *P. truncatus*, чем у других хидорид. Ловы сетью и планктоночерпачем выявляли, что в Ивановском водохранилище *P. truncatus* принадлежит к ведущим видам в прибрежной зоне в августе (Мордухай-Болтовская, 1959).

Подобным образом часто встречается ассоциация *Sidetum Litynski*, 1922 с преобладанием *Sida crystallina*, в то время как в танатоценозах количество *Sida* невелико. Так, на рис. 15, 16 показано, что в грунте озера Глубокого обнаружен ясно выраженный танатоценоз *Bosminetum* (с *Diaphanosoma* и *Daphnia* на втором месте). В то же время в литорали озера Глубокого существует несомненный *Sidetum*, а в пелагиали преобладают дафнии и *Diaphanosoma* (численность босмин им уступает). Это указывает на существование литоральных биоценозов, не представленных преобладающими видами в танатоценозах.

Перечисленные выше ценозы могут быть рассмотрены в историческом аспекте. Тогда выясняется, что они представляют собой устойчивые группировки, существующие длительное время. Поэтому определение генезиса ценоза ветвистоусых может пролить свет на состояние водоема в ближайший период и, таким образом, служит одним из оснований прогноза биологических процессов.

Сообщества ветвистоусых могут быть использованы для характеристики состояния среды в соответствующий период. Показательное значение фрагментов животных, сохраняющихся в илах и торфах, для палеолимологии указал еще в 1927 г. в СССР Л.Л. Россолимо (1927). Достижения палеолимологии, включая результаты многих исследований развития сообществ ветвистоусых, суммированы в трудах симпозиума по палеолимологии (Freu, 1969).

В грунте сохраняются главным образом остатки хидорид и босминад, а также сидид и полифемид. Известны случаи, когда подавляющую часть объема донных отложений составляют хитиновые остатки ветвистоусых. Обзор основных направлений метода карцинологического анализа дал Н.Н. Смирнов (1971а).

Анализ остатков рачков может быть произведен в колонках грунта, взятых при бурении дна существующих или ископаемых озер. Такой анализ дает представление о развитии сообщества ракообразных и изменениях в бассейне озера; может быть, он также выполнен на пробах ила с поверхности дна; в последнем случае, как отмечено выше, такой анализ дает суммарное, причем весьма полное даже по одной пробе представление о структуре сообщества (Freu, 1958–1964; Mueller, 1964; Смирнов, 1971а). Н.В. Кордэ (1961) истолковывает возрастание остатков кладоцер при снижении относительного количества спикул губок в озере Сомино (Ярославская область) как указание на снижение проточности, зарастание и обмеление.

Суммируя данные по отдельным озерам, надо отметить случаи уменьшения относительного обилия *Bosmina*, что указывает на обмеление озер Неро (рис. 25), Даба-нур, Лагуна Де Петенксил.

В то же время имеются примеры возрастания относительного обилия босмин, указывающего на увеличение объема пелагиали озер и косвенно — на оводнение местности (озера Баян-нур и Хара-нур).

Хидориды образуют равновесные ассоциации, на что указывает характерное распределение величин относительного обилия — распределение типа 1, по Р. Мак Артуру, причем со временем наблюдаемое распределение приближается к расчетному (Goulden, 1964).

Адамска и Миккульский (Adamska, Mikulski, 1969) отмечают особую ценность анализа остатков ветвистоусых для типологии внутренних водоемов в биоценотическом смысле, поскольку они представляют сообщества литорали и пелагиали.

Путем исследования фрагментов из донных отложений можно избежать случайных пиков, неизбежно получаемых при взятии проб живого материала за счет неравномерного распределения видов во времени и пространстве. Исследование фрагментов животных в донных отложениях представляется эффективным методом, пополняющим стандартные бонитировочные и биопродукционные методы.

Список видов, характерных для данного водоема или природной зоны, меняется мало. Гораздо больше изменчивы и, как было показано выше, не случайны количественные соотношения видов. Поэтому для определения состояния среды особенно важен биоценотический подход, а индикаторное значение танатоценозов особенно велико.

Крупное значение в связи с проблемой сохранения природной среды человека должно иметь широкое применение карцинологического анализа верхних слоев донных отложений, отражающих изменения за исторический период, в том числе за последний период индустриализации и химизации. Такие исследования должны быть проведены на многочисленных озерах разных типов и зон, расположенных в участках разной степени антропогенного воздействия.

Состояние сообщества ветвистоусых может определяться типом озера, фазой развития сообщества, общеклиматическими условиями, зоогеографическими причинами, химизмом воды, геохимической провинцией, в которой находится бассейн озера, хозяйственными (антропогенными) изменениями в бассейне озера. Для выяснения индикаторного значения сообществ ветвистоусых в отношении хозяйственных воздействий необходимо дальнейшее изучение комплексов ветвистоусых в зависимости от других перечисленных выше причин.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИДОВ

Виды могут иметь индикаторное значение в силу биологических качеств, определяющих их обитание в определенных специфических условиях.

Виды рода *Bosmina* в танатоценозах могут быть доминантами (ценозообразователями), субдоминантами или принадлежать к третьестепенным видам. Доминирование босмин связано с преобладанием пелагиали при малом развитии прибрежных зарослей. *Bosmina coregoni* свойственна олиготрофной фазе развития озера, ее замещает *B. longirostris*, когда озеро становится эвтрофным (Goulden, 1964; 17–18, рис. 4). Такая же сукцессия установлена Хармсуорзом (Harmsworth, 1968) для озера Блехэм Тарн (Англия).

Замещение крупных *Eubosmina* (*E. coregoni*, *E. longispina*) мелкими *Bosmina longirostris* связывалось с селективным в отношении размера выеданием (например, *Chaoborus*) (Deevey, Deevey, 1971). Подвиды

Bosmina coregoni, по К. Паталасу (Patalas, 1971), характерны для озер разной трофии и располагаются в порядке перехода от олиготрофных к эвтрофным озерам следующим образом: *B. coregoni longispina*, *gibbera*, *crassicornis*, *kessleri*, *coregoni*, *thersites*. *Acroporus angustatus* в танатоценозах — третьестепенный вид. При сборе живого материала встречается редко.

Acroporus elongatus Sars в танатоценозах — третьестепенный вид. В биоценозе незаросшей литорали водохранилищ — один из преобладающих видов.

Acroporus harpae в танатоценозах — доминант (рис. 5), субдоминант или третьестепенный вид. Обычный компонент ныне живущей литоральной фауны кладоцер.

Alona quadrangularis в танатоценозах — третьестепенный вид. Обитатель илистого грунта *Alona rustica* Scott. По Флесснеру (Flossner, 1967), принадлежит к фауне зоны хвойных лесов, тогда как *A. costata* — к фауне зоны европейских лиственных смешанных лесов. По Хармсуорзу (Harmsworth, 1968), увеличение обилия *A. rustica* связано с заливом прибрежного сфагнома, так как она предпочитает кислые гуминовые воды.

Alona — мелкие виды. Из них в танатоценозах встречаются *Alona guttata*, *A. costata*, *A. rectangula*. По фрагментам они плохо различаются и обычно считаются вместе. Если попадают постабдомены, это значительно помогает определению видов. Зарослевые формы.

Alonella excisa в танатоценозах доминант — оз. Хара-Ус-нур (рис. 20) или третьестепенный вид. Обычный компонент ныне живущей зарослевой фауны кладоцер.

Alonella papa в танатоценозах — второстепенный вид. В некоторых случаях относительное обилие достигает довольно больших величин (до 22% — рис. 12). Было отмечено значительное количество (до 9%) на глубине 13–13,5 м в озере Оттерштедском (H. Müller, 1970). В ряде случаев много *A. papa* встречено вместе с доминантом *Diapertura affinis* в соответствующие периоды развития озера Нарского (Московская область), озера Ачит-нур (Монголия), озера Блелхэм Тарн (Великобритания) (рис. 2, 19). В Дании *A. papa* живет при низкой щелочности воды (Harmsworth and Whiteside, 1968). А. Мяземтс (1961a) указал для *A. papa* диапазон pH 4–9.

Diapertura affinis — в танатоценозах доминант или может присутствовать в меньших количествах. В ныне живущей фауне — обычный литоральный вид. *Diapertura intermedia*. В танатоценозах — третьестепенный вид.

Alona monacantha в танатоценозах, по известным данным, доминант (Goulden, 1966) или третьестепенный вид.

Camptocercus rectirostris в водохранилищах, т.е. в водоемах с условно нарушенным естественным равновесием, временами достигает большой доли в ценозах. Например, в Рыбинском водохранилище он составлял от численности всех хидорид летом на незаросшей литорали 29%, в зарослях гречихи 9% (Смирнов, 1971б, табл. 18, 19).

В танатоценозах — доминант (в одном случае — озеро Воймежное) или третьестепенный вид. В начальный период формирования ценоза ветвистоусых может быть субдоминантом, достигая 20%.

Обычный, но не преобладающий количественно вид литоральной фауны кладоцер.

Chydorus piger в танатоценозах — доминант (в одном случае — озеро Буйр-нур) или третьестепенный вид. Уайт-сайд (Whiteside, 1970) отметил большую численность *Ch. piger* в период с неустойчивыми условиями в озере.

При сборе и исследовании живого материала встречается редко, однако в озере Байкал найден в больших количествах (Смирнов, 1971).

Chydorus sphaericus в танатоценозах доминант, субдоминант или третьестепенный вид. В биоценозе может принадлежать и массовым видам. Повсеместно распространенный вид. Живет как в литорали (где его больше), так и в пелагиали, где его развитие связано с массовым появлением водорослей, сбивающихся в комочки, доставляющие необходимый ему субстрат и пищу.

Disparalona rostrata в танатоценозах — третьестепенный вид. В биоценозе открытой литорали водохранилищ — один из преобладающих видов.

Eurycecus sp. sp. в танатоценозах доминант (*Eurycecus* cf. *macrocapthus*) или третьестепенный вид (по численности фрагментов).

Graptoleberis testudinaria в танатоценозах — доминант или третьестепенный вид.

В зарослевых биоценозах обычный, но не первостепенный компонент. Приурочен к зарослям подводных растений с мелкими листьями (Fryer, 1968).

Leydigia leydigi, *L. acanthocercooides* в танатоценозах — третьестепенный вид.

Обитают в илстом грунте.

Monospilus dispar. в танатоценозах — третьестепенный вид. Обитатель открытой литорали — заиленных песков вне зарослей.

Oxurella tenuicaudis (Sars). В танатоценозах найдена в начальный период формирования сообщества ветвистоусых в озере Хара-нур.

Pleuroxus truncatus. В танатоценозах — третьестепенный вид. Обитатель зарослей, где может встречаться в больших количествах (до 45% в Рыбинском водохранилище — Смирнов, 1971б, табл. 18, до 17,5% в озере Глубоком).

Pleuroxus uncinatus в танатоценозах — доминант (озеро Дунд-нур) или третьестепенный вид. В биоценозе открытой литорали водохранилищ — один из преобладающих видов.

Daphnia. В пелагических биоценозах виды *Daphnia* — основной компонент. Несмотря на то что следовало ожидать большого количества их остатков и в танатоценозах, *Daphnia* обнаружены в качестве доминанта лишь в поверхностных отложениях (Канавы VIII, у озера Карского, рис. 7).

По всей вероятности, остатки *Daphniidae* не полностью сохраняются в илах или, будучи тонкими, преобразуются до неузнаваемости.

Sida crystallina в танатоценозах — третьестепенный вид. Обитатель зарослей. Сопоставление небольшого количества *Sida crystallina* в танатоценозах и общеизвестного обилия ее в участках литорали, приведшее

к выделению биоценологических ассоциаций Sidetum Litynski, 1922 и Sedion Sramek—Husek, 1941, выясняет ее небольшое место в среднемноголетней продукции.

Diaphanosoma и Holopedium встречаются чаще всего в виде коготков. В планктоне это обычные компоненты, причем Holopedium свойственнее более северным широтам.

Polyphemidae. Встречается немного Polyphemus pediculus, а в крупных водохранилищах Bythotrephes.

Следует отметить, что накопление в донных отложениях хитина свидетельствует о том, что так называемый круговорот веществ в биологических системах отсутствует, поскольку значительное количество органического вещества выводится из этих систем на протяжении всего времени их существования.

В связи с проблемой сохранения природной среды представили бы крупный интерес широкие исследования верхних слоев донных отложений, отражающих изменение за последний период индустриализации и химизации.

Такие исследования должны быть проведены на многочисленных озерах разных типов и зон, расположенных в участках разной степени антропогенного влияния.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ОСТАТКОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ ЕВРАЗИИ

Ветвистоусые ракообразные составляют один из основных компонентов литоральных и пелагических сообществ внутренних водоемов. В виде фрагментов они в изобилии присутствуют в донных отложениях. В донных отложениях озер на них приходится большинство остатков животных. В составе пищи рыб ветвистоусые также встречаются часто, но их определение затруднено из-за отсутствия определителя фрагментов, подобного разработанному для веслоногих (Боруцкий, 1960).

Экзоскелет ветвистоусых распадается на следующие фрагменты (рис. 32): головной щит; створки, постабдомен; коготок, антеннула; остальные части не всегда поддаются определению — мандибула, членики антенны, части торакальных конечностей. Всего в отложениях представлено около 200 видов ветвистоусых. Если принять, что определению до вида поддаются пять основных видов фрагментов, то общее число определяемых фрагментов составит тысячу. В данном случае определительные таблицы составлены для значительно меньшего количества (видов Евразии). Практически чаще всего приходится иметь дело примерно с четырьмя десятками видов (т.е. с 200 фрагментами).

Названные числа несколько возрастают за счет фрагментов самцов и уродливых особей, а также за счет частой встречаемости фрагментов скелета не целиком, а в виде различных кусков. Подсчитываются как единицы любые определяемые кусочки. Если несколько частей скелета встречено вместе (т.е. скелетные части не распались, что облегчает определение), такие сочетания подсчитываются за единицу.

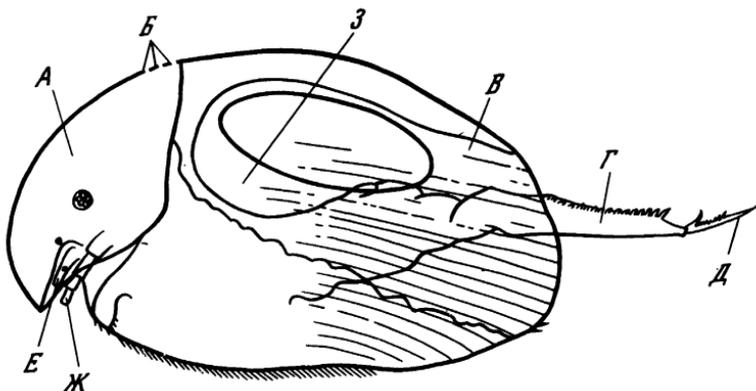


Рис. 31. Части экзоскелета ветвистоусого ракообразного (хидорида *Camptocercus*)
 А — головной щит; Б — головные поры; В — створка; Г — постабдомен; Д — коготок; Е — антеннула; Ж — антенна; З — эфипсиум

Определительные таблицы построены по фрагментам самок. Если определение приводит не к видам, а родам или группам видов, следует принимать во внимание другие категории фрагментов и обращаться к сводкам, содержащим детальные морфологические данные. Имеются случаи, когда невозможно определить фрагмент, например, это относится к постабдоменам *Viapertura affinis* и *Alona quadrangularis*. Если эти виды присутствуют вместе, приходится подсчитывать все такие постабдомены, а затем присоединять их к видовым подсчетам в процентном отношении головных щитов этих видов.

Размерный диапазон фрагментов ветвистоусых составляет от нескольких десятков микрон (коготки мелких видов) до нескольких миллиметров (створки *Eugucegus*).

Упомянутые препараты хранятся в Зоологическом музее Московского государственного университета.

Головной щит (рис. 32–39).

Головные щиты Chydoridae и Bosminidae составляют ведущий объект, по которому возможно определение видовой принадлежности и, следовательно, выполнение карцинологического анализа. Эта возможность появилась вследствие опубликования Д. Фраем (1959) сводки с изображениями головных щитов и головных пор наиболее распространенных видов хидорид, а затем головных щитов и головных пор босмин Д. Фраем, К. Гоулденом, В. Кожинком (Frey, Goulden, 1963; Korinek, 1971).

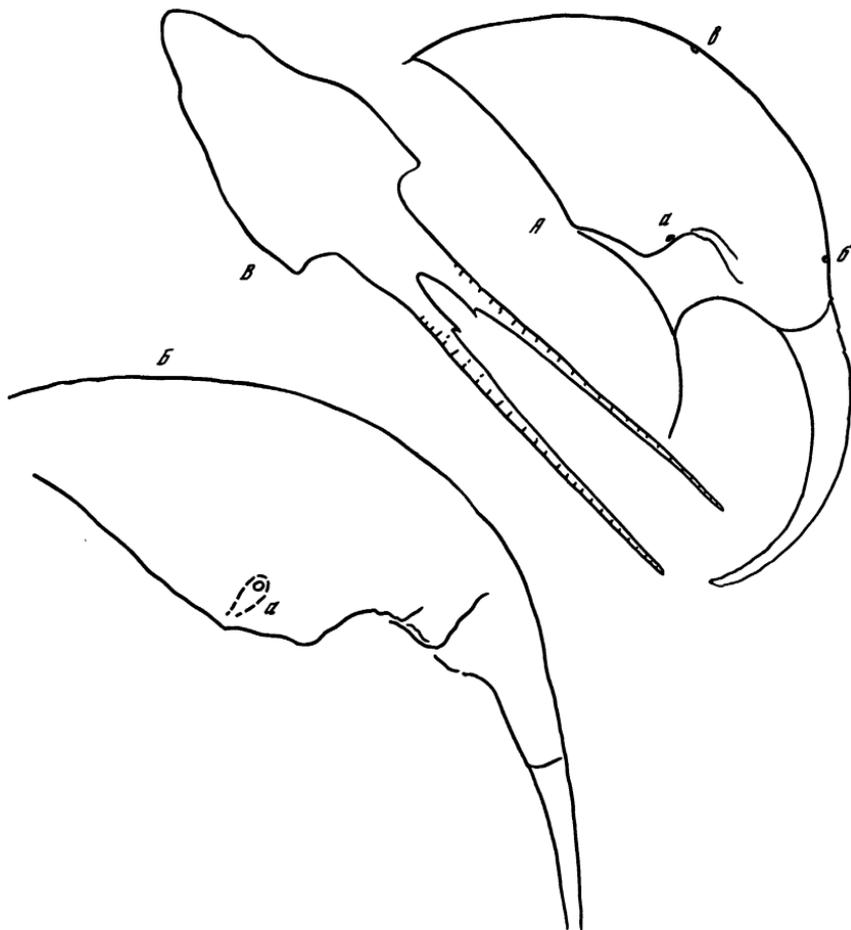
Встречаются целые головные щиты и их обломки. Размерный диапазон головных щитов от 100 мк до 1 мм.

В определительной таблице в случаях предполагаемого ограниченного распространения или эндемичности указано современное географическое распространение.

Приведены справочные рисунки формы головных щитов дафний (см. рис. 39).

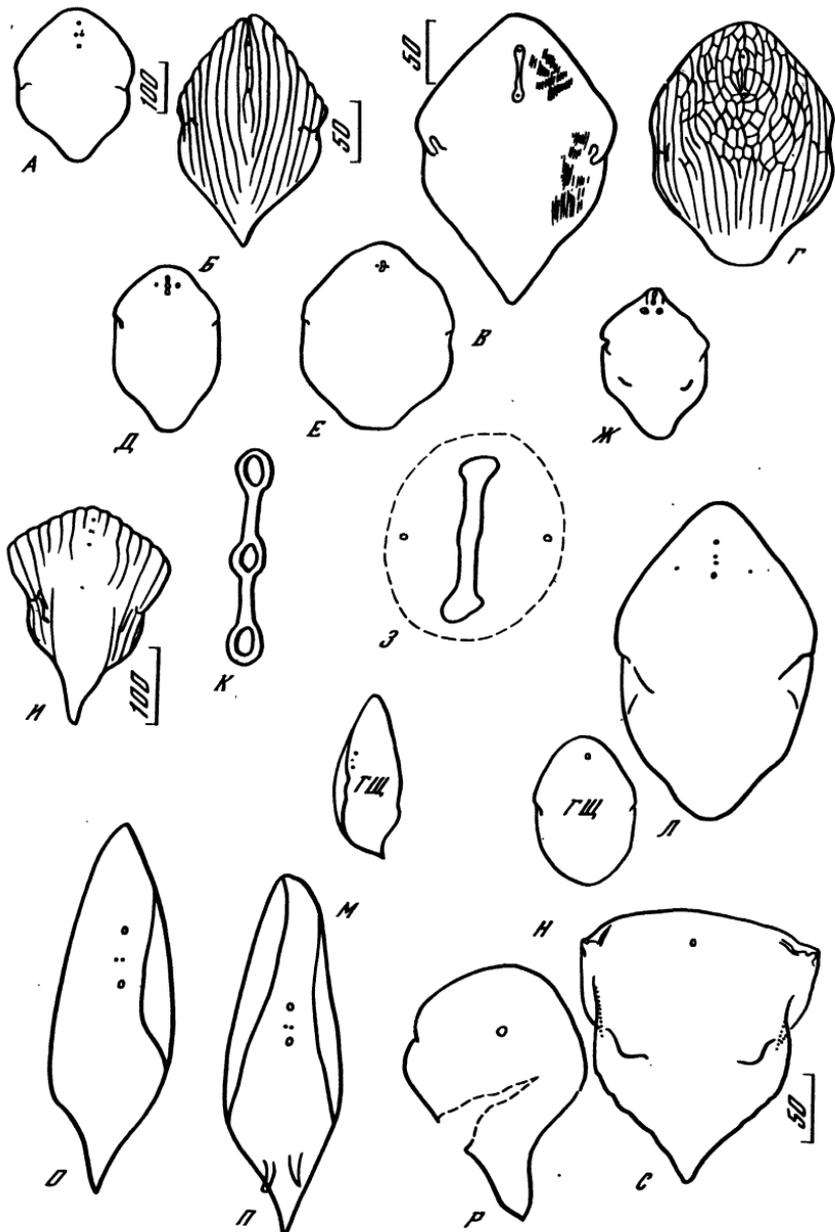
ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕТВИСТОУСЫХ
РАКООБРАЗНЫХ ЕВРАЗИИ ПО ГОЛОВНЫМ ЩИТАМ

- 1(2) Головные щиты, слитые с антеннулами (или присутствуют слитые с головным щитом основания антеннул), головные поры занимают латеральное положение. По средней продольной оси головного щита могут быть малые поры (рис. 32)
 *Vosmina* sp. sp.
- 2(1) Головные щиты, не слитые с основаниями антеннул, с головными порами у средней продольной оси головного щита.
- 3(13) Головной щит с одной главной головной порой.



Р и с. 32. Головные щиты *Vosmina*

а — латеральная пора; б — фронтальная пора; в — медиальная пора; А — *Vosmina longirostris*, вид сбоку (по Kofínek, 1971); *Vosmina coregoni*, вид сбоку (по Goulden and Frey, 1963); В — *Vosmina coregoni coregoni*, вид сверху (по Lilljeborg, 1900., Tab. XLV, 4).



Р и с. 33. Головные щиты хидорид

A — *Dunhevedia crassa*; Б — *Alonella nana*, В — *Alonella excisa*; Г — *Alonella exigua*; Д — *Alona rustica*; Е — *Tretocephala ambigua*; Ж — *Biapertura pseudoverrucosa* (no DeCosta, 1964); И — *Disparalona rostrata*; К — *Alona davidi*; *Oxyurella tenuicaudis* (no Frey, 1960); М — *Pleuroxus truncatus truncatus*; Н — *Indialona ganapati* (no Petkovski, 1966); О — *Pleuroxus aduncus*; П — *Pleuroxus similis*; Р — *Dadaya macrops*; С — *Monospilus dispar* (А, Б, В, Г, И, С — Frey, 1962)

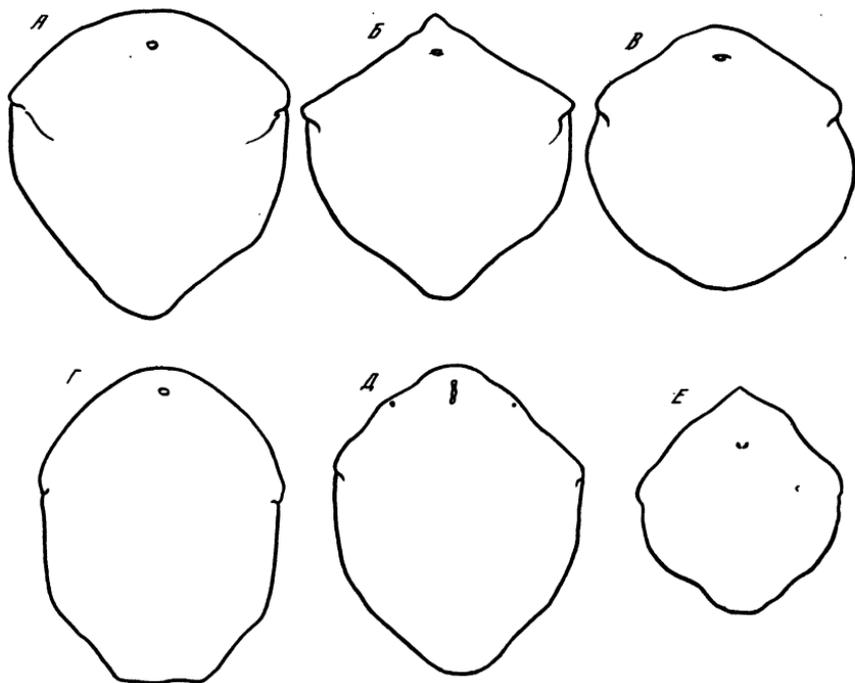
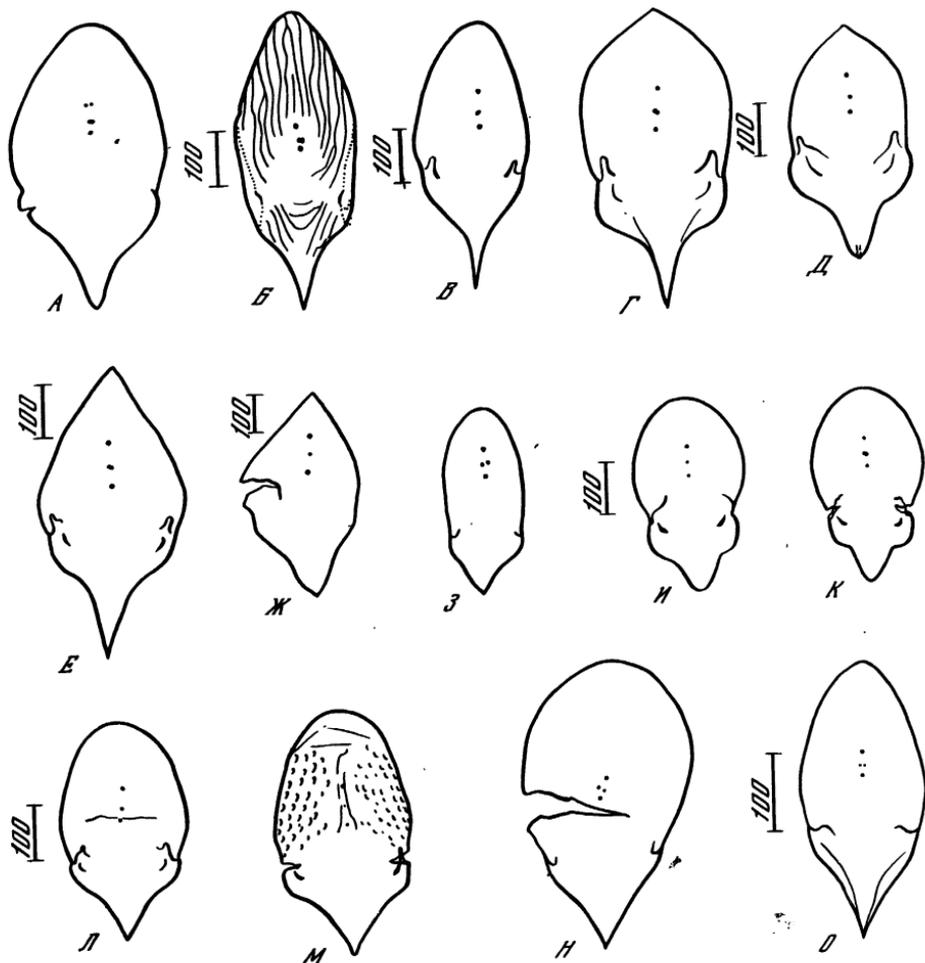


Рис. 34. Головные щиты хидорид

A — *Eurycercus glacialis*; Б — *Eurycercus lamellatus*; В — *Eurycercus macracanthus*; *Euryalona orientalis*; Г — *Acroperus elongatus* (no Frey, 1962); E — *Indialona globulosa* (A, Б, В — Frey, 1973, Г, E, — Frey, 1967)

- 4(5) Головной щит с сужающимся, а затем обрубленным передним краем и широко округлым задним краем (рис. 33) *Monospilus dispar* Sars, 1862.
- 5(4) Головной щит с округлым, заостренным или прямым передним краем.
- 6(11) Головной щит с округлым или прямым передним краем.
- 7(8) Головной щит овальный, маленький, его передний край широко округлый (рис. 33) *Indialona ganapati* Petkovski, 1966. Современное распространение: Индия.
- 8(7) Головной щит с прямым передним краем.
- 9(10) Задний край головного щита широко округлый. *Euryalona* sp. sp. Современное распространение: пантропическое.
- 10(9) Задний край головного щита заостренный. Головная пора в виде двух хитинизированных полукружий (рис. 34) *Indialona globulosa* (Daday, 1898) (syn. *Alona globulosa* Daday, 1898). Современное распространение: пантропическое.
- 11(6) Головной щит с заостренным передним краем *Dadaya macrops* (Daday, 1898). Современное распространение: пантропическое.



Р и с. 35. Головные щиты Chydorinae (Frey, 1962)

А — *Pleuroxus striatus*; Б — *Pleuroxus denticulatus*, В — *Pleuroxus laevis*, Г — *Pleuroxus uncinatus* ♀; Д — *Pleuroxus uncinatus* ♂; Е — *Pleuroxus trigonellus* ♀; Ж — *Pleuroxus trigonellus* ♂; З — *Chydorus eurynotus eurynotus* (Смирнов, 1971); И, К — *Chydorus piger*; Л, М — *Chydorus sphaericus*; Н — *Chydorus sphaericus caelatus*; О — *Pseudochydorus globosus*

- 12(3) Головной щит с одной главной головной порой и прижатыми к ней малыми порами, или главных головных пор 2–3.
- 13(18) Имеются одна главная головная пора и прижатые к ней по бокам малые поры (рис. 34).
- 14(15) Главная головная пора круглая
 *Eurycercus glacialis* Lilljeborg, 1887.
 Современное распространение: Арктическая подобласть местами на севере Западной Европы.
- 15(14) Главная головная пора поперечно-овальная.

- 16(17) Задний край головного щита вытянутый (рис. 34)
 *Eurycercus lamellatus* O.F. Müller, 1785*.
- 17(16) Задний край головного щита широко округлый (рис. 34)
 *Eurycercus macranthus* Frey, 1973.
 Современное распространение: восток Азии.
- 18(13) Главных головных пор 2 или 3.
- 19(62) Главных головных пор 2.
- 20(51) Главные головные поры отдельные.
- 21(50) Малые головные поры между главными, расположение малых пор поперечное.
- 22(37) Расстояние от задней поры до заднего края головного щита больше расстояния между главными порами.
- 23(30) Расстояние от вершины рострума до заднего конца форникса (свободного края головного щита до места его соединения со створкой) немного меньше расстояния от заднего конца форникса до заднего конца головного щита. Рострум сравнительно длинный.
- 24(24) Вершина рострума с заметным крючком. Задний край головного щита угловатый (рис. 35) *Pleuroxus uncinatus* Baird, 1850.
- 25(24) Вершина рострума заостренная, без крючка.
- 26(27) Задний край головного щита ясно угловатый.
 *Pleuroxus trigonellus* (O.F. Müller, 1785)
- 27(26) Задний край головного щита округлый.
- 28(29) Рострум узкий, вытянутый. *Pleuroxus laevis* Sars, 1862.
- 29(28) Рострум сравнительно короткий. Есть вид с округлым передним краем головного щита прочие *Pleuroxus* sp. sp. (включая *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820), *Pleuroxus striatus* Schoedler, 1858, *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller, 1785)).
- 30(23) Расстояние от вершины рострума до заднего края форникса много меньше расстояния от заднего конца форникса до заднего края головного щита. Рострум сравнительно короткий.
- 31(36) Роstralная часть головного щита без гребней.
- 32(35) Рострум острый.
- 33(34) Головной щит сравнительно неширокий *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), *Chydorus eurynotus* Sars, 1901. Современное распространение: *Ch. sphaericus* — повсеместно, *Ch. eurynotus* — пантропическое.
- 34(33) Головной щит сравнительно широкий *Chydorus gibbus* Sars, 1891.
- 35(32) Рострум тупой (у самок; учесть наличие тупого рострума у самок *Chydorus sphaericus*). *Chydorus piger* Sars, 1862**.
- 36(31) Роstralная часть головного щита с гребнями, параллельными краям рострума *Pseudochydorus globosus* (Baird, 1843).
- 37(22) Расстояние от задней поры до заднего края головного щита меньше расстояния между главными порами.

* У Н.В. Кордэ (1953, фиг. 3–10) "*Alona affinis*".

** У Н.В. Кордэ (1953), фиг. 3–16) "Головной щит *Chydorus sphaericus* в придавленном состоянии".

- 38(43) Головные поры отодвинуты от заднего края головного щита.
- 39(42) Рostrум тупой.
- 40(41) Рostrум тупой и широкий *Dunhevedia crassa* King, 1853.
- 41(40) Рostrум тупой и узкий *Dunhevedia serrata* Daday, 1898.
- 42(39) Рostrум заостренный *Anchistropus* sp.
Палеарктический вид — *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862.
- 43(38) Головные поры вблизи заднего края головного щита.
- 44(49) Головной щит с тупым или коротким рostrумом.
- 45(46) Головной щит с мелкими частыми штрихами. Рostrум заостренный *Alonella excisa* (Fischer, 1854).
- 46(45) Головной щит без мелких частых штрихов.
- 47(48) Рostrум заостренный, не вытянутый. *Alonella nana* (Baird, 1850).
- 48(47) Рostrум тупой. *Alonella exigua* (Lilleborg, 1853).
- 49(44) Рostrум удлинненный. Задний край головного щита широкий, своеобразный (рис. 33) *Disparalona rostrata* (Koch, 1841).
- 50(21) Малые поры между главными, расположены друг за другом вдоль продольной оси. Имеются также малые поры, расположенные латерально от главных. *Oxurella* sp. sp.
- 51(20) Главные головные поры соединяющиеся.
- 52(59) Поры связаны узким соединением (рис. 36).
- 53(56) Задний край головного щита угловатый.
- 54(55) Угол заднего края головного щита прямой (рис. 36, 37)
. *Viapertura affinis* (Leydig, 1860).
- 55(54) Угол заднего края головного щита острый (рис. 37)
. *Viapertura affinis dentata* (Werestschagin, 1911).
- 56(53) Задний край головного щита округлый.
- 57(58) Задний край головного щита округлый, но не вдавленный
. *Viapertura intermedia* (Sars, 1862).
- 58(57) Задний край головного щита округлый, с несколько вдавленной вершиной *Viapertura karua* (King, 1853).
Современное распространение: южнее 40° с.ш.
- 59(52) Поры связаны широким соединением.
- 60(61) Передний и задний края головного щита тупые
. *Tretosephala ambigua* (Lilleborg, 1900).
- 61(60) Передний край головного щита вытянут в длинный рostrум.
Задний край головного щита суженный и оттянутый (рис. 38)
. *Rhynchotalona falcata* (Sars, 1862).
- 62(19) Главных головных пор 3.
- 63(76) Малые поры на умеренном расстоянии от главных.
- 64(75) Передний край головного щита тупой.
- 65(74) Передний край головного щита тупой, со слегка оттянутой вершиной.
- 66(71) Малые поры, отступя от главных.
- 67(68) Задний край головного щита угловатый
. *Alona quadrangularis* (O.F. Müller, 1785).
- 68(67) Задний край головного щита округлый.
- 69(70) Малые поры в поперечных хитиновых складках.
. *Alona costata* Sars, 1862.

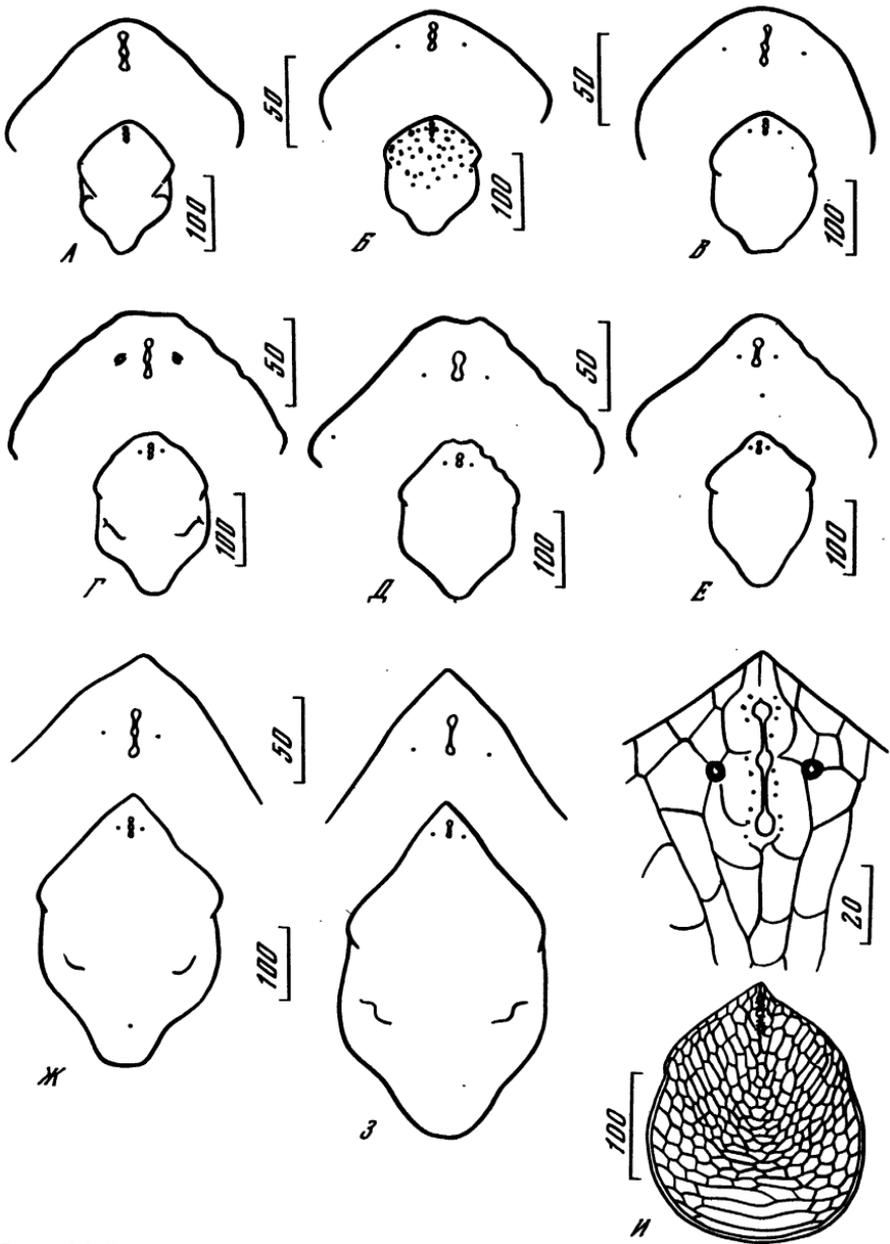
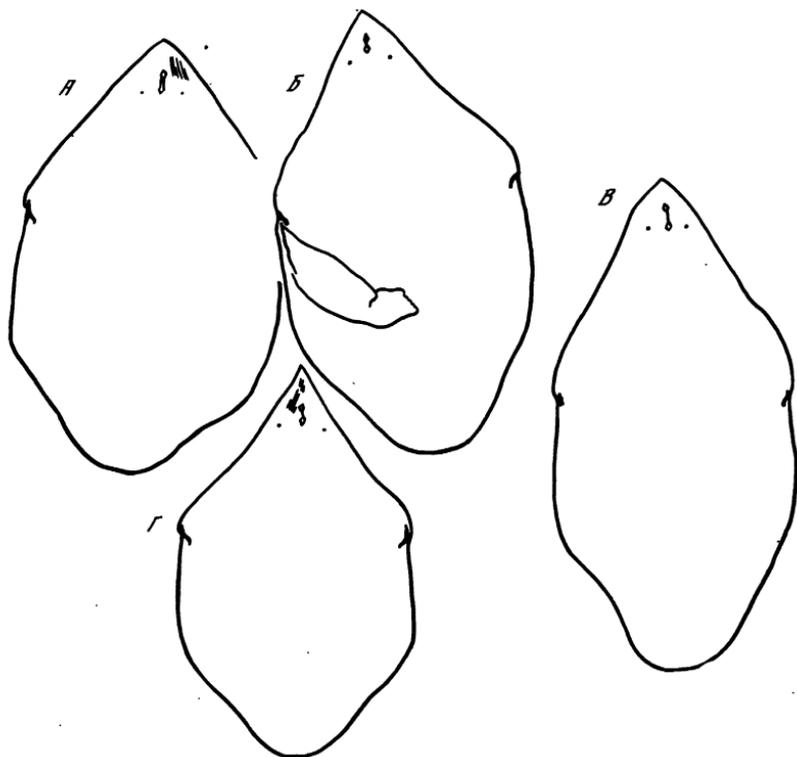


Рис. 36. Головные щиты Aloninae (Frey, 1962)

А — *Alona guttata*; Б — *Alona guttata tuberculata*; В — *Alona rectangulara*; Г — *Alona costata*; Д — *Biapertura karua*; Е — *Biapertura intermedia*; Ж — *Alona quadrangularis*; З — *Biapertura affinis*; И — *Graptoleberis testudinaria*



Р и с. 37. Головные щиты *Viapertura affinis*

А — канава у оз. Нарское (Московская область); Б — оз. Лебяжье (Алтайский край 2243); В — оз. Глубокое; Г — *V. affinis dentata* (оз. Тэтэктэрэ, 18 км от Арылыха, бассейн р. Кольмы между Ср. Кольымском и Зырянкой)

- 70(69) Малые поры в виде малозаметных точек
 *Alona guttata* Sars, 1862. *Alona rectangula*, Sars, 1862.
- 71(63) Малые поры очень близки к главным.
- 72(71) Головные поры не отграничены от головного щита.
 *Leydigia leydigi* (Schoedler, 1863).
- 73(72) Головные поры отграничены от головного щита.
 *Leydigia acanthocercoides* (Fischer, 1854).
- 74(65) Передний край головного щита равномерно широко округлый,
 задний край угловатый
 *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851).
- 75(64) Передний край головного щита с заостренным ростром
 *Kurzia* sp. sp.
- 76(63) Малые головные поры далеко от главных пор, близко к краю го-
 ловного щита.
- 77(80) Расстояние от вершины роstrума до заднего конца форникса
 больше расстояния от заднего конца форникса до заднего края го-
 ловного щита.

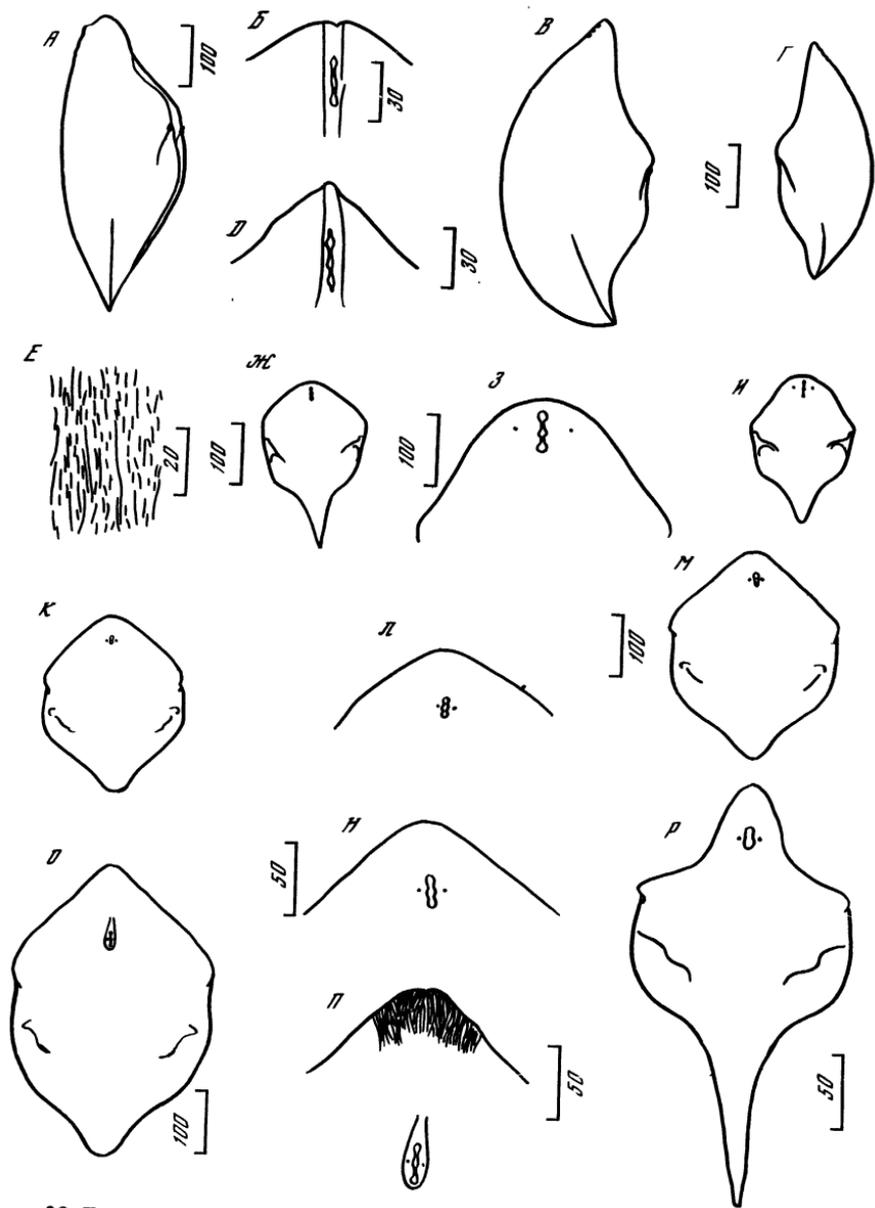
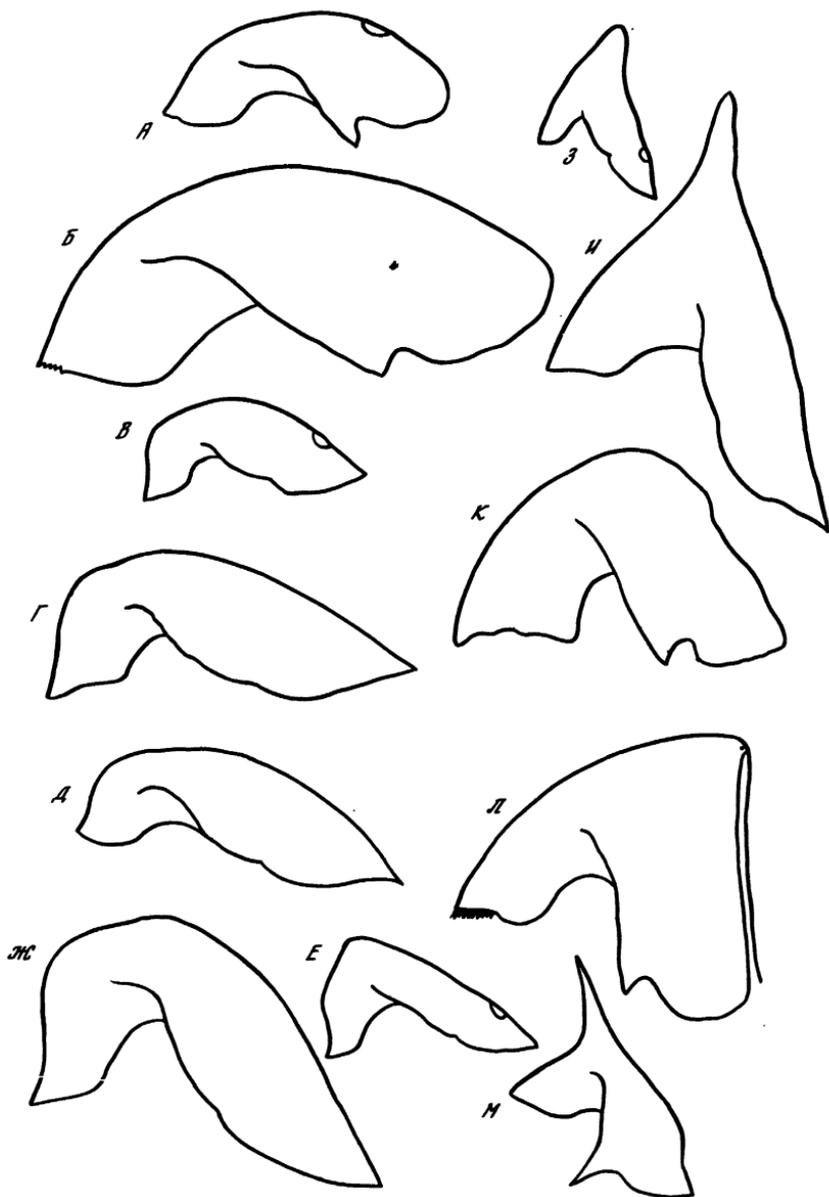


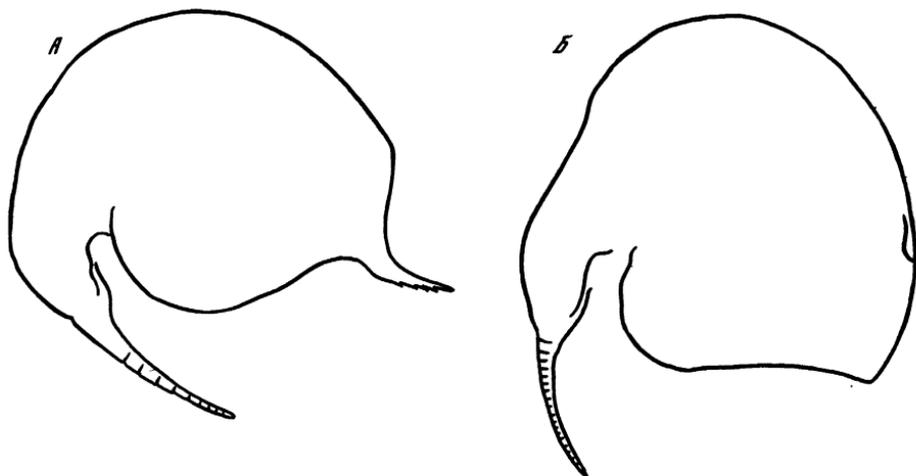
Рис. 38. Головные щиты Aloninae (Frey, 1962)

А, Б, В - *Camptocercus rectirostris*; Г, Д, Е - *Acroperus harpae*; Ж, З - *Kurzia latissima* ♀; И - *Kurzia latissima* ♂; К - Н - *Leydigia leydigi*; О, П - *Leydigia acanthocercoides*; Р - *Rhynchotalona falcata*



Р и с. 39. Головные щиты *Daphnia* (Наак, 1918)

А — *Daphnia magna*, I возраст; Б — *D. magna*, IV возраст; В — *D. pulex*, I возраст; Г — *D. pulex*, IV возраст; Д — *D. obtusa*, IV возраст; Е — *D. galeata*, I возраст; Ж — *D. galeata*; З — *D. cucullata*, I возраст; И — *D. cucullata*; К — *D. carinata*; Л — *D. barbata*; М — *D. lumholtzi*



Р и с. 40. *Bosmina* (Liljeborg, 1900)

А — *B. longispina* (Taf. XXXIX-1); Б — *B. coregoni* (Taf. XLIV-6)

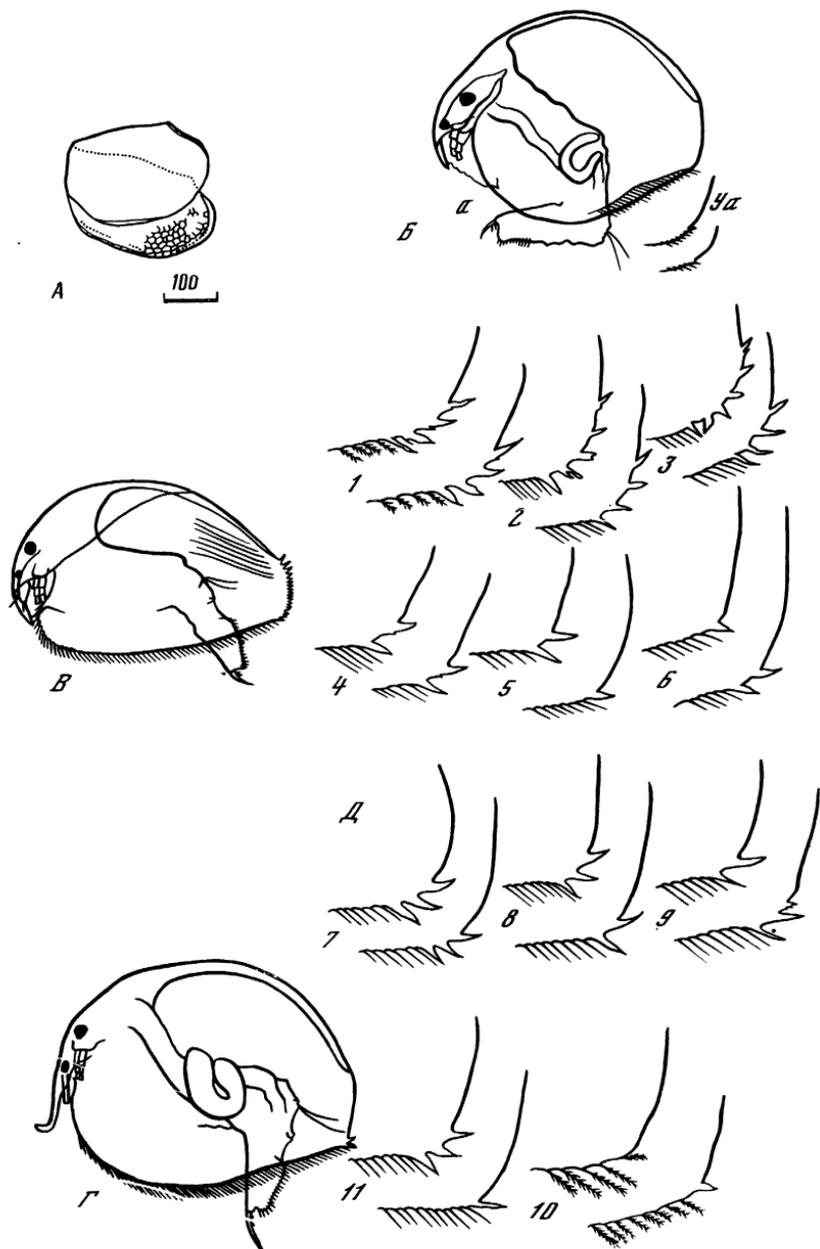
- 78 (79) Головной щит без киля *Acroperus elongatus* (Sars, 1862).
 79 (78) Головной щит с килем. *Acroperus harpae* (Baird, 1843)
 и прочие виды *Acroperus*.
 80 (77) Расстояние от вершины роострума до заднего конца форникса
 равно расстоянию от заднего конца форникса до заднего края
 головного щита. *Camptocercus* sp. sp.
 Створка (рис. 40—48).

Определение видовой принадлежности по створке может быть выполнено на основе формы створок, наличия и характеру зубцов и в меньшей степени по скульптуре поверхности. Размерный диапазон створок от нескольких сот микрон до нескольких миллиметров.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕТВИСТОУСЫХ ПО СТВОРКАМ

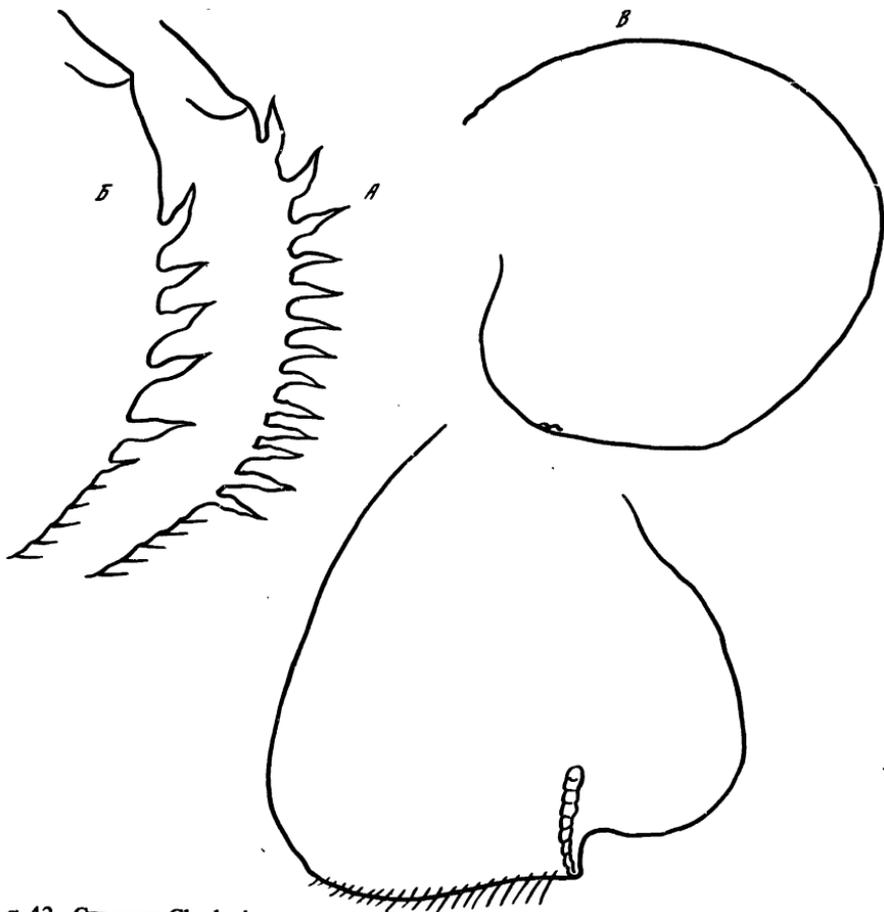
- 1 (70) Створка без вырезки и зубца в средней части вентральной стороны.
- 2 (69) Створка без латеральных роговидных выростов.
- 3 (6) Задне-нижний угол створки вытянут в шиповидный вырост или этот угол прямоугольный, иногда он округлый. Створка у особей даже одного вида сильно изменчива.
- 4 (5) Нарезки на вентральной стороне выроста задне-нижнего угла створки (рис. 40) *Bosmina* Baird, 1845 —
 подрод *Bosmina* s.str. Baird, 1845.

Современное распространение подрода — повсеместное; подрод *Eubosmina* Seligo, 1900, современное распространение подрода — Голарктика; подрод *Sinobosmina* Lueder, 1957, современное распространение подрода — Восточная Азия.



Р и с. 41. Варьирование зубцов створок Chydoridae

А – створки *Chydorus sphaericus* (Frey, 1958); Б – *Chydorus barroisi barroisi*; В – *Pleuroxus truncatus*; Г – *Pleuroxus uncinatus*; Д – варьирование зубцов створок



Р и с. 42. Створки Chydorinae

А — обычные зубы заднего края правой створки *Pleuroxus truncatus* (оз. Лебединое, Алтайский край); Б — исключительное снижение числа зубов заднего края створки *Pleuroxus truncatus* — левая створка той же особи; В — *Chydorus parvus* (Fryer, 1957); Г — *Anchistropus emarginatus*

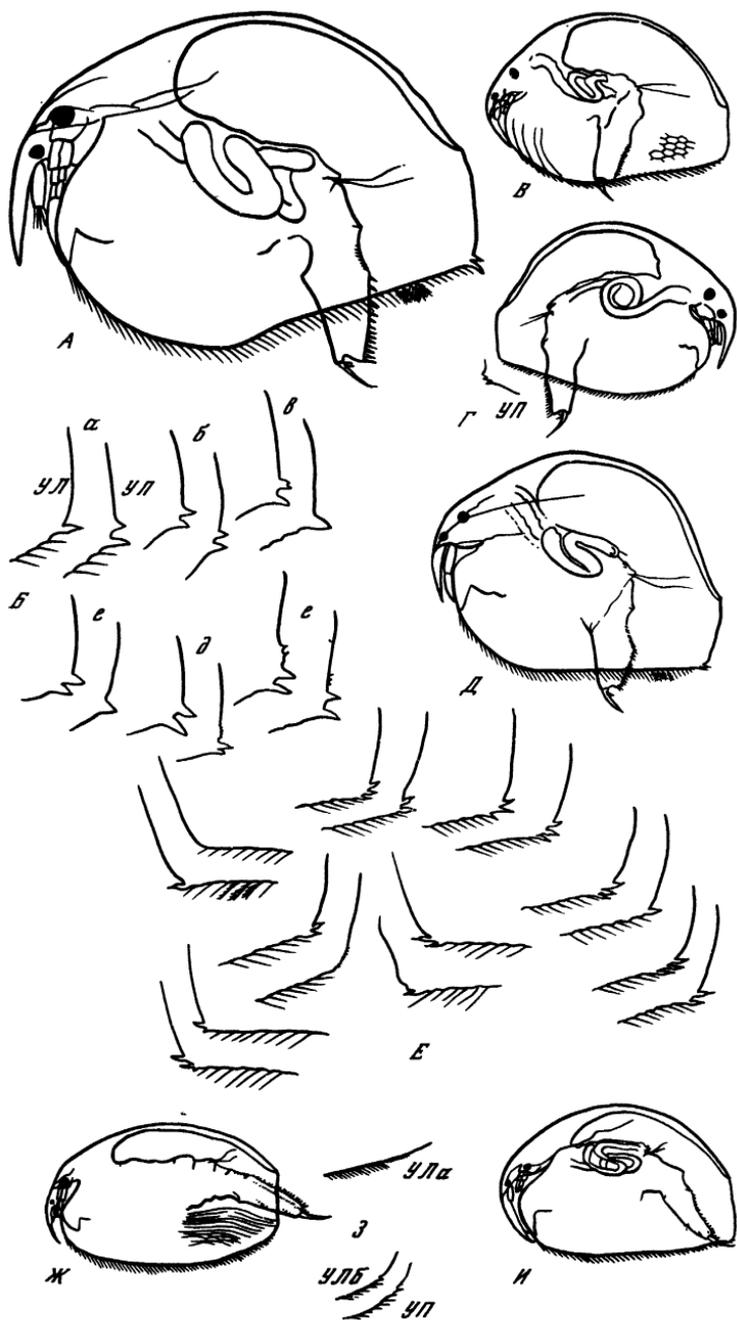
- 5(4) Нарезки на дорзальной стороне выроста задне-нижнего угла створки *Bosmina* — подрод *Neobosmina* Lieder, 1957. Современное распространение подрода — Индонезия, Австралия, Африка, Северная и Южная Америка.
- 6(3) Створка округлая или овальная, ее задне-нижний угол не вытянут в шиповидный вырост.
- 7(14) Створка круглая, в задней половине вентрального края створки щетинки отходят от внутренней стороны створки, отступя от ее края.
- 8(9) Створка круглая с зубцом на задне-нижнем углу (рис. 41) (есть популяции без такого зубца) *Chydorus barroisi* (Richard, 1894).



Р и с. 43. *Pleuroxus uncinatus polyodontus*

А — створка; Б — зубцы задне-нижнего угла створок; В — постабдомен

- 9(8) Створка круглая, без зубцов на задне-нижнем углу.
 10(13) Створка без бугорков на внутренней стороне переднего края.
 11(12) Створка мало хитинизированная, светло-бурая
 *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785)
 и другие виды *Chydorus*.
 12(11) Створка сильно хитинизированная, желто-коричневая
 *Pseudochydorus globosus* (Baird, 1843).
 13(10) Створка с бугорками на внутренней стороне переднего края
 (рис. 43). *Chydorus parvus* Daday, 1898.
 14(7) Створка удлинённая.
 15(16) Створка с зубцами по заднему краю, обычно их 11—20.
 *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller, 1785).
 16(15) Створка с зубцами на задне-нижнем углу или без них.
 17(40) Створка с прямо срезанным задним краем.
 18(30) Створка с зубцами, в среднем для популяции несколькими, на
 задне-нижнем углу.
 19(39) Створка высокая.
 20(23) Зубцы задне-нижнего края створки развитые, их вершины на-
 правлены в общем назад или вверх. На некоторых зубцах могут
 присутствовать дополнительные зубчики.
 21(22) Зубцов 0—6 (обычно 2—4), не переходящих на заднюю сторону
 створки *Pleuroxus uncinatus uncinatus* Baird, 1850.
 Современное распространение — Палеарктика.



Р и с. 44. *Pleuroxus*

А — *P. trigonellus*; Б — зубы задне-нижнего угла створок *P. trigonellus*; В — *P. denticulatus*; Г — *P. similis*; Д — *P. aduncus*; Е — его зубы; Ж — *P. striatus*; З — зубы задне-нижнего угла створок *P. striatus*; И — *P. laevis*

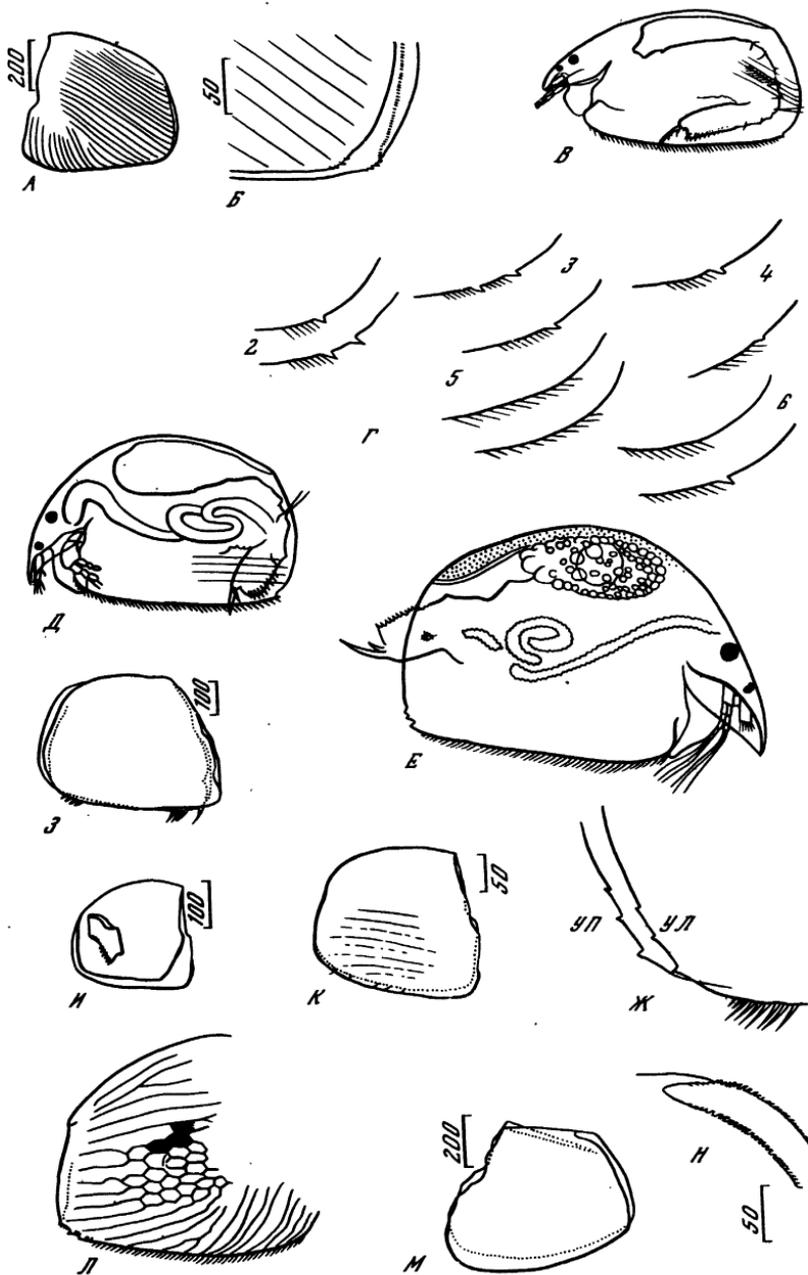
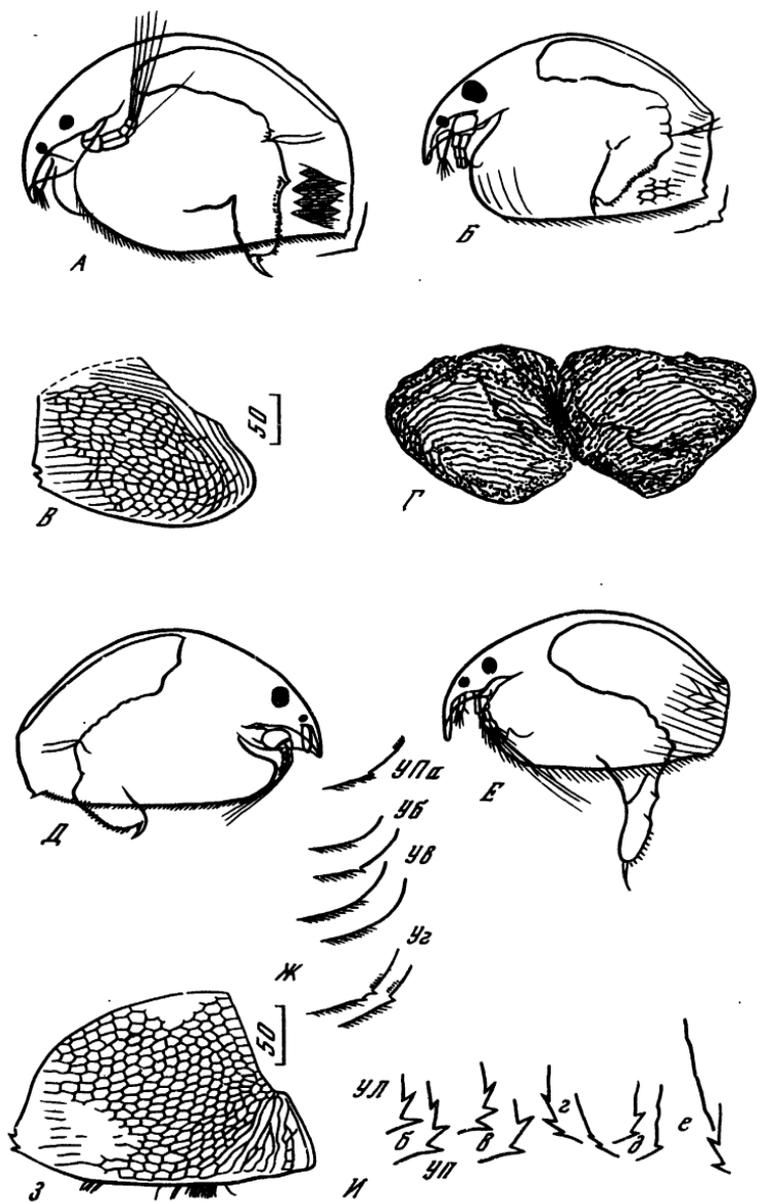


Рис. 45. Створки хидорид

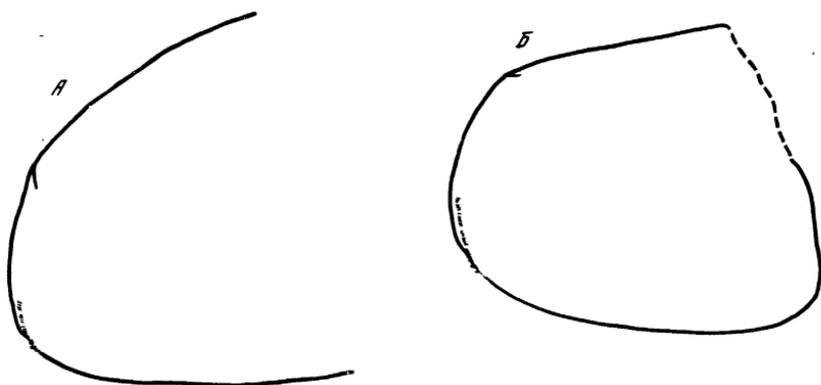
А, Б — *Acroperus harpae*; В — *Acroperus elongatus*; Г — варьирование зубцов задне-нижнего угла ее створок; Д — *Alona monacantha*; Е, Ж — *Alona protzi*; З — *Biapertura affinis*; И — *Alona guttata*; К — *Alona rectangula*; Л — *Biapertura karua*; М, Н — *Eurycercus* (А, Б, З, И, К, М, Н — Frey, 1958)



Р и с. 46. Створки Aloninae

А — *Alonella excisa*; Б — *Alonella exigua*; В — *Alonella exigua* (Frey, 1958); Г — *Alonella papa* (Frey, 1962); Д — *Dunhevedia crassa*; Е — *Disparalona rostrata*; Ж — варьирование зубов задне-нижнего угла ее створок; З — *Graptoleberis testudinaria* (Frey, 1958); И — варьирование зубов задне-нижнего угла ее створок

- 22(21) Зубцов до 7, переходящих на нижнюю половину заднего края створки (рис. 43)
 *Pleuroxus uncinatus polyodontus* (N.N. Smirnov, 1977)
 (Смирнов, 1977; 1971, рис. 252 Р, уЛ (*Pleuroxus procurvus*)).
 Препараты; МГУ, ♀ (из р. Печоры) 2086, МГУ (фрагменты самок из Монголии) 2691, 2692.
 Головной щит, характерный для *P. uncinatus*, с крючковидным рострумом. Распространение: на периферии ареала—самка из р. Печоры, фрагменты самок из Монголии, озеро Цаган-нур, на глубинах дочных отложений 50—75 см, 125—150 см, 275—300 см, 312,5—325 см.
- 23(20) Зубцы задне-нижнего угла створки менее развитые, их вершины направлены в общем назад или вниз.
- 24(25) Зубцы короткие с широким основанием, направленные назад или вниз (рис. 44) *Pleuroxus trigonellus* (O.F. Müller, 1785); *Pleuroxus denticulatus* Birge, 1879. Современное распространение: повсеместное в тропических и умеренных широтах; *Pleuroxus similis* Vavra, 1900. Современное распространение: юг Евразии, Австралия, Чили.
- 25(24) Зубцы разнообразной формы, мелкие.
- 26(27) Зубцы в типичном случае суженные у основания и направленные назад, их число 0—3 *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820).
- 27(26) Зубцы мало обособленные, часть их представляет скорее волнистость задне-нижнего угла створки.
- 28(29) Створка с мелкой продольной штриховкой в многоугольниках (рис. 45). Зубцы задне-нижнего угла створки с тупой вершиной *Alonella excisa* (Fischer, 1854).
- 29(28) Створка без мелкой штриховки
 *Alonella exigua* (Lilljeborg, 1900).
- 30(18) На задне-нижнем углу створки зубец реже встречается 0—1—2.
- 31(38) Зубец сдвинут вперед.
- 32(37) Зубец короткий.
- 33(36) Створка не вогнутая слегка, в задней части дорзальной стороны.
- 34(35) Створка хитинизированная угловатая, с продольными, местами соединяющимися линиями *Pleuroxus striatus* Schoedler, 1858.
- 35(34) Створка тонкая *Pleuroxus laevis* Sars, 1862.
- 36(33) Створка слегка вдавленная в задней части дорзальной стороны. Зубчик обычно один *Disparalona rostrata* (Koch, 1841).
- 37(32) Зубец тонкий и довольно длинный *Dunhevedia* sp. sp.
- 38(31) Зубец на задне-нижнем углу створки не сдвинут вперед. Створка с линиями, направленными спереди — снизу, назад — вверх. Щетинки отходят от вентрального края створки на всем его протяжении *Alonella nana* (Baird, 1850).
- 39(19) Створка низкая, сильно ретикулированная, ее вентральный край прямой *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851).
- 40(17) Створка с дугообразным задним краем.
- 41(64) Створка не сильно удлиненная.
- 42(55) Задне-нижний угол створки с зубцами.

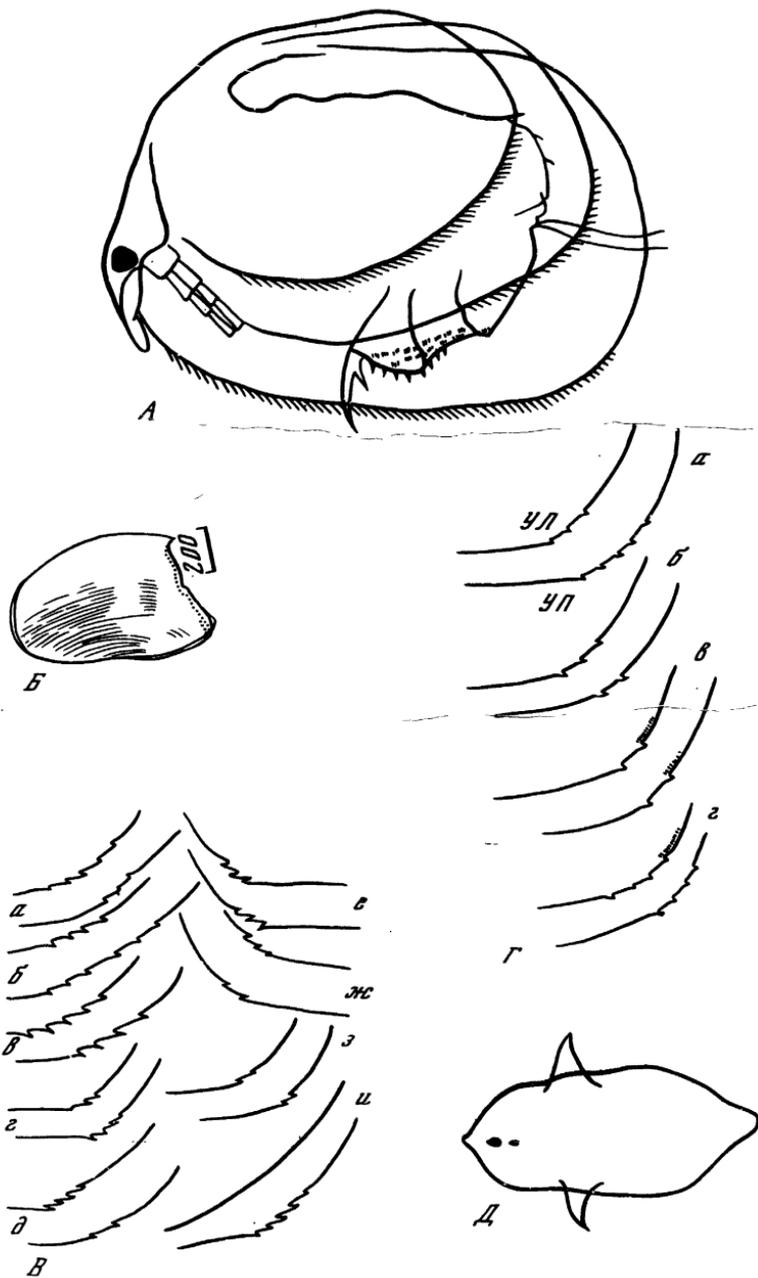


Р и с 47. Створки *Viapertura affinis dentata* (левые)

А — преп. 2544—2; Б — преп. 2544—1

- 43 (48) Створка с одним зубцом (редко с двумя или без них) .
- 44 (47) Створки с продольными линиями.
- 45 (46) Между линиями мелкие штрихи (рис. 46) *Acroperus elongatus* (Sars, 1862) .
- 46 (45) Створка без мелкой штриховки *Alona monacantha monacantha* Sars, 1901 .
- 47 (44) Створка с многоугольниками *Viapertura affinis dentata* (Werestschagin, 1911) .
- 48 (43) Створка с несколькими зубцами.
- 49 (54) Зубцы не расставленные.
- 50 (53) Створка с линиями.
- 51 (52) Створка с продольными линиями *Alona monacantha tridentata* St ingelin, 1905 .
- 52 (51) Створка с характерными расходящимися линиями, в передней части параллельными переднему краю створки, в средней части направленными спереди—сверху Зубцы мелкие, нерегулярные вниз—назад *Acroperus Naegae* (Baird, 1834*) или другие виды
- 53 (50) Створка с неясной ретикуляцией *Alona protz i* Hartwig, 1900 .
Современное распространение: Европа.
- 54 (49) Зубцы расставленные. Створка с многоугольниками, внутри которых мелкая продольная штриховка *Viapertura karua* (King, 1853) .
Современное распространение: повсеместное в тропических южных широтах.
- 55 (41) Задне-нижний угол створки без зубцов.
- 56 (63) Створка крупная или средней величины.
- 57 (58) Створка крупная *Eurycercus* sp. sp.
- 58 (57) Створка средней величины.

* у Н. В. Кордэ (1953) "*Alona affinis*" (рис. 3—8) .



Р и с. 48. Створки хидорид

А — *Monospilus dispar*; Б — *Camptocercus rectirostris* (Freu, 1958); В — варьирование зубов задне-нижнего угла его створок; Г — варьирование зубов задне-нижнего угла створок *Camptocercus Illjeborgi*; Д — *Pleuroxus ramirensis* (Верещагин, 1922.)

- 59 (62) Створка умеренной высоты.
- 60 (61) Створка с многоугольниками и мелкой штриховкой в них
 *Viapertura affinis ornata* (Stingelin, 1895).
- 61 (60) Створка без мелкой штриховки *Alona* sp. sp., *Kurzia* sp. sp.,
Viapertura sp. sp., *Tretocephala* sp. sp., *Oxyurella* sp. sp., *Koz-*
howia sp. sp. (озеро Байкал), *Euryalona* sp. sp., *Indialona* sp. sp.
- 62 (59) Створка высокая *Leydigia* sp. sp.
- 63 (56) Створка маленькая, с короткими щетинками по вентральной
 стороне (рис. 48) *Monospilus dispar* Sars, 1862.
- 64 (41) Створка сильно удлинённая.
- 65 (68) Задне-нижний угол створки с зубцами.
- 66 (67) Зубчики, переходящие друг в друга (рис. 48, В)
 *Camptocercus rectirostris* Schoeder, 1862.
- 67 (66) Зубчики расставленные (рис. 48, Г)
 *Camptocercus lilljeborgi* Schoedler, 1862.
 Современное распространение: Голарктическая область. *Campto-*
cercus fennicus Stenroos, 1898. Современное распространение:
 север Евразии.
- 68 (65) Задне-нижний угол створки без зубцов *Camptocercus*.
- 69 (2) Створка с латеральными роговидными выростами, без глубоких
 ясей (рис. 49, Д) . . . *Pletoxus pamirensis* (Werestschagin, 1923).
 Современное распространение: Памир.
- 70 (1) Створка с выемкой и зубцом в средней части ее вентральной
 стороны (рис. 42) *Anchistropus* sp. sp.
 Палеарктический вид: *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Донные отложения озер представляют собой уникальный природный объект, накапливающий в определенной хронологической последовательности и с сохранением количественных соотношений остатки многих компонентов биоценозов, в том числе ветвистоусых ракообразных. Анализ их остатков (карцинологический анализ) дает возможность изучения одного из основных гидробиологических вопросов — становления, развития и разрушения сообществ. На основании изучения остатков в колонках грунта из ряда озер Монголии и европейской части СССР указано несколько ценозов ветвистоусых ракообразных. Описано развитие ценоза ветвистоусых ряда озер, указаны особенности начальных стадий развития сообщества ветвистоусых, пути его развития и возможные сукцессии различных ценозов. Указано преимущественное значение биоэкологического подхода для индикации состояния природной среды. Приводятся определительные таблицы ветвистоусых по головным щитам и створкам.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров Б.М.* К познанию малых озер Южной Карелии в типологическом и гидробиологическом отношении. — Труды Карельск. отд. Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, 1967, т. 5, вып. , с. 246—526.
- Боруцкий Е.В.* Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в киш. чниках рыб. М., Изд-во АН СССР, 1960, 218 с.
- Виппер П.Б., Дорофеев Н.И., Метельцева Е.П., Соколовская В.Т., Шулия К.С.* Опыт реконструкции растительности Западной и Центральной Монголии в голоцене на основе изучения донных отложений пресных озер. — В кн.: Структура и динамика основных экосистем МНР. М., "Наука", 1976, с. 35—59.
- Воронков Н.* Протокол рекогносцировочного исследования Полецкого озера, произведенного Гидробиологической станцией на Глубоком озере. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1910, т. III, с. 15—21.
- Воронков Н., Троицкий В.* Съемка Глубокого озера. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1907, т. II, с. 5—21.
- Гильзен К.К.* Исследование образцов грунта озера Глубокого в Московской губернии, Рузском уезде. — Труды Гидробиол. станции на Глубоком озере, 1912, т. IV, с. 20—41.
- Гордеева-Перцева Л.И., Гордеева Л.Н.* Основные особенности распределения зоопланктона в озерах Карелии. — Труды Карельск. отд. Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, 1967, т. V, вып. 1, с. 40—148.
- Калниня З.К.* Зоопланктон 55 озер восточной части Латвийской ССР. — Труды Карельск. отд. Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, 1967, т. V, вып. 1, с. 134—139.
- Кордэ Н.В.* Методика биологического анализа донных отложений. — В кн.: Методика изучения сапропелевых отложений, вып. 1. М., Изд-во АН СССР, 1953, с. 176—207.
- Кордэ Н.В.* О биостратификации и типологии русских сапропелей. Автореф. докт. дис. М., 1959.
- Кордэ Н.В.* Биостратификация и типология русских сапропелей. М., Изд-во АН СССР, 1960, 220 с.
- Кордэ Н.В.* История изучения голоценовых озерных отложений в СССР. Вопросы голоцена. Вильнюс, 1961.
- Кордэ Н.В., Горлова Р.Н., Смирнов Н.Н., Смирнова В.М.* Донные отложения озерных водоемов как отображение их режима в настоящем и прошлом. — В кн.: Крутооборот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, "Наука", 1975, с. 199—205.
- Ласточкин Д.А.* Ассоциация животного населения береговой области Переславльско-го (Плещеева) озера. — Изв. Иваново-Вознесенск. политехн. ин-та, 1930, т. XVII, с. 3—99.
- Лензо А.П.* Применение биологического анализа грунтов в прудовом рыбоводстве. — Рыбное хоз-во, № 2, 1976, с. 24—26.
- Мордухай-Болговская Э.Д.* Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955—1956 гг. — Труды Ин-та биол. водохранилищ, 1959, т. 1 (4), с. 161—175.
- Мязметс А.Х.* Ветвистоусые (Cladocera) Эстонской ССР. Автореф. канд. дис. Тарту, 1961б.
- Предтеченский В.Е.* Руководство по клиническим лабораторным исследованиям. М., Медгиз, 1960, 963 с.
- Россолимо Л.Л.* Атлас остатков животных организмов в торфах и сапропелях. М., 1927, 48 с.
- Русакова С.А.* Характеристика зоопланктона вендорско-вохтозарских озер. — Труды Карельск. отд. Гос. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, 1967, т. V, вып. 1, с. 183—191.
- Смирнов Н.Н.* Карцинологический анализ: итоги и перспективы. — Природа, 1971а, № 9, с. 84—88.

- Смирнов Н.Н.* Chydoridae фауны мира. – В кн.: Фауна СССР. Нов. сер., № 101. Ракообразные, т. 1, вып. 2. Л., "Наука", 1971б.
- [*Смирнов Н.Н.*] *Smirnov N.N.* Fauna of the USSR. Crustacea, 1974, v. 1, N 2. New Series, N 101. Chydoridae. 1–644.
- Смирнов Н.Н.* Биологический анализ отложений озер. – В кн.: История биогеоценозов СССР в голоцене. М., "Наука", 1976а.
- Смирнов Н.Н.* К исторической биоценологии ветвистоусых ракообразных. – Экология, 1976б, № 6, с. 56–62.
- Смирнов Н.Н.* Новый подвид *Pleuroxus* (Chydoridae, Cladocera) из Монголии. – Зоол. журн., 1977, т. 56, № 4, с. 634–635.
- Сукачев В.И.* Материалы к изучению болот и торфяников озерной области. – Избр. труды, т. 2. Л., "Наука", 1973.
- Adamaska A., Mikulski J.S.* Cladoceran remains in the superficial sediments of lakes as a typological factor. – *Zeszyty naukowe Uniwersitetu Mikolaja Kopernika w Toruniu, nauki matematyczno-przyrodnicze, reszyt 25, Prace Stacji Limnologicznej w Hawe*, 1969, N 5, 41–48.
- De Costa J.* Latitudinal distribution of Chydorid Cladocera in the Mississippi Valley, based on their remains in surficial lake sediments. – *Invest. Indiana Lakes and Streams*, 1964, v. 6, p. 65–101.
- De Costa J.* Species diversity of chydorid fossil communities in the Mississippi valley. – *Hydrobiologia*, 1968a, v. 32, fasc. 3–4, p. 497–512.
- De Costa J.* The history of the chydorid (Cladocera) community of a small lake in the Wind River Mountains, Wyoming U.S.A. – *Arch. Hydrobiol.*, 1968b, Bd. 64, N 4, S. 400–425.
- Deevey E.S. jr.* Cladoceran populations of Rogers Lake, Connecticut, during late – and postglacial time. – *Mitt. Intern. Verein. Limnol.*, 1969, Bd. 17, S. 56–63.
- Deevey E.S. jr., Deevey G.B.* The American species of *Eudosmina* Seligo (Crustacea, Cladocera). – *Limnol. and Oceanogr.*, 1971, v. 16, N 2, p. 201, 218.
- Deevey G.B., Deevey E.S.* The American species of *Eubosmina* Seligo. – *Trans. Amer. Microscop. Soc.*, 1971, v. 90, p. 1–118.
- Flössner D.* *Alona rustica* Scott and *Alona costata* Sars (Cladocera, Chydoridae). Zur Kenntnis der Morphologie und ökologie liner Zwillingsart. – *Limnologica*, 1967, Bd 5, N 3, s. 441–446.
- Flössner D.* Kiemen und Blattfüsser, Branchiopoda. Fischläuse, Branchiura. – *Tierwelt Deut.*, 1972, Bd. 00, T.S. 501.
- Frey D.G.* The late-glacial cladoceran fauna of small lake. – *Arch. Hydrobiol.*, 1958, Bd 54, 1/2, S. 209–275.
- Frey D.G.* The taxonomie and phylogenetic signidcance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera). – *Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1959, Bd 44, H. 1, p. 27–50.
- Frey D.G.* The ecological significance of cladoceran remains in lake sediments. – *Ecology*, 1960a, N 41, p. 785–790.
- Frey D.G.* On the occurrence of cladoceran remains in lake sediments. – *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1960b, v. 46, p. 917–920.
- Frey D.G.* Developmental history of Schleinsee. – *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 1961, Bd. 14, T. 1, S. 271–278.
- Frey D.G.* Supplement to: The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera). – *Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1962a, Bd. 47, H. 4, S. 603–609.
- Frey D.G.* Cladocera from the Eemian interglacial of Denmark. – *J. Paleontol.*, 1962b, N 36, p. 1133–1154.
- Frey D.G.* Paleolimnology of freshwater lakes. – *Japan. Soc. Limnol.*, 1962c, v. 23, N 3–4, p. 145–146.
- Frey D.G.* Remains of animals in quaternary lake and bog sediments and their interpretation. – *Arch. Hydrobiol., Beih., Ergebn. Limnol.*, 1964, N 2, S. 1–114.
- Frey D.G.* Cladocera in space and time. Symposium on Crustacea at Ernakulam. India, 1967.
- Frey D.G.* The rationale of paleolimnology. – *Mitt. Intern. Verein. Limnol.*, 1969, Bd. 17, S. 7–18.

- Frey D.G.* Paleolimnology. – Mitt. Intern. Verein. Limnol., 1974, N 20, S. 95–123.
- Freyer G.* Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology. – Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1968, v. 254, N 795, p. 221–385.
- Goulden C.E.* The history of the Cladoceran fauna of Eathwaite Water (England) and its limnological significance. – Arch. Hydrobiol., 1964, Bd. 60, N 1, S. 1–52.
- Goulden C.E.* The animal microfossils. – In: The history of Laguna de Petenxil. – Mem. Conn. Acad. Arts and Sci., 1966a, v. 17, p. 84–120.
- Goulden C.E.* La aquada de Santa Ana Vieja: an interpretative study of the Cladoceran microfossils. – Arch. Hydrobiol., 1966b, Bd 62, № 2, S. 373–484.
- Goulden C.E.* Interpretative studies of cladoceran microfossils in lake sediments. – Mitt. Intern. Verein. Limnol., Sympos. Paleolimnol., 1969a, N 17, S. 43–55.
- Goulden C.E.* Developmental phases of the biocenosis. – Proc. Nat. Acad. Sci., 1969b, v. 62, N 4, p. 1066–1073.
- Goulden C.E., Frey D.G.* The occurrence and significance of lateral head pores in the genus *Bosmina* (Cladocera). – Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1963, Bd. 48, H 3, S. 513–522.
- Harmsworth R.* The developmental history of Blelham Tarn (England) as shown by animal microfossils, with special reference to the Cladocera. – Ecol. Monogr., 1968, v. 38, p. 223–241.
- Harmsworth R., Whiteside M.C.* Relation of Cladoceran remains in lake sediments to primary productivity of lakes. – Ecology, 1968, v. 49, N 5, p. 998–1000.
- Horie Sh.* Paleolimnology of Lake Biwa and the Japanese pleistocene, 1972, 93 p.
- Horie Sh. (Ed.)*, Paleolimnology of Lake Biwa and the Japanese pleistocene. 2nd ed., 1974, 288 p.
- Hofmann W.* Zur taxonomie und Palökologie subfossiler Chironomiden (Dipt.) in Seesedimenten. – Arch. Hydrobiol., 1971a, Bd 6, N 1–11, 50 S.
- Hofmann W.* Die postglaziale Entwicklung der Chironomiden und Chaoborus. – Fauna (Dipt.) des Schönlsees. – Arch. Hydrobiol., 1971b, Suppl., 40, 1/2, s. 1–74.
- Hrbáček J.* On the possibility of estimating predation pressure and nutrition level of populations of *Daphnia* (Crust., Cladoc.) from their remains in sediments. – Mitt. Intern. Verein. Limnol., 1969, Bd 17, s. 269–274.
- Kadota S.* A quantitative study of microfossils in the core sample from Lake Biwa-Ko. – Japan. J. Limnol., 1973, v. 34, p. 103–110.
- Kadota S.* A quantitative study of microfossils in 200-meter core sample from Lake Biwa. – In: Paleolimnology of Lake Biwa and the Japanese Pleistocene. Second issue. 1974, p. 236–288.
- Korde N.W. [Kopča H.B.]*. Der See Narskoje in Gegenwart und Vergangenheit als Komponente der umliegenden Landschaft. – Verh. Intern. Verein. Limnol., 1972, Bd 18, 2, S. 1075–1082.
- Kořínek V.* Comparative studies of head pores in the genus *Bosmina* Baird (Crustacea, Cladocera). – Věst. Českosl. společnosti zool., 1971, t. 35, N 4, p. 275–296.
- Litynski A.* Jezioro Wigry jako zbiorowisko fauny planktonowej. – Prace Stacji hydrobiol na Wigrach Inst. im. M. Nenckiego, I, 1, 1922.
- Mackenthum K.M.* Fertilization and algal in Lake Sebasticook, Main. Technical services program. Federal Water Pollution Control Administration. U.S. Govt. Dept of the Interior, U.S. Govt Printing Office. Washington, D.C., 1966, p. 1–124.
- Mäeäms A. [Mäeäms A.]*. Eesti vesikirbuliste (Cladocera) ökoloogiast ja fenoloogiast. – Hydrobioloogilised uurimused. 1961a. v. 11, p. 108–158.
- Megard R.O.* A chemical technique for disarticulating the exoskeletons of Chydorid Cladocera. – Crustaceana, 1965, v. 9, pt. 2, p. 208–210.
- Megard R.O.* Late Quaternary Cladocera of Lake Zeribar, Western Iran. – Ecology, 1967, v. 48, N 2, p. 179–189.
- Mikulski J.S., Adamska A.* Limnological postglacial history of a lake of complicated origin. – Verh. Intern. Verein. Limnol., 1972, Bd 18, S. 1056–1062.
- Müller H.* Ökologische Veränderungen im Otterstedter See im Laufe der Nacheiszeit. – Ber. Naturhist. Ges. Hannover, 1970, Bd 114, S. 33–47.
- Mueller W.P.* The distribution of Cladoceran remains in surficial sediments from three Northern Indiana lakes. – Invest. Indiana Lakes and Streams, 1964, v. 6, p. 1–63.

- Patalas K.* The crustacean plankton communities of lakes. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 1971, v. 90, N 1, p. 117–118.
- Sebestyén O.* Kládócerá tanulmányok a Balatonon. IV. Negyedkori maradványok Balatoni Üledékében. III. — Ann. Biol. Tihany, 1971, v. 38, P. 227–268.
- Smirnov N.N.* [Смирнов Н.Н.]. On inshore Cladocera of the Volga water reservoirs. — Hydrobiologia, 1963, v. 21, N 1–2.
- Šrámek-Hušek R.* K systematické a oekologii perloočky *Moina micrura*, Kurz a ostatních moin v Čechách. — Časop. Národn. musea. Praze, přírodověd., 1940, svazek IV, R. CXIV, s. 204–214.
- Šrámek-Hušek R.* Revize perlooček a buchánek Černého jezera na Šumavě po 66 letech. — Vest. Krakovské české spolec. nauk. Třída mat.–přírodov., 1943, IV, s. 1–22.
- Šrámek-Hušek R.* Lipenské přehrady. Die Cladoceren und Copepoden aus dem Staugebiete der Lipno Talsperre. — Časop. Národn. musea, 1960, 129, 1, s. 37–47.
- Šrámek-Hušek R.* Die Mitteleuropäische Cladoceren- und Copepodengemeinschaften und deren Verbreitung in den Gewässern der CSSR. — Sbor. Vysoké školy chem.-technol. Praze. Technol. vody, 1962, 6, N 1, s. 99–133.
- Tsukada M.* Successions of Cladocera and benthic animals in Lake Nohiri. — Japan. J. Limnol., 1967, v. 28, p. 107–123.
- Whiteside M.C.* Danish chydorid Cladocera: modern ecology and core studies. — Ecol. Monogr. 1970, v. 40, N 1, p. 79–118.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Смирнов Н.Н., Смирнова Л.И.</i> ЗАДАЧИ ИЗУЧЕНИЯ СООБЩЕСТВ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ.....	3
<i>Матвеев В.Ф.</i> СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В 1973—1974 ГГ	9
<i>Коровчинский Н.М.</i> СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКОСБРАЗНЫХ В ПРИБРЕЖЬЕ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО.....	29
<i>Бойкова О.С.</i> О ПИТАНИИ ОКУНЯ В ОЗЕРЕ ГЛУБОКОМ	43
<i>Смирнова Л.И.</i> К БИОЛОГИИ РЫБ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО.....	54
<i>Смирнова Л.И.</i> ГЕМАТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В 1972—1975 ГГ.....	59
<i>Чистяков А.Д., Чуприн С.Ф., Белинский О.Н.</i> ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ В РАЙОНЕ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО В АПРЕЛЕ—ОК- ТЯБРЕ 1972—1975 ГГ.....	85
<i>Смирнов Н.Н.</i> МЕТОДЫ И НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИСТОРИЧЕСКОЙ БИОЦЕНОЛО- ГИИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКОСБРАЗНЫХ.....	105

УДК 577.472 (28)

Задачи изучения сообществ озера Глубокого в связи с проблемой оценки состояния природной среды. Смирнов Н.Н., Смирнова Л.И. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978, с. 3—8.

Краткий очерк исследований, проведенных на биологической станции Глубокое озеро, основанной в 1891 г. Обзор работ, выполненных в 1971—1976 гг. Современное состояние и задачи биостанции.

Библ. 26 назв.

УДК 591.524.12

Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973—1974 гг. Матвеев В.Ф. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978, с. 9—28.

С 1951 г. к настоящему времени в озере Глубоком возросла прозрачность и изменилась цветность воды. В 1973 г. в пелагиали озера не было найдено трех ранее отмеченных для озера коловраток, но обнаружено четыре новых вида. У пяти видов изменилось вертикальное распределение. Дневные и ночные распределения у коловраток были сходными, что указывает на отсутствие больших миграций. Обнаружены различия в динамике численности ракообразных в 1973 и 1974 гг., а также при сравнении с 1951 г. В 1974 г. почти все виды рачков имели более высокую численность, чем в 1973 г.

Табл. 1, ил. 14, библи. назв. 8

УДК 591.524.16 + 595.31

Сезонная динамика и пространственное распределение ракообразных в прибрежье озера Глубокого. Коровчинский Н.М. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978, с. 29—42.

Исследована динамика численности в весенне-летний период ракообразных прибрежной зоны озера Глубокого. Из-за необычных условий погоды 1975 г. у некоторых видов произошел сдвиг на более ранние сроки выхода из покоящихся яиц, наиболее интенсивного размножения, цикличности. Найдены виды ракообразных, не отмечавшиеся ранее для озера. Описано неравномерное пространственное распределение ракообразных в исследованном участке. В зарослях макрофитов с плавающими листьями ракообразные распределялись согласно положению в пространстве основных площадей субстрата. В зарослях основную массу по численности составляли прибрежные виды рачков, ведущие свободноплавающий образ жизни, и виды, связанные с субстратом. Количество представителей пелагического планктона было незначительным.

Табл. 2, ил. 9, библи. 13 назв.

УДК 591.53

О питании окуня в озере Глубоком. Бойкова О.С. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978, с. 43—53.

Изучалось питание окуня длиной 9—13 см в 1975 г. Анализ содержимого желудков 120 окуней выявил сложную картину качественных и количественных сезонных изменений питания. В пище окуня обнаружено более 30 различных компонентов, составляющих четыре группы: насекомые, ракообразные, рыбы, растительные остатки. Отмечено изменение соотношения отдельных групп организмов, а также смена видов ракообразных в пище в разное время года. Выделено три периода в питании: 1 — весеннее, очень слабое, 2 — весенне-летнее, интенсивное питание; 3 — осеннее, ослабленное.

Табл. 2, ил. 2, библи. 20 назв.

УДК 591.524.15 (*28)

К биологии рыб озера Глубокого. Смирнов А.И. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978, с. 54–58.

По уловам 1972–1976 гг. характеризуется видовой состав ихтиофауны. Приводятся сведения о размерах и возрасте, питании, времени нереста. Указано 11 видов. Характеризуются гибриды леща и плотвы. Приведен половой состав ерша по уловам 1973–1975 гг., причем отмечено большое количество гермафродитов, достигающее трети численности.

Табл. 3, ил. 1, библи. 3 назв.

УДК 591.11

Гематологическая характеристика рыб озера Глубокого в 1972–1975 гг. Смирнов А.И. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978, с. 59–84.

Получены данные о норме гематологически показателей рыб в условиях незагрязняемого озера. Описан характер изменений эритроцитов: гемоглобина, лейкоцитов, резистентности эритроцитов: желчного индекса в связи со сменой условий жизни и под влиянием лунных ритмов. Впервые привлекается желчь как возможный показатель физиологического состояния организма рыб. Желчный индекс сопоставляется с питанием исследованных рыб. Установлено наличие межгодовых нормальных различий в гематологических показателях.

Табл. 7, ил. 9, библи. 24 назв.

УДК 577.46

Погодные условия в районе озера Глубокого в апреле–октябре 1972–1975 гг. Чистяков А.Д., Чуприн С.Ф., Белинский О.Н. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978, с. 85–104.

Погодные условия в отдельные годы сильно различались, а весь период оказался самым теплым за последние сто лет. Приведены данные о температурах, давлении, циркуляции атмосферы, ветре, осадках, продолжительности солнечного сияния, облачности, а также климатическая характеристика района.

Табл. 4, ил. 4, библи. 2 назв.

УДК 577.472

Методы и некоторые результаты исторической биоценологии ветвистоусых ракообразных. Смирнов Н.И. — В кн.: Экология сообществ озера Глубокого. М., 1978, с. 105–173.

На основании изучения остатков в колонках грунта из ряда озер Монголии и европейской части СССР указано несколько ценозов ветвистоусых ракообразных. Описано развитие ценоза ветвистоусых ряда озер, указаны особенности начальных стадий развития сообщества ветвистоусых, пути его развития и возможные сукцессии различных ценозов. Указано преимущественное значение биоценотического подхода для индикации состояния среды. Пути используют определительные таблицы ветвистоусых в фрагментах.

Табл. 1, ил. 48, библи. 83 назв.