

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ALUSTATUD 1893. a.

VIHİK 91 ВЫПУСК

ОСНОВАНЫ В 1893 г.

ZOOLOGIA-ALASEID TÖID
ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ
I



TARTU 1960

TARTU RIİKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
VІNIK 91 ВЬПУСК

ZOOLOGIA-ALASEID TÖID
ТРУДЫ ПО ЗООЛОГИИ

I

TARTU 1960

Redaktsioonikolleegium:

J. Aul (vastutav toimetaja), O. Mihhailov, H. Trass.
A. Pravdin ja E. Uuspõid (sekretärid).

Редакционная коллегия:

Ю. Ауль (ответственный редактор), О. Михайлов, Х. Трасс.
А. Правдин и Э. Ууспыльд (секретари).

РОЛЬ МАТКИ И РАБОЧИХ ПЧЕЛ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ПЕРЕДАЧЕ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ И СВОЙСТВ

Канд. с.-х. наук П. Аллес

Кафедра генетики и дарвинизма

В составе пчелиной семьи различают: одну вполне развитую женскую особь — пчелиную матку, несколько сотен мужских особей — трутней и несколько десятков тысяч рабочих пчел. При ознакомлении с биологией пчелиной семьи прежде всего должна быть отмечена теснейшая взаимосвязь всех особей. Правильное понимание этой взаимосвязи между особями имеет первостепенное значение при проведении племенной работы с пчелами.

Основными задачами при работе с пчелами являются повышение их продуктивности, улучшение породных качеств путем создания наиболее благоприятных условий жизни и проведение улучшающего отбора. Эти общие требования в пчеловодстве, однако, нуждаются в некотором уточнении, так как часто, например, применяется отбор, вместо целых семей, только половых особей — маток и трутней, не выполняющих, как известно, никаких работ ни вне улья по сбору нектара с цветков, ни внутри улья по превращению нектара в мед, постройке сотов, воспитанию личинок и т. д. Все это происходит потому, что неправильно оценивается значение рабочих пчел в семье, в частности, не учитывается влияние на наследственность пчел-кормилиц, которые выкармливают маточных личинок и снабжают пищу матку во время яйцекладки.

Занимаясь вопросами естественного отбора у общественных насекомых, у которых рабочие особи бесплодны, Ч. Дарвин (1952) отметил, что если бы подобное бесплодное насекомое было обыкновенным животным, он « без колебания мог бы признать, что все его особенности были приобретены постепенно под влиянием естественного отбора; именно сначала могли родиться с полезными в слабой степени особенностями, которые они передали своим потомкам; эти изменялись и отбирались в свою очередь и т. д.».

«Но, — пишет он дальше, — рабочая особь «весьма сильно от-

личается от родителей». Следовательно, она «никак не может передать последовательно приобретенных изменений строения или инстинкта своему потомству, и потому можно с полным правом спросить, возможно ли согласовать такой случай с теорией естественного отбора?» Это затруднение Дарвин разрешил, указав, что отбор может относиться как к отдельным особям, так и ко всему семейству в целом.

В пчеловодной литературе уже давно отмечали значение рабочих пчел в семье при передаче наследственных признаков. П. Л. Снежневский (1910), например, указывает на большое влияние пчел-кормилиц, так как даже такие свойства, как длина хоботка, крыла и других отдельных органов тела у потомства, зависят от пчел-кормилиц. Матка сама по себе часто мало передает потомству индивидуальных качеств, и поэтому П. Л. Снежневский считает введение в семью для улучшения породы пчел одних только маток не совсем правильным.

Интересны опыты, проведенные Н. Ганкевичем (1913). Заметив у ряда семей свойственные только им особенности (при сравнении с другими семьями на пасеке), например: сужение летка прополисом на зиму у семьи № 3 и необыкновенную раздражительность № 13, он заменил их маток другими. Однако семья № 3 по-прежнему уменьшала леток, а № 13 оставалась такой же, как и раньше, раздражительной. Из наблюдений Н. Ганкевича вытекает необходимость учитывать и роль пчел-кормилиц в передаче потомству тех или иных признаков, более того, их решающее значение при этом. Следовательно, для улучшения породы пчел нельзя использовать только маток, оставляя без внимания качественные особенности остальных членов семьи.

П. Р. Притуленко (1915) в течение 3 лет ежегодно выводил от 7 до 9 поколений маток и пчел от них Эреванской породы, используя для этой цели ульи с русскими пчелами (мощными кормилицами). Это привело к увеличению тела пчел-эриванок, которое определялось соответствующими измерениями и взвешиваниями. Таким образом пчелы-кормилицы одной породы оказали влияние на экстерьер другой.

Учитывая, что степень производительности, как и другие качества, присущие той или иной семье пчел, также передаются потомству не только через маток и трутней, но и через пчел-кормилиц, понятно, что для основания пасеки необходимо приобретать целые производительные семьи.

Рабочие пчелы могут играть большую роль при передаче признаков и свойств через кормление маток и значительно влиять на изменение их качества. Матка в пчелиной семье, как известно, получает ежедневный корм в количестве, которое часто превышает вес ее тела, и использует его преимущественно на образование яйцевых клеток. Вероятно, что качество пищи, выделяемой пчелами-кормилицами и используемой для кормления

матки во время интенсивной яйцекладки, оказывает влияние и на свойства ее половых клеток.

Другой путь влияния пчел-кормилиц на породные признаки пчел — через «молочко», которым они кормят личинок матки, трутней и рабочих пчел. Проф. Т. В. Виноградова (1951), отмечает, что пчелы-кормилицы «через питание матки передают ее потомству свою наследственность, способность проходить определенный путь развития и формировать характерные для рабочих пчел признаки».

«Молочко» пчел-кормилиц, полученное и ассимилированное личинками трутней, матки и рабочих пчел, оказывает влияние на развитие, формирование признаков и свойств воспитываемого ими потомства, а также на наследственность половых клеток матки и трутня.

То, что пчелы-кормилицы могут изменять экстерьерные признаки воспитываемых пчел, экспериментально доказала Тульская опытная станция пчеловодства. В своих работах научный сотрудник станции А. С. Михайлов (1927) показал, что при перенесении личинок из короткохоботной семьи к длиннохоботной воспитательнице, длина хоботка потомства увеличивалась, а при обратном перенесении — уменьшалась.

Опыты по изучению влияния пчел-кормилиц на изменение морфологических признаков выкармливаемых пчел, проведенные Л. С. Ламаевой (1950) на пасеке колхоза «Красный пахарь» Калининской области с мингрельскими пчелами, которые, как известно, имеют наиболее длинный хоботок и крылья и меньший размер тела, также показали, что под влиянием чужих пчел-кормилиц произошли изменения в длине хоботка. У пчел, выведенных из личинок мингрельской семьи, воспитывавшихся в северной семье, длина хоботка уменьшилась с 7,288 мм до 6,346 мм или на 0,942 мм. Длина правого переднего крыла у мингрельских пчел уменьшилась с 9,586 мм до 9,312 мм, а ширина 3-го тергита возросла с 2,326 до 2,336 мм.

Более подробно вопрос о роли пчел-кормилиц разработали А. Ф. Губин и И. А. Халифман (1950), которые изучили признак, весьма четко отличающий средневропейскую медоносную пчелу от кавказской, а именно печатку меда. Печатка меда кавказских пчел отличается плоской или вогнутой формой крышечек и темной окраской. В печатке северных пчел обращают на себя внимание правильные ряды ячеек, большей частью с выпуклой формой восковых крышечек с белой окраской.

Как показали результаты опытов по воспитанию пчелиного расплода в чужой семье, где личинки северных пчел получали корм от пчел-кормилиц кавказских и, наоборот, личинки кавказских пчел получали корм от северных, пчелы, кавказские по происхождению и северные по воспитанию и вскармливанию, изменили характер, форму и вид печатки и, наряду со свойственной им мокрой печаткой, печатали ячейки самыми различ-

ными способами. Под влиянием чужого корма изменили печатку меда и северные пчелы.

Следует отметить однако, что некоторые исследователи, например Г. А. Кожевников (1910), относятся отрицательно к вопросу о влиянии пчел-кормилиц, утверждая, что несмотря на то, что пчелы-кормилицы оказывают непосредственное влияние на развивающийся расплод при выкармливании личинок, это не отражается на качестве потомства. Г. А. Кожевников (1929) считает, что «зачатки наследственных качеств находятся у матки только в яйце и передаваться могут только через яйцо».

Таких же взглядов придерживался Б. Музалевский (1929). Отрицая дарвиновское положение об отборе, применительно к семье в целом, он считал, что в пчеловодческой практике важно иметь в семьях только хороших маток и трутней.

Разумеется, что производить подбор маток и трутней нужно, но следует учитывать и влияние рабочих пчел, которые, как это доказано рядом экспериментов, могут принимать участие в передаче признаков и свойств потомству.

Племенная работа на пасеке не должна отделяться от работы по размножению пчелиных семей. Это обстоятельство часто не учитывается при планировании селекционно-племенной работы на пасеках. На это указывают, например, распространяемые советы разделять пасеку для проведения племенной работы на две части: племенную, в которую входит 10—20% наиболее продуктивных семей для вывода маток, и так называемую производительную, в которую входят остальные 80—90% семей, включая малопродуктивные, которые рекомендуется использовать для выполнения плана прироста пасеки путем формирования отводков, главным образом, за счет изъятия из них пчел и расплода.

Мы исследовали влияние рабочих пчел и маток на передачу признаков, связанных с продуктивностью семей по меду и воску. Для работы было выделено 24 нормальных семьи пчел с молодыми матками.

После учета количества печатного расплода, меда и пчел семьи были разделены на две группы: опытную и контрольную, по 12 семей в каждой.

К началу опытов семьи контрольной и опытной групп имели одинаковое количество пчел (в среднем по 9 улочек) и запас меда (в среднем по 6 кг на семью).

При проведении работ в опытной группе учитывалась необходимость сохранения целостности пчелиной семьи как биологической и хозяйственной единицы, а также влияние условий развития на породные признаки и свойства пчел-кормилиц, которые обладают способностью передавать их последующим поколениям как через воспитываемых ими маток и трутней, так и непосредственно через «молочко», которым они кормят личинок.

Уход за семьями опытной группы проводился при строгом

сохранении индивидуальности пчелиных семей. Не допускалась перестановка сотов с расплодом и медом, а также отстроенных сотов из одной семьи в другую, подсиливание и уравнивание силы семей, вывод маток в чужих семьях, содержание маток в слабых семьях и т. д.

В контрольной группе семей уход за пчелами проводился в соответствии с общепринятыми обязательными правилами по уходу и содержанию пчел. По мере развития семей, гнезда пчел расширялись вначале постановкой отстроенных сотов, а затем рамками с искусственной вошиной. Проводилось подсиливание более слабых семей взрослыми пчелами и зрелым печатным расплодом от сильных семей этой группы.

При проведении работ по уходу за пчелами в опытной и контрольной группах мы ориентировались на содержание пчел в условиях, не способствующих проявлению роевого инстинкта, т. е. при совпадении последнего со сроками медосбора роение влечет за собой большой недобор меда. Перед началом взятка учитывалось также количество рамок и число отстроенных сотов в гнезде. Данные о результатах приведены в табл. 1.

Семьи контрольной группы имели в среднем за два года перед началом взятка 15,0 рамок, при этом самая слабая семья (№ 6) имела только 11 рамок, а самые сильные (№ 2—10 и № 11) — 17—18 рамок. В каждой семье было отстроено в среднем по 5,0 рамок с искусственной вошиной (от 2,5 до 8,0 в отдельных семьях).

В опытной группе количество рамок в гнезде доходило до 25. В среднем на семью было 23,0 рамок, т. е. на 8 рамок больше, чем в контрольной группе.

Данные по сбору меда и отстройке искусственной вошины в опытной и контрольной группах приведены в табл. 2 и 3.

Несмотря на засушливую погоду в 1950 г., валовый сбор меда в опытной группе был 30,42 кг в среднем на семью, а в контрольной только 10,14 кг.

Показатели разных семей оказались неодинаковыми. Валовый медосбор шести лучших семей был в среднем равен 33,5 кг на семью. В тех же условиях сбор меда семьями контрольной группы в целом был ниже.

По отстройке сотов контрольная группа дала в среднем на семью 6,33 сота, а опытная группа 15,5 сота, следовательно продуктивность по воску в опытной группе была в 2,5 раза выше.

В 1951 году первая половина лета была дождливой и холодной, а осень благоприятной для медосбора. В среднем на семью сбор меда в опытной группе был 50,19 кг меда, а в контрольной 28,63 кг. По числу отстроенных гнездовых сотов контрольная группа дала в среднем на семью 6,75, а опытная 15,16.

По отдельным семьям количество меда было неодинаковым, что вытекает из данных табл. 4.

Анализируя приведенные данные, нужно отметить, что для

Таблица 1

Группы	Показатели	№№ семей												В среднем на семью
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Контрольная	Число рамок в гнезде	14,5	17	15	14	16	11	14,5	14,5	14,5	17	18	14,5	15,0
	Число отстро- енных сотов	4,5	4,5	3,5	5,5	8	2,5	8,5	5	4,5	7	7,5	4,5	5,46
Опытная	Число рамок в гнезде	25	25	25	25	20,5	22,5	21,5	22	25	19	20,5	25	23,0
	Число отстро- енных сотов	16	15,5	15	13,5	11,5	14	11	14,5	12,5	11	8,5	12	12,92

повышения продуктивности пчел необходимо создать наиболее благоприятные условия жизни и размножать лучшие пчелиные семьи, включая в понятие семьи все ее элементы. Учитывая эти обстоятельства, нельзя применять отбор только по отношению к половым особям-маткам и трутням. Односторонний отбор, применяемый только к половым особям, при отрицании породоформирующей роли рабочих пчел, составляющих основную массу семьи, является, как показывают наблюдения, безрезультатным.

Для того, чтобы установить биологические закономерности, связанные с продуктивностью пчелиных семей, необходимо сохранять индивидуальность пчелиных семей. Нельзя переставлять соты от одних семей к другим, подсаживать чужих маток и т. д., так как это ведет к обезличиванию пчелиных семей.

При анализе полученных результатов мы обратили внимание на то, что продуктивность опытных семей является наследственным признаком, чего не наблюдается при обезличивающем ух-

Таблица 2

Группа семей		Число семей	Валовый сбор меда в среднем на семью		Число отстроенных гнездовых сотов в среднем на семью	
			в кг.	в %	в шт.	в %
Контрольная	Все семьи	12	10,14	100	6,33	100
	Лучшие семьи	6	13,46	100	9,00	100
	Менее продуктивные семьи	6	6,82	100	3,66	100
Опытная	Все семьи	12	30,42	300	15,50	246
	Лучшие семьи	6	33,48	249	18,83	209
	Менее продуктивные семьи	6	27,36	401	12,16	332

Таблица 3

Группа семей		Число семей	Валовый сбор меда в среднем на семью		Число отстроенных гнездовых сотов в среднем на семью	
			в кг.	в %	в шт.	в %
Контрольная	Все семьи	12	28,63	100	6,75	100
	Лучшие семьи	6	34,04	100	9,00	100
	Менее продуктивные семьи	6	23,22	100	4,50	100
Опытная	Все семьи	12	50,19	175	15,16	225
	Лучшие семьи	6	61,76	181	17,00	188
	Менее продуктивные семьи	6	38,61	166	13,33	296

Таблица 4

Медосбор в контрольной группе в кг.					Медосбор в опытной группе в кг.				
№№ семей	1950	1951	Всего	Среднее	№№ семей	1950	1951	Всего	Среднее
1	7,80	36,20	44,00	22,00	1	31,10	57,30	88,40	44,20
2	17,30	37,40	54,70	27,35	2	37,30	72,20	109,50	54,75
3	5,80	31,80	37,60	18,80	3	35,60	68,70	104,30	52,15
4	10,10	19,90	30,00	15,00	4	30,20	56,30	86,50	43,25
5	11,50	35,00	46,50	23,25	5	25,70	44,20	69,90	34,95
6	3,50	12,10	15,60	7,80	6	27,00	46,20	73,20	36,60
7	8,40	28,30	36,70	18,35	7	29,30	42,90	72,20	36,10
8	8,10	28,75	36,85	18,42	8	30,90	40,40	71,30	35,65
9	7,30	28,40	35,70	17,85	9	34,40	58,40	92,80	46,40
10	9,40	32,70	42,10	21,05	10	23,50	30,50	54,00	27,00
11	18,90	31,10	50,00	25,00	11	28,50	27,50	56,00	28,00
12	13,60	21,90	35,50	17,75	12	31,60	57,70	89,30	44,65
Всего	121,70	343,55	465,25	232,62	—	365,10	602,30	967,40	483,70
В сред- нем на семью	10,14	28,63	38,77	19,39	—	30,42	50,19	80,62	40,31

де за пчелиными семьями (контроль). То же самое наблюдается и по другим показателям. Например, сравнивая отдельные семьи по числу сотов в гнезде и отстройке искусственных вошин, можно увидеть, что несмотря на то, что в опытной группе были заменены все старые матки молодыми, ряд признаков, характерных для определенных семей, продолжал оставаться неизменным. Первое место по количеству отстроенных сотов и собранного меда продолжала занимать семья № 2, второе место — семья № 3, третье место — семья № 9 и т. д. Таким образом, замена старых маток молодыми, выведенными в своей семье, ведет к закреплению основных хозяйственно-полезных признаков семьи.

Совершенно иная картина наблюдалась в группе семей, где производились перестановка сотов и перемешивание пчел. При этом оказалось невозможным установить причины непостоянства признаков, или же оставалось предположить, что они заключены в таинственном влиянии маток и трутней, которые сами не собирают меда и не выделяют воска.

Из полученных данных следует, что племенная работа должна проводиться с пчелиными семьями в целом. Отбор и размножение должны производиться среди лучших, высокопродуктивных семей, с соответствующей выбраковкой менее продуктивных или отличающихся нежелательными качествами, если предвари-

тельные попытки исправления этих семей оказались безуспешными. Изменяя условия содержания пчелиных семей, можно, как показали опыты, развивать необходимые полезные свойства у пчел.

Говоря о положительных качествах используемого метода ухода за пчелами, мы не имеем, конечно, в виду повсеместное применение одних и тех же приемов ухода, хотя эти приемы вполне оправдали себя в наших условиях.

Из полученных данных можно сделать следующие выводы:

1. Признаки и свойства семей пчел передаются последующим поколениям не только матками и трутнями, но и через пчел, выкармливающих личинок. При этом для более глубокого понимания влияния пчел-кормилиц на развитие породных качеств в семье нужно правильно учитывать пути формирования в процессе эволюции признаков и свойств бесплодных рабочих особей, составляющих основную массу семьи пчел.

2. При выборе исходного племенного материала необходимо прежде всего использовать наиболее приспособленные к данным условиям жизни пчелиные семьи, что является первым необходимым этапом на пути дальнейшего совершенствования породы путем проведения направленного воспитания.

3. Размножение пчелиных семей должно производиться не только при наличии хороших показателей у маток и трутней, но и при наличии их у пчел-кормилиц.

4. Размножение наиболее продуктивных семей целесообразно проводить так, чтобы сохранялась их биологическая целостность, так как в этом случае наблюдается повышение продуктивности: в наших опытах, например, группа семей при сравнении с контрольной группой дала в среднем за два года увеличение медосбора на 137,5% и числа отстроенных сотов на 134,6%.

Литература

- Виноградов Т. В. 1951. Опыт переделки природы пчелы. Лениздат.
Ганкевич К. 1913. Почему и отчего. «Пчела», № 3.
Губин А. Ф. и Халифман И. А. 1950. Влияние пищи на породные признаки медоносной пчелы. «Агробиология», № 2.
Дарвин Ч. 1952. Происхождение видов. М., Сельхозгиз.
Кожевников Г. А. 1910. Пчеловодство и беспочвенное умствование. «Русский пчеловодный листок».
Кожевников Г. А. 1929. Породы пчел. М.-Л.
Ламаева Л. С. 1950. Влияние пчел-кормилиц на изменение морфологических признаков у пчел. Сб. научных работ ТСХА.
Михайлов А. С. 1921. Болезни пчел и борьба с ними. М.-Л.
Музалевский Б. 1929. Зооинимум по пчеловодству. М.-Л.
Притуленко П. Р. 1915. Опыт улучшения пчел. «Пчеловодный журнал». № 5—6.
Снежневский П. Л. 1910. Из моих опытов. Нечто о выводе маток. «Пчеловодный мир», № 6.
Снежневский П. Л. 1918. Главнейшие этапы развития пасечного дела и задачи пчеловодства в настоящее и ближайшее будущее время. «Опытная пасака», № 2—3.

MESILASEMA JA TÖOLISMESILASTE OSATÄHTSUS MÖNEDE TUNNUSTE JA OMADUSTE EDASIANDMISEL PÄRILIKUL TEEL

Põllumajandustead. kand. P. Alles

Geneetika ja darvinismi kateeder

Resümee

Mesilasperede hooldamisel on põhiliseks ülesandeks nende tõuliste omaduste parandamine soodsamate elutingimuste loomisega ja valiku teostamisega. Need üldised nõuded vajavad täpsustamist, sest sageli kasutatakse kõrgeväärtuslike mesilasperede valiku asemel ainult emade ja leskede valikut, kes teatavasti ei võta osa nektari kogumisest, vaha eritamisest ega ka haudme üleskasvatamisest. Mesinduskirjanduses on juba ammu juhitud tähelepanu amm-mesilaste osatähtsusele mesilaspere tõuliste omaduste kujundamisel (P. L. Snežnevski 1910, N. Gankevits 1913, P. R. Pritulenko 1915, A. S. Mihhailov 1927, A. F. Gubin ja I. A. Halifman 1950, T. V. Vinogradova 1951, jt.) Eitavalt suhtusid amm-mesilaste osatähtsusesse mesilaste tõuliste omaduste kujundamisel G. A. Koževnikov (1910) ja B. Muzalevski (1929).

Tegelikult mesilaste pidamisel pööratakse nendele küsimustele väga vähe tähelepanu. Tõuemade ja -leskede kasvatamiseks kasutatakse sageli madalakvaliteedilisi mesilasperesid, sest arvatakse, et amm-mesilased ei mõjуста oluliselt nende tõulist väärtust.

Läbiviidud katsete tulemustest nähtub, et mesilasperede tunnused ja omadused antakse edasi mitte üksnes emade ja leskede, vaid ka amm-mesilaste kaudu, kes võtavad osa haudme üleskasvatamisega seoses olevatest töödest. Mesilaspere tõuliste omaduste mõjustamise sügavamaks tundmaõppimiseks tuleb arvestada sugutute tõolismesilaste omaduste ja tunnuste väljakujunemist evolutsiooniprotsessis.

Aretamiseks lähtematerjali valikul tuleb esmajoones kasutada kohalikele tingimustele enam kohanenud mesilasperesid. Mesilasperede paljundamist tuleb teostada peredest, kus on mitte ainult väärtuslikud emad ja lesed, vaid tingimata ka kõrgetoodangulised amm-mesilased. Paljundamisel on vaja silmas pidada, et säiliks perede bioloogiline terviklus. Teostatud katsetest selgus, et 12-pereline katsegrupp, võrreldes samaarvulise kontrollgrupiga, andis kahe aasta keskmisena 137,5% kõrgema meetoodangu ja 134,6% suurema ülesehitatud kärjeraamide arvu.

DIE BEDEUTUNG DER BIENENKÖNIGIN UND DER ARBEITSBIENEN FÜR DIE VERERBUNG EINIGER MERKMALE UND EIGENSCHAFTEN

P. Alles

Zusammenfassung

Die Hauptaufgabe bei der Pflege der Bienenschwärme besteht in der Besserung ihrer rassischen Eigenschaften durch Schaffung günstigerer Lebensbedingungen und durch Zuchtwahl. Diese allgemeinen Forderungen bedürfen aber bei der Bienenzucht einer genaueren Bestimmung, da die Zuchtwahl hier statt als Auswahl hochwertiger Schwärme häufig nur als Auslese von Königinnen und Drohnen verstanden wird, die bekanntlich am Nektarsammeln, Wachs Ausscheiden wie auch an der Aufzucht der Brut nicht beteiligt sind. Im einschlägigen Schrifttum finden sich schon seit geraumer Zeit Hinweise auf die Bedeutung der Ammen bei der Hochzüchtung der rassischen Eigenschaften eines Bienenschwarms (P. L. Sneshnewski 1910, N. Gankewitsch 1913, P. R. Pritulenko 1915, A. S. Michailow 1927, A. F. Gubin und I. A. Halifman 1950, T. W. Winogradowa 1951 u. a.) Ablehnend verhielten sich in dieser Hinsicht G. A. Koshewnikow (1910) und B. Musalewski (1929).

Die praktische Bienenzucht hat diesen Fragen nur wenig Beachtung geschenkt. Zucht-Königinnen und Drohnen werden noch häufig in Schwärmen geringer Qualität gezüchtet, da die Ansicht verbreitet ist, daß die Ammen den Zuchtwert der Königinnen und Drohnen nicht wesentlich beeinflussen.

Aus den Ergebnissen der angestellten Versuche aber geht hervor daß die Merkmale und Eigenschaften der Bienenschwärme nicht nur durch Königinnen und Drohnen, sondern auch durch Ammen vererbt werden, die an der Brutpflege teilnehmen. Um die Einwirkung der Ammen auf die rassischen Eigenschaften der Bienenschwärme genauer kennenzulernen, ist die Entwicklung der Eigenschaften und Merkmale der geschlechtslosen Arbeitsbiene während des Evolutionsprozesses zu berücksichtigen.

Als Ausgangsmaterial für die Züchtung kommen in erster Linie den örtlichen Bedingungen besser angepaßte Bienenschwärme in Betracht. Das ist die erste unerläßliche Bedingung für die Vervollkommnung von Zuchtmaterial durch gelenkte Züchtung.

Bei der Vermehrung von Bienenschwärmen ist von Schwärmen auszugehen, die nicht nur hochwertige Königinnen und Drohnen besitzen, sondern von solchen, wo auch die Arbeitsbienen von großer Produktivität sind. Es ist zweckmäßig, die Vermehrung

so auszuführen, daß die biologische Einheit der Schwärme gewahrt bleibt.

, Die durchgeführten Versuche ergaben, daß eine 12 Schwärme umfassende Versuchsgruppe ein Vergleich zu einer ebenso großen Kontrollgruppe als Durchschnittsleistung von 2 Jahren einen 137,5% größeren Honigertrag und eine 134,6% größere Zahl von aufgebauten Rahmen aufzuweisen hatte.

О КОСВЕННОЙ ДЕСИМПАТИЗАЦИИ МАТКИ КРОЛЬЧИХИ

С. Ауль

Кафедра зоологии

1. Введение

В современной биологии все больше внимания уделяется изучению нервной системы и ее отношений к другим тканям и органам.

Однако действие нервной системы на функции и структуру многих органов все еще в общем недостаточно выяснено. К таким органам относится и матка. Так как матка одновременно подчиняется как влиянию нервной, так и гормональной системы, то выяснение влияния нервной системы на этот орган является весьма затруднительным, и лишь экспериментальным путем возможно получить некоторую ясность в соответствующих вопросах.

Действие нервной системы (в первую очередь симпатической нервной системы) на функции и структуру матки можно выяснить в первую очередь при помощи прямой и косвенной десимпатизации. В случае прямой десимпатизации отделяется расположенный вблизи матки периферический нервный центр — каудальный мезентериальный ганглий совместно с гипогастральным сплетением. Косвенная десимпатизация (или децентрализация по Кеннону) состоит в удалении частей головного мозга или в удалении ганглиев симпатического ствола.

В настоящей работе прослеживается влияние косвенной десимпатизации матки на ее функции и структурные изменения.

Проведены многие опыты в области удаления частей головного мозга (децеребрации) у животных (за исключением удаления продолговатого мозга и парасимпатических центров). но при этом в половых органах животных специфических изменений не удалось наблюдать.

Относительно транссекции спинного мозга имеются такие же данные. Гольц и Фрейсберг (Goltz u. Freusberg) описали в 1901 году случай, когда собака, у которой спинной мозг в лумбальной области был перерезан, ошенилась (по Астринскому, 1952). По клиническим данным известно, что у человека роды возможны и

при таких переломах позвоночника, при которых конечности, кишечник и мочевого пузыря были парализованы.

Косвенную десимпатизацию матки путем удаления спинного мозга осуществил Н. Ф. Попов (1953). У собаки был удален спинной мозг начиная с 5-6 шейных позвонков; также были перерезаны стволы блуждающих нервов (за исключением волокон, иннервирующих дыхательные органы) на высоте щитовидной железы. В результате десимпатизации конечности животных оказались парализованными, но сами животные в течение весьма продолжительного времени оставались в живых. Уже через 24 часа после операции вегетативные функции настолько восстановились, что жизнь организма была обеспечена. Одна из оперированных собак забеременела, никаких расстройств во время беременности у нее не проявлялось, и позже она благополучно оценилась. После родов функционировали и молочные железы.

Косвенная десимпатизация матки путем повреждения или удаления симпатического ствола осуществлена неоднократно. Так, Кеннон (Cannon) и его соавторы (1929) отмечают последствия, наблюдающиеся после удаления грудной и поясничной частей симпатического ствола у кошки. Кошка забеременела и родила 2 нормальных котят (по Аракеяну и Павлову, 1953).

Абдоминальную симпатэктомию в различном объеме осуществил у белых мышей З. М. Бак (Z. M. Bacq, 1932). Он удалил симпатические стволы вместе с двумя лумбальными ганглиями, начиная с мыса (в краниальном направлении), в нескольких опытах было удалено краниальное мезентериальное сплетение, в других же только торакальная часть симпатического ствола.

В результате абдоминальной симпатэктомии (удаления симпатических стволов) и удаления краниального мезентериального сплетения во внешнем поведении животных (при сравнении с нормальными) изменения не обнаружилось. Все же в вегетативных функциях можно было наблюдать некоторые нарушения. Самцы вследствие потери способности к эякуляции оказались импотентными. Нарушенной оказалась и терморегуляция: животные реагировали чувствительнее как на низкую, так и на высокую температуру.

Эктомирование симпатических стволов на овариальный цикл влияния не оказало. Десимпатизированные животные легко забеременели и родили в нормальный срок нормальное количество мышат. В нескольких случаях в связи с эктомиранием краниального мезентериального сплетения все же наблюдались необычные явления: роды совершались в два срока с несколькихдневными интервалами, и подобные роды наблюдались и позже, при появлении на свет второго и третьего пометов. В общем, автор убежден, что лактация не зависит от симпатической иннервации, хотя в двух случаях подопытные животные после сим-

патэктомии не были способны в надлежащее время кормить свое потомство.

И по мнению М. А. Петрова-Маслакова (1952) косвенная десимпатизация матки не сопровождается особенно заметными, как функциональными, так и структурными расстройствами. Из его опытов над крысами и кошками следует, что рассечение симпатического ствола вызывает в рогах матки только некоторые расстройства в кровеносных сосудах, которые все же обуславливают дистрофические изменения.

При рассечении у кроликов и крыс симпатического ствола в лумбальной области после двухнедельного срока в матке не были обнаружены дистрофические изменения. В слизистой оболочке рогов матки сохранялась складчатость, маточные железы являлись нормальными, проникая глубоко в эндометрий, лишь некоторые из них расширились и наполнились слизью. Мышечная оболочка сохранила свою нормальную структуру, строма эндометрия была хорошо развита. Только в одном случае из 8 опытов Панкевич (по Петрову-Маслакову) обнаружил слабые атрофические изменения — уменьшение складчатости, утончение покровного эпителия и слабое набухание стромы эндометрия.

И в данных Н. Г. Фельдмана (1935) относительно косвенной десимпатизации матки у кошек отмечается, что удаление сакральных ганглиев симпатического ствола и рассечение рогов матки не вызывает ни в одной оболочке стенки матки дегенеративных явлений, также атрофии желез. В некоторой мере через 1—1,5 месяца после операции возможно было наблюдать лишь инфильтрацию жира в клетки мышечной ткани.

Из представленных литературных данных вытекает, что косвенная десимпатизация матки у животных влияет в сравнительно слабой мере на функции матки и на развитие структуры ее стенки. Но, с другой стороны, в литературе приводится ряд наблюдений и опытов, утверждающих обратное.

Так, например, Х. Штиве (Stieve, 1952) представляет многочисленные клинические данные относительно человека, показывающие, что протекающие в половых органах функции и циклические изменения подчиняются не только действию инкретов, но в большой мере и импульсиям коры большого мозга. Он приводит многочисленные примеры, показывающие, что при сильном нервном возбуждении (напр., при испуге, большом страхе и т. д.), в семеннике может прекратиться сперматогенез, в яичнике — овогенез и в слизистой оболочке матки могут в течение короткого промежутка времени совершаться сильные расстройства (овуляторное кровотечение вследствие страха) и т. д. Штиве в той же работе ссылается на свои более ранние наблюдения над птицами (курами, голубями), амфибиями и т. д., в результате которых он показал, что под влиянием страха у животных прекращается размножение, и что в их половых железах совершаются дегенеративные изменения.

Брандман и Зибер (Brandmann и Sieber, 1954) описывают случай, когда у человека вследствие болезни еще в детстве пришлось резецировать обоесторонне симпатический ствол и первый и второй поясничные ганглии. Впоследствии в возрасте 18 лет у упомянутого лица после его смерти (вследствие перитонита) при гистологическом исследовании семенников оказалось, что процесс сперматогенеза у него был сильно подавлен. Сперматозоиды почти отсутствовали, несмотря на наличие большого числа пресперматидов. В протоке придатка яичка сперматозоиды также не были найдены.

По данным Н. Ф. Богдашева и А. Елисеева (1957) при односторонней десимпатизации вымени явления атрофии проявлялись и в противоположной стороне вымени. Таким образом, расстройство в симпатической иннервации одной стороны вымени оказывает влияние на трофику и противоположной стороны вымени.

Таким образом, в литературных данных относительно действия косвенной десимпатизации на функции и структурные изменения матки имеется много противоречий и неясностей.

Опыты и наблюдения, проведенные автором настоящей работы, имеют целью глубже вдаваться в данный вопрос, проследить как качественно, так и особенно количественно те структурные изменения, которые происходят в десимпатизированной матке, какое влияние оказывает десимпатизация на функции матки и каким образом десимпатизированная матка реагирует на фолликулин.

2. Материал и методика

В качестве подопытного материала использованы 15 крольчих. Косвенную десимпатизацию осуществили путем оперативного удаления симпатического ствола (отчасти унилатерально, отчасти билатерально).

Основные опыты были таким образом проведены в двух сериях.

Унилатеральную косвенную десимпатизацию осуществили над 4 подопытными животными (первая серия). Контрольным объектом являлся здесь противоположный рог матки (недесимпатизированный) того же животного (рис. 1)

Билатеральную косвенную десимпатизацию осуществили над 6 крольчихами (вторая серия). Три из них были одного помета и остальные 3 другого помета. У двух животных из обоих пометов были экстирпированы симпатические стволы, остальные были оставлены в качестве контрольных животных (рис. 2).

С целью исключения структурных изменений, возникающих как у подопытных, так и у контрольных животных в связи с маточным циклом, т. е. для исключения у всех животных нормального маточного цикла, влияющего на результаты опытов, и пере-

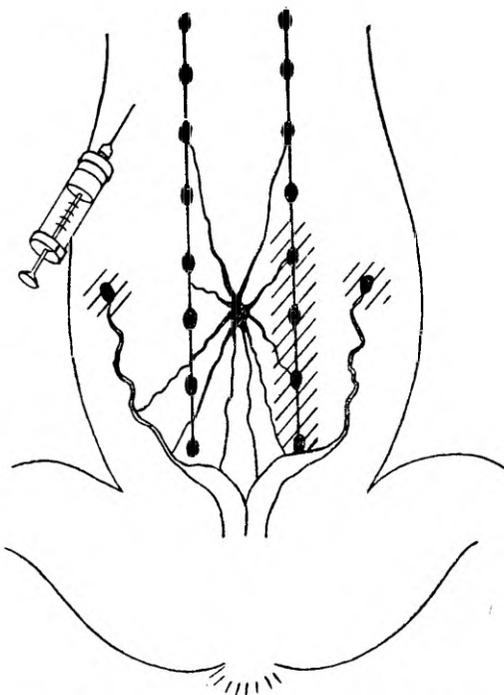


Рис. 1. Схема унилатеральной косвенной десимпатизации матки крольчихи. Органы, расположенные на заштрихованных местах (лумбосакральная часть левого симпатического ствола и обоесторонние яичники), удалены операционным путем.

ведения половых органов у всех животных в одинаковое функциональное состояние покоя, все упомянутые подопытные животные были подвергнуты кастрации (овариеэктомированию).

Во избежание ожидания, пока в ациклической матке совершаются в результате десимпатизации структурные изменения, и для вызывания в ней приблизительно таких же структурных изменений, совершающихся и в матке некастрированных животных, был использован фолликулин. Фолликулин был инъецирован подопытным животным на третьей неделе после операции однократно в дозе 200 единиц (интрамускулярно).

Вопрос состоял теперь в том, в какой мере различным образом недесимпатизированная и десимпатизированная матки реагируют на фолликулин, т. е. в какой мере нервная система оказывает влияние на совершающиеся в матке под действием фолликулина изменения.

Кроме указанных опытов были еще проведены опыты над отдельными крольчихами с целью выяснения специальных вопросов.

Одна крольчиха была подвергнута унилатеральной десимпа-

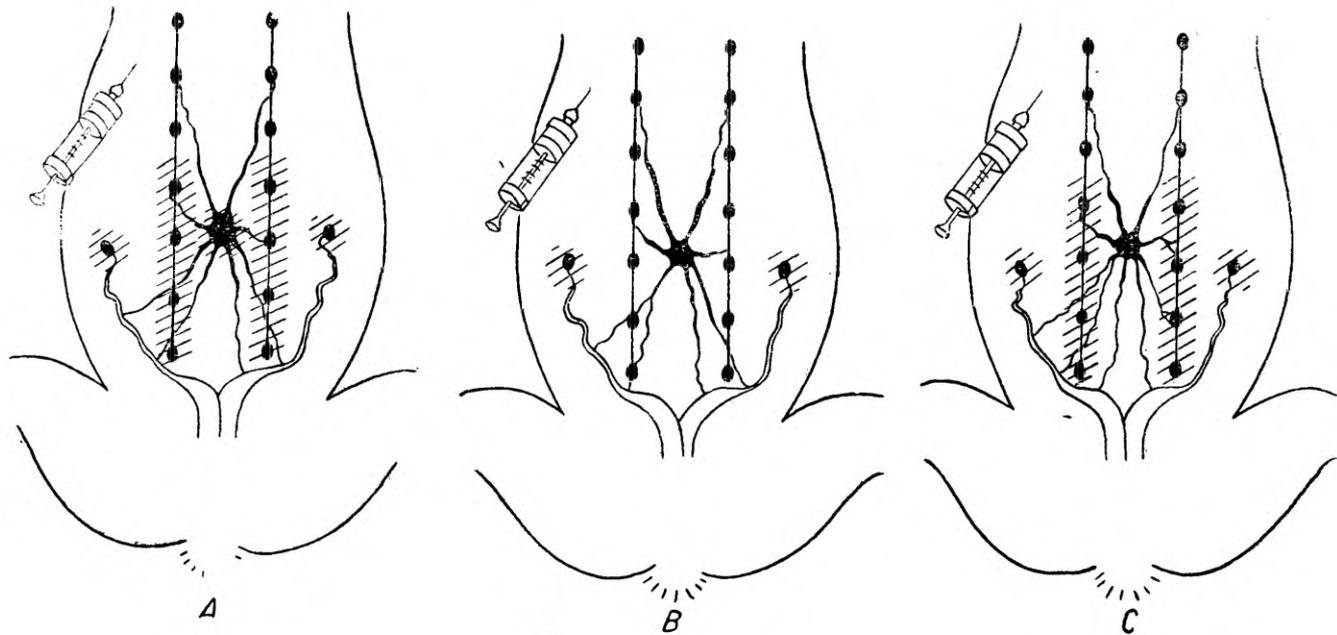


Рис. 2. Схема билатеральной косвенной десимпатизации матки крольчихи. Органы, расположенные на заштрихованных местах (лумбосакральные части обоесторонних симпатических стволов и обоесторонние яичники), удалены операционным путем.

- А. Животным через 14 дней после операции был инъцирован фолликулин.
 В. Простые кастраты (контрольные животные), которым фолликулин был инъцирован через 24 дня после кастрации.
 С. Животным через 26 дней после операции был инъцирован фолликулин.

тизации, но не была кастрирована, ей не был также инъцирован фолликулин. У этого подопытного животного под наблюдение был взят тургор в рогах матки: у забитого и вскрытого (анатомированного) животного концы рогов матки подверглись лигированию и рога при помощи шприца наполнялись фиксационной жидкостью с целью выпряжения стенок рогов матки.

Четыре крольчихи были оперированы, как и предыдущие, и позже подвергнуты случке для выяснения влияния косвенной десимпатизации на забеременение и последующие роды.

Операции — кастрирование и десимпатизация матки — были проведены при соблюдении всех правил асептики в неврогистологической лаборатории Тартуского государственного университета при содействии аспиранта К. Пыльдвере. Все операции были проведены при помощи локальной анестезии инъцированием 0,5% новокаина в место среза (субкутанно и интрамускулярно).

После вскрытия брюшной полости кишки были вдавлены в краниальную и правую половину брюшной полости и покрыты намоченными теплым физиологическим раствором салфетками. В дорсальной стенке брюшной полости, медиально от левого мочеточника и приблизительно 0,5 см влево от аорты, вдоль левой большой поясничной мышцы была надорвана брюшина, затем проникали между двумя поясничными мышцами. Отходящие от аорты в сторону поясничных позвонков артерии (aa. lumbales communes) и одноименные вены (4 вены) обнаруживались теперь очень легко, также скрещивающиеся с ними и простирающиеся близко и параллельно друг от друга в виде белых узловатых ниток симпатические стволы. Затем еще раз был инъцирован в названные стволы и ганглии новокаин, так как животные очень чувствительны к пересечению симпатического ствола и в противном случае могут рефлекторным образом оттеснить обратно на операционное поле отодвинутые в сторону кишки.

Далее симпатический ствол был освобожден от лумбальных артерий и вен приблизительно на протяжении четырех упомянутых кровеносных сосудов и перерезан на уровне краниального конца почки. Затем конец симпатического ствола был осторожно перетянут из-под лумбальных артерий и вен. Оператору облегчается ориентировка, если в то же самое время натянуть симпатический ствол с каудального конца. После этого ствол был перерезан и на каудальном конце и вырезанный отрезок удален.

При односторонней экстирпации симпатического ствола был удален левый ствол, так как он расположен дальше от вены и его удаление легче осуществить в операционно-техническом отношении.

Двухстороннее удаление симпатических стволов было осуществлено аналогичным путем.

У подопытных животных первой и второй серии удалялись во время десимпатизации одновременно и яичники. Пинцетом

был осторожно приподнят яичник, в то же время на мезоварий был наложен зажим с тоненькими концами. Затем мезоварий и соответствующая часть брыжейки яйцевода были лигированы стерильной шелковой лигатурой и яичник был удален при помощи скальпеля. Таким же образом был удален и другой яичник. Брюшная полость была зашита трехкратным швом — в отдельности мышцы, подкожная клетчатка и кожа. Место шва было смазано иодом и покрыто при помощи коллодия защитным марлевым бинтом. По истечении постоперационного травматического состояния, в среднем после трех недель, было осуществлено инъцирование фолликулина. Через 48 часов после инъекции фолликулина животные были забиты путем декапитации. Непосредственно после этого у животных были удалены матки, освобождены от широкой связки, и измерена штанген-циркулем с точностью до миллиметра длина рогов матки от конца рогов до бифуркации матки. Вес был определен с точностью до миллиграмма для каждого рога в отдельности.

В качестве фиксационной жидкости был использован 10% раствор нейтрального формалина.

Гистологические препараты были приготовлены с обоих концов (овариального и влагалищного) рогов матки, из средней части препараты не были приготовлены, так как рога матки крольчихи довольно короткие и одинаковой толщины.

Окрашивание осуществлялось главным образом методом Ван-Гизона, отчасти и гематоксилином и эозином. Срезы были толщиной в 8—12 микронов.

На поперечных срезах (5 срезов с каждого конца) была измерена толщина отдельных оболочек стенки рогов матки, для слизистой оболочки и высота складок как с антимезометриальной, так и мезометриальной стороны. По данным измерений была вычислена средняя арифметическая величина.

Для выяснения расположения и формы складок слизистой оболочки были сделаны микроснимки.

Для получения более детальной сравнительной картины на поперечном срезе вычислялась средняя величина поверхности слизистой и мышечной оболочек (последняя вместе с серозной оболочкой) и объем их на всем протяжении рога матки. Для этого микроскопическая картина поперечного среза целиком проектировалась на белую бумагу, причем контуры оболочек зарисовывались. На ту же бумагу проектировалась при помощи окулярной сетки (установленной на объектном столике) и поверхность в 1 мм^2 . Полученные контуры были взвешены с точностью до 1 мг; разделяя вес рисунка мышечной или слизистой оболочек на вес поверхности в 1 мм^2 , получили поверхность названных оболочек в мм^2 .

При умножении средней поверхности разреза мышечной и слизистой оболочек рогов матки на общую длину рогов матки был получен объем упомянутых оболочек в мм^3 .

3. Влияние косвенной десимпатизации на структурные изменения матки

Так как косвенная десимпатизация была осуществлена двояким (унилатеральным и билатеральным) способом, то полученные результаты представляются в отдельности.

При унилатеральной десимпатизации уже при макроскопическом наблюдении становилось очевидным, что десимпатизированный (левосторонний) рог матки был более красным и даже несколько более толстым, чем правосторонний (нормальный) рог. Широкая связка матки оказалась в сильной мере ожиревшей, ее толщина колебалась в пределах 0,5—1 см. В длине рогов матки обнаруживались различия: средняя длина левостороннего рога матки была 7,5 см, правостороннего — 6,4 см (табл. 1). Вместе с тем изменилось и соотношение длины между левосторонним и правосторонним рогами матки по сравнению с нормальными животными: средняя длина левостороннего рога была у нормальных животных 5,2 см, у правостороннего рога — 5,8 см. Вес левостороннего рога матки был в среднем на 65 мг больше, чем правостороннего: левосторонний рог матки весил 997 мг, правосторонний — 932 мг.

Анализ изменений отдельных оболочек стенки рогов матки показал следующее. Серозная оболочка была в общем толще на десимпатизированной стороне, превышая толщину оболочки недесимпатизированной стороны на 7 микронов в мезометриальной стенке и на 17 микронов в антимезометриальной стенке матки. Десимпатизация, следовательно, способствовала утолщению серозной оболочки, причем утолщение это в первую очередь заключалось в отечной инфильтрации ткани.

Толщина и объем мышечной оболочки десимпатизированного

Таблица 1

Данные измерений рогов матки крольчих при унилатеральной десимпатизации

№ № крольчих	Левосторонний рог		Правосторонний рог		Объем слизистой оболочки в мм ³	
	длина в см	вес в мг	длина в см	вес в мг	левосторонний	правосторонний
22	8,5	910	6,7	870	446,2	293,4
31	7,9	620	5,7	510	108,2	112,2
33	8,8	770	7,6	770	183,0	178,6
42	4,8	1690	5,5	1580	360,0	357,5
Среднее	7,5	997	6,4	932	274,6	235,4

рога матки в сравнении с толщиной и объемом нормального рога ясных изменений не показывают. Изменения в толщине мышечной оболочки можно квалифицировать как индивидуальные вариации (табл. 2) Соотношения толщины мышечной оболочки между мезометриальной и антимезометриальной стенками соответствуют также таковым в нормальной матке.

Толщина же васкулярной зоны, расположенной между мышечными слоями, была в десимпатизированном рогу матки всегда больше, чем в недесимпатизированном рогу. Прежде всего в этой зоне была сильнее развита соединительная ткань, проникая между кровеносными сосудами и образуя почти везде равномерный сплошной круг. Утолщению подвергались и кровеносные сосуды, главным образом вены. Можно было различить отдельные более крупные вены, поперечник которых равнялся 160×640 микр., в то время как на недесимпатизированной стороне поперечник самых крупных вен равнялся 192×400 микр.

Толщина слизистой оболочки, т. е. высота складок слизистой оболочки десимпатизированного рога матки как на мезометриальной, так и на антимезометриальной сторонах была больше, чем в нормальном рогу матки. Средняя высота складки слизистой оболочки рога недесимпатизированной матки была на анти-

Таблица 2

Толщина оболочек рогов матки крольчих при косвенной десимпатизации в микронах

(а — антимезометриальная, м — мезометриальная сторона)

№№ крольчих	Стенка матки	Серозная оболочка		Мышечная оболочка		Слизистая оболочка	
		лево-сторон.	право-сторон.	лево-сторон.	право-сторон.	лево-сторон.	право-сторон.
22	а	25	16	527	503	547	452
	м	54	40	734	725	1675	1446
31	а	70	16	131	245	246	160
	м	32	32	246	256	780	828
33	а	16	16	356	224	250	313
	м	32	32	530	476	1030	931
42	а	44	37	610	640	640	490
	м	72	58	1235	1330	2000	1320
Среднее	а	38	21	406	403	440	353
	м	47	40	686	696	1371	856

мезометриальной стороне 353 микр., на мезометриальной стороне — 856 микр. Соответствующие размеры средней высоты складок слизистой оболочки десимпатизированного рога матки были 440 микр. и 1371 микр. (табл. 2) Расположение и форма складок слизистой оболочки и соотношение высоты их между мезометриальной и антимезометриальной сторонами не отличались от таковых на нормальной половине. Эти обстоятельства проявляются и на поверхностном рельефе эндометрия (табл. I).

Соответственно этому и объем слизистой оболочки (эндометрия) десимпатизированного рога матки был больше (274,6 мм³), чем у недесимпатизированного рога матки (235,4 мм³) (табл. 1).

Сходным образом различался и эпителий эндометрия. Высота эпителиальных клеток десимпатизированного рога матки колебалась в пределах 9,6—16 микронов, в недесимпатизированном рогу матки в пределах 9,6—12,8 микронов. Среди клеток эпителия можно было наблюдать окрасившиеся двояким образом клетки — светлые с округленным ядром и более темные с удлинненным и узким ядром, но в эпителии десимпатизированного рога матки светлые клетки наблюдались в меньшем количестве, чем на недесимпатизированной стороне. Если, например, в эпителии слизистой оболочки недесимпатизированного рога матки под микроскопом в поле зрения попадались 2—4 светлых клетки, то на протяжении того же поля зрения на десимпатизированной стороне весьма часто не оказывалось ни одной. Наряду со светлыми клетками можно было наблюдать и делящиеся эпителиальные клетки, в собственном же слое слизистой оболочки и часто в непосредственной близости от них и блуждающие клетки — лимфоциты.

Строма слизистой оболочки оказалась, как на десимпатизированной, так и на недесимпатизированной стороне весьма богатой по содержанию клеток, в то время как субглангулярная полость (зона) содержала в избытке коллагенные волокна.

Железы десимпатизированного рога матки были более развиты, извилистее и длиннее, чем на противоположной стороне; притом они глубже проникали в собственный слой слизистой оболочки. Соответственно этому субглангулярный слой слизистой оболочки десимпатизированного рога матки был тоньше.

На поперечном срезе десимпатизированного рога матки число разрезов железистых трубочек больше (141), чем на недесимпатизированной стороне (112)

Различие наблюдалось и в среднем диаметре железистых трубочек: в десимпатизированном рогу матки средний диаметр железистых трубочек был 35 микронов, на недесимпатизированной же стороне 31 микрон.

Существенное различие между десимпатизированным и недесимпатизированным рогами матки обнаружилось при наполнении рогов матки фиксационной жидкостью (крольчиха № 2) стенки десимпатизированного рога матки вытягивались под дав-

лением фиксационной жидкости в большей мере, чем стенки рога на нормальной стороне. Вследствие этого рог десимпатизированной матки сделался относительно еще более толстым, одновременно его стенки утончились (табл. IV). Следовательно, тонус стенки рога десимпатизированной матки уменьшился.

Получены еще следующие данные измерений матки: левосторонний рог матки (десимпатизированный) был толще, короче и тяжелее, чем правосторонний — длина левостороннего рога была 7,3 см, вес его 940 мг, длина правостороннего рога была 8,3 см, вес 920 мг.

Относительно различий в мышечной оболочке дает нам представление сравнение ее объемов в обоих рогах матки. Объем мышечной оболочки в рогу десимпатизированной матки значительно больше (390 мм^2), чем в рогу недесимпатизированной матки (248 мм^3).

Так же, как в результате общего растяжения стенки матки толщина всей стенки уменьшается, так и васкулярная зона в мышечной оболочке левостороннего рога матки утончается. Кровеносные сосуды были заметно более сжаты, их диаметр стал совсем узким (шелевидным)

Объем слизистой оболочки рога матки на десимпатизированной стороне был также больше (282 мм^3), чем у рога недесимпатизированной матки (212 мм^3). Складки слизистой оболочки рога десимпатизированной матки почти совершенно исчезли (растянулись), только на мезометриальной стороне наблюдался ряд возвышавшихся подушек, понижавшихся в боковом направлении и потом совершенно исчезающих (табл. II) В недесимпатизированной матке складки сохранились, но в весьма слабом виде, растяжение не было здесь столь значительным.

Железы слизистой оболочки также растянулись, и сравнение их являлось затрудненным, но на поперечных срезах в численном соотношении разрезов железистых трубочек наблюдалось такое же различие, как и у предыдущих подопытных животных: на поперечном срезе рога десимпатизированной матки число поперечных разрезов железистых трубочек больше (148), чем у рога недесимпатизированной матки (106).

Какие изменения происходят в результате косвенной билатеральной десимпатизации, выявлялось изучением второй серии подопытных животных. Одновременно при этих опытах обращалось внимание и на промежуток времени между десимпатизацией и инъекцией фолликулина. Для этого одной крольчихе того же помета, что и подопытная крольчиха с десимпатизированной маткой, на 14-й день после операции был инъецирован фолликулин, второй — на 26-ой день после операции. Таким образом поступили с подопытными животными обоих пометов. Животные были забиты спустя 48 часов после инъекции фолликулина одновременно с простыми кастратами (контрольными животными) которым также был инъецирован фолликулин.

В обеих сериях опытов имеются, таким образом, следующие подопытные животные: 1) десимпатизированные, кастрированные и через 14 дней после операции инъецированные фолликулином (А группа). 2) десимпатизированные, кастрированные и через 26 дней после операции подвергнутые воздействию фолликулином (С группа) и 3) простые кастраты, но также инъецированные фолликулином (В группа) (рис. 2)

Измерения свежего материала показали, что заметные различия в длине матки у подопытных и контрольных животных не проявляются. Все же рога матки подопытных животных с десимпатизированной маткой были более розовыми, чем у простых кастратов, рога матки которых были бледнее. Широкая связка матки оказалась у простых кастратов сильно ожиревшей, у других же широкая связка матки ожирела в меньшей мере.

Рассмотрим прежде всего объемные соотношения мышечной оболочки. Объем мышечной оболочки (вместе с объемом серозной оболочки) равнялся у кастратов (у контрольных животных, группа В) в среднем 564 мм^3 , у подопытных животных группы А — 459 мм^3 и у подопытных животных группы С — 803 мм^3 . Таким образом, кажется, что объем мышечной оболочки в результате десимпатизации вначале уменьшается, но позже, по истечении некоторого времени, снова увеличивается и даже превышает объем мышечной оболочки рогов матки недесимпатизированных животных (как это наблюдалось и при односторонней десимпатизации)

Изменения объема мышечной оболочки стенки рогов матки отражаются и в толщине мышечной оболочки. Толщина мышечной оболочки рогов матки (вместе с толщиной серозной оболочки) контрольных животных (В группа) равнялась на мезометриальной стороне 451 микрону и на антимезометриальной стороне 354 микронам. Соответствующие размеры у подопытных животных группы А — 465 микр. и 259 микр., у подопытных животных группы С — 974 микр. и 414 микр.

Изменения, происходящие в мышечной оболочке рогов десимпатизированной матки, проявляются и в толщине васкулярной зоны мышечной оболочки. В течение двух недель после операции (десимпатизации) толщина васкулярной зоны уменьшается. Изменяются и величина и форма артерий и в особенности диаметр вен. Вначале диаметр их сильно уменьшается, а потом увеличивается, достигая размеров, характерных для контрольных животных. У контрольных животных средний диаметр артерий был 45×75 микр., диаметр вен — 82×238 микр., у подопытных животных группы А соответствующие размеры — 36×41 микр. и 44×68 микр., у подопытных животных группы С — 42×62 микр. и 81×205 микр.

Слизистая оболочка рогов матки, реагирующая, как известно, в большей мере на воздействие фолликулина, чем мышечная оболочка, в результате двусторонней косвенной десимпатиза-

ции уменьшается в объеме и, таким образом, не в состоянии реагировать на воздействие фолликулина в обыкновенном размере. С течением времени способность реагировать в некоторой мере, кажется, восстанавливается. У подопытных животных группы С объем рогов матки по сравнению с подопытными животными группы А увеличивается, но все же не достигает объема слизистой оболочки рогов матки контрольных животных (группы В).

Соответствующие метрические данные следующие: средний объем слизистой оболочки рогов матки контрольных животных (В) — 603 мм³, у подопытных животных группы А — 444 мм³ и у животных группы С — 476 мм³.

То же самое отражается и в высоте складок слизистой оболочки, причем соотношение расположения и высоты складок на мезо- и антимезометриальной стенках соответствует таковому у слизистой оболочки рогов нормальной матки. Минимальная высота складок слизистой оболочки рогов матки у контрольных животных (на антимезометриальной стороне) — 412 микр. и максимальная (на мезометриальной стороне) — 1011 микр. У других крольчих того же помета группы А соответствующие размеры всего только 272 микр. и 930 микр., но у крольчих того же помета группы С — 279 микр. и 1223 микр.

Толщина эпителия слизистой оболочки у контрольных животных (В) колеблется в пределах 9,6—16 микр. Ядро и цитоплазма клеток эпителия окрасились почти равномерно: светлые клетки не наблюдаются. Ядра клеток эпителия расположены на одинаковой высоте.

У подопытных животных группы А эпителий слизистой оболочки тоньше, высота эпителиальных клеток колеблется в пределах 6,4—12,8 микр. Клетки окрашены сравнительно равномерно (табл. III, фотоснимок 4).

Среди эпителиальных клеток можно различить клетки двоякой формы: одни больше и с округленным ядром, другие с удлиненным ядром. Первые похожи на вышеописанные светлые клетки, только их ядра не окрашены в такой интенсивной мере, как у светлых клеток.

Но высота эпителия слизистой оболочки рогов матки животных группы С превышает в значительной мере высоту эпителия у контрольных животных, доходя до 12,4—25,6 микр. Также очень сильно бросается в глаза наличие двоякого рода клеток: более темных узких клеток, с интенсивно окрасившимися удлиненными ядрами, и более широких со светлой цитоплазмой и с округленными, менее интенсивно окрасившимися ядрами клеток, причем ядро расположено в центральной части клетки (табл. III, фотоснимок 3).

Если эпителий слизистой оболочки десимпатизированной матки сравнительно весьма сильно и характерным образом реагирует на воздействие фолликулина, то в отношении соединительнотканых элементов собственного слоя слизистой оболоч-

ки этого утверждать нельзя. Но все же следует отметить, что весьма большие различия обнаружались в толщине субглангулярного слоя, что показывает, что glandулярный слой — маточные железы — реагирует на фолликулин опять-таки весьма интенсивно.

Среднее число разрезов железистых трубочек отражает как общее обилие желез, так и их длину (извилистость и проникновение их в различные глубины собственного слоя слизистой оболочки). У контрольных животных можно было насчитать в среднем 215 разрезов железистых трубочек, у подопытных животных группы А — 140 и у подопытных животных группы С — 264.

Средний диаметр железистых трубочек у животных контрольной группы равнялся 36 микр., у подопытных животных группы А — 28 микр. и у животных группы В — 40 микр.

Следовательно, железы слизистой оболочки десимпатизированной матки реагируют с такою же закономерностью на фолликулин, как и эпителий слизистой оболочки: вначале желез меньше и они короче, чем у контрольных животных, но по истечении постоперационного периода восстанавливается способность реагирования желез, даже превышая таковую у контрольных животных.

Такая параллельность в способности реагирования на воздействие фолликулина проявляется даже в строении эпителия железистых клеток: у животных, у которых в слизистой оболочке рогов матки светлые клетки не встречаются (простые кастраты), не встречается их и в эпителии желез; там же, где в эпителии можно констатировать наличие клеток с округленными ядрами, или светлых клеток, встречаются такие клетки и в эпителии желез.

4. Влияние косвенной десимпатизации матки на забеременение и роды

Подопытных животных было 4. Все они были подвергнуты односторонней косвенной десимпатизации матки.

По истечении одного месяца после операции три крольчихи были случены. Две из них не забеременели. Третья же крольчиха была забита через 10 дней после случки и при вскрытии она оказалась забеременевшей: в правостороннем (недесимпатизированном) роге матки находилось 6 живых зародышей. Зародыши прикреплялись на мезометриальной стенке рога матки на расстоянии 0,8 см друг от друга. По внешности все зародыши были более или менее одинаковой величины. Левосторонний нормальный рог матки был пустой, так как в результате операции яйцевод и левосторонний яичник оказались окруженными соединительной тканью, вследствие чего ампула яйцевода была заграждена и проникновение яйцеклеток в яйцевод сделалось невозможным. Также не совершилось внутренней трансмиграции зародышей.

По Б. Н. Тихонову (1952) зародыши (оплодотворенные яйцеклетки) после имплантации мигрируют в матке. В результате этого количественное отношение зародышей в рогах матки уравнивается и избегается чрезмерное скопление зародышей на одной стороне. Но по выводам А. П. Студенцова (1949) зародыш приостанавливается только в тех частях матки, которые наиболее благоприятны для его развития. Если же соответствующая слизистая оболочка рогов матки к этому недостаточно подготовлена, миграция продолжается.

Четвертая крольчиха была случена через два месяца после операции. Спустя 30 дней после случки эта крольчиха принесла 6 жизнеспособных крольчат, постнатальное развитие которых протекало совершенно нормально.

Принимая во внимание, что по данным Дюкеса (H. H. Dukes, 1955) время носки у крольчих варьирует в пределах от 30 до 32 дней и что по В. Н. Тихонову (1952) среднее количество крольчат в одном помете составляет 7,3, и что по личным наблюдениям и 6 крольчат в одном помете следует считать совершенно нормальным, можно сказать, что косвенная десимпатизация матки, если за ней следует забеременение, не влияет на продолжительность времени носки и не уменьшает количества крольчат в помете. Забеременение же оказывается при косвенной десимпатизации матки воспрепятствованным, по крайней мере в первом месяце после операции.

5. Заключение

Косвенная десимпатизация матки (удаление лумбосакрального отдела симпатического ствола) обуславливает структурные изменения ее стенки.

Для вызывания ясно ограниченных различий между десимпатизированной и недесимпатизированной матками является целесообразным перевести в начале опыта матки подопытных животных при помощи овариоэктомии в состоянии длительного функционального покоя, а затем действием фолликулина вызвать пролиферативные изменения в стенке матки.

Способность реагирования десимпатизированных и недесимпатизированных (контрольных) маточных рогов на фолликулин является различной, причем более существенные пролиферативные изменения проявляются на оперированной стороне.

Изменения в мышечной оболочке десимпатизированной матки являются небольшими. Можно констатировать падение тургора мышечной ткани, ослабление стенки матки и приметную растянутость ее. Васкулярная зона, расположенная между мышечными слоями, толще вследствие как увеличения количества соединительнотканых элементов, так и расширения артерий и вен.

Реакция слизистой оболочки десимпатизированных маточных рогов на фолликулин выражается также в более сильной мере

по сравнению с таковой недесимпатизированных маточных рогов: абсолютная высота складок увеличивается как в антимезометриальной, так и в мезометриальной стенке; в связи с этим увеличивается и объем слизистой на десимпатизированной стороне. Таким же образом изменяются и эпителиальные клетки и железы эндометрия. Эпителий слизистой десимпатизированных маточных рогов является более высоким, чем эпителий противоположной стороны, но в то же время среди эпителиальных клеток не наблюдаются более увеличенные и с округленным ядром клетки, которые являются характерными в нормальной матке.

Маточные железы десимпатизированных рогов являются более длинными и извилистыми, чем железы контрольных рогов.

При билатеральной косвенной десимпатизации объем отдельных оболочек маточных рогов в течение постоперационного периода уменьшается, но позднее снова увеличивается, почти достигая величины соответствующих объемов контрольного животного (слизистая оболочка) или даже превосходя их (мышечная оболочка). Аналогичным изменениям подвергаются и маточные железы и маточный эпителий. Эпителиальные клетки в постоперационном периоде становятся сходными как по окраске и форме, так и по величине, но в то же самое время более низкими, чем у контрольного животного. Позже эпителий слизистой становится более высоким и в нем проявляются митозы и светлые клетки с округленным ядром.

Косвенная десимпатизация матки является в некоторых случаях, по крайней мере в первом месяце после операции, препятствием забеременению. Если же забеременение происходит, то названная десимпатизация заметных изменений ни в родильном процессе, ни в длительности беременности и количестве плодов не вызывает.

Литература

- Goltz u. Freusberg. 1901. Über den Einfluß des Nervensystems auf die Vorgänge während der Schwangerschaft u. des Gebärcates. Arch. f. Physiol., Bd. 9. Neubearbeitet von Dr. Merkel, Braunschweig.
- Васц, Z. M. 1932. The effect of sympathectomy on sexual functions, and the maternal behavior of the albino rat. The Amer. Jour. Physiol., Vol. 99, № 2.
- Stieve, H. 1952. Einfluß des Nervensystems auf Bau und Tätigkeit d. Geschlechtsorgane d. Menschen. Stuttgart.
- Brandmann, F., Sieber, F. 1954. Histologische Untersuchungen an Hoden nach Sympathektomie wegen Megakolon im Kindersalter. Zbl. Chirurgie, 79, № 3.
- Dukes, H. H. 1955. The Physiology of domestic animals. London.
- Аракелян М. А. и Павлов Е. Ф. 1953. Овуляция и выживаемость эмбрионов у кроликов при денервации яичников. Журнал общей биологии, том XIV, 6.
- Астринский С. Д. 1952. Развитие иннервации полового аппарата женщины. Акад. мед. наук СССР
- Богдашев Н. Ф. и Елисеев А. И. 1957. Молочные железы сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз.

- Петров-Маслаков М. А. 1952. О нейрогенных дистрофиях женских половых органов. Ленинград.
- Попов Н. Ф. 1953. Исследования по физиологии коры головного мозга животных. Москва.
- Студенцова Т. Л. 1949. Интермуральная нервная система матки коровы. Ученые записки Казанского ветеринарного института, том 56.
- Тихонов В. Н. 1952. Плодовитость домашней свиньи в связи с некоторыми условиями внутриматочного развития плодов. Журнал общей биологии, том XIII, 1.
- Фельдман Н. Ф. 1935. Экспериментально-морфологические исследования иннервации женского полового аппарата. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, том XIV № 4, Ленинград.

KÜÜLIKU EMAKA KAUDSEST DESÜMPATISATSIOONIST

S. Aul

Zoologia kateeder

Resümee

1. Emaka kaudne desümpatisatsioon (sümpaatilise tüve lum-bodorsaalse osa resektsioon) kutsub esile struktuurseid muutusi emaka seinas.

2. Et kõikide katseloomade desümpatiseeritud ja desümpatiseerimata emakates samasuunalisi selgepiirilisi erinevusi esile kutsuda, osutub otstarbekaks katseloomade emakad katse algul ovarioektoomia kaudu viia füsioloogilisesse soikeseisundisse ja hiljem mõjustada neid follikuliiniga proliferaatiivsete muutuste esilekutsumiseks emaka seinas.

3. Unilateraalselt desümpatiseeritud emakasarved ja desümpatiseerimata emakasarved reageerivad follikuliinile erinevalt, kusjuures opereeritud pooles on poliferaatiivsed muutused suuremad kui opereerimata pooles.

4. Follikuliiniga mõjustatud katseloomadel võis täheldada emaka raskuse suurenemist desümpatiseeritud poolel. Perimeetrium pakseneb, kuid peamiselt kudede ödeemilisuse tõttu. Kuigi lihaskesta paksus on desümpatiseeritud poolel väiksem kui desümpatiseerimata poolel, sest emaka turgorsus on langenud ja ta on muutunud lõdvaks ning silmapaistvalt väljavenitatavaks, muutub lihaskihtide vahel asetsev vaskulaartsoon paksemaks niihästi sidekoeliste elementide rohkenemise kui ka arterite ja veenide laiendamise tagajärjel.

5. Unilateraalselt desümpatiseeritud emakasarve limaskesta (endomeetriumi) reaktsioon follikuliinile on samuti suurem kui desümpatiseerimata poolel: kurdude absoluutne kõrgus nii anti-mesometriaal- kui ka mesometriaalseinas suureneb, sellega seoses suureneb ka kogu endomeetriumi maht desümpatiseeritud poolel.

Samasuunaliselt erinevad ka endomeetriumi epiteelirakud ja näärmed. Desümpatiseeritud emakasarve endomeetriumi epiteel on kõrgem kui vastaspoolse emakasarve epiteel. Samal ajal aga puuduvad epiteelirakkude hulgas suuremad ja ümarja tuumaga rakud, mis on iseloomulikud normaalse emaka endomeetriumi epiteelile.

Uteriinnäärmed desümpatiseeritud poole emakasarves on pikeamad ja väänilisemad, võrreldes kontrollsarve näärmetega.

6. Bilateraalse kaudse desümpatisatsiooni korral emakasarve üksikute kestade maht operatsiooni järel väheneb, hiljem aga suureneb uuesti, küündides peaaegu kontroll-looma vastavate mahtude suuruseni (limaskest) või ületades selle (lihaskest). Sama maksab uteriinnäärmete ning emaka limaskesta epiteeli kohta. Epiteelirakud on operatsiooni järel ühesuguse kuju ning suurusega ja värvuvad ühtlaselt, samas aga madalamad kui kontroll-loomal. Hiljem kõrgeneb emaka limaskesta epiteel ja tekib ümarja tuumaga heledaid rakke. Ühtlasi leidub samas epiteelis ka mitoosid.

7. Emaka kaudne desümpatisatsioon näib tiinestumist takistavat, vähemalt esimesel kuul pärast operatsiooni. Kui aga tiinestumine siiski toimub, siis nimetatud desümpatisatsioon märgata- vaid muutusi sünnitusprotsessis, kandeaja pikkuses ja poegade arvus esile ei kutsu.

ÜBER DIE INDIREKTE DESYMPATHISATION DER GEBÄRMUTTER DES KANINCHENS

S. Aul

Zusammenfassung

1. Die indirekte Desympathisation der Gebärmutter (Resektion des lumbo-sakralen Teiles des sympathischen Grenzstranges) verursacht Strukturveränderungen in deren Wand.

2. Zwecks Hervorrufung eindeutiger Unterschiede zwischen dem desympathisierten und nichtdesympathisierten Uterus, erweist es sich als zweckmäßig die Gebärmutter der Versuchstiere zu Anfang des Versuchs durch Ovarioektomie in den Zustand der physiologischen Ruhe zu versetzen und später der Follikulinbeeinflussung zu unterziehen, um proliferative Veränderungen in der Gebärmutterwand hervorzurufen.

3. Das Reagierungsvermögen der desympathisierten und nicht-desympathisierten Uterushörner auf Follikulin ist verschieden, wobei die proliferativen Veränderungen auf der operierten Seite größer sind.

4. Es konnte bei den follikulisierten Tieren eine Gewichtszunahme des Uterus auf der desympathisierten Seite beobachtet werden. Das Perimetrium nimmt an Dicke zu, hauptsächlich in-

folge der Ödematosität der Gewebe. Obgleich die Dicke des Myometriums auf der desympathisierten Seite geringer ist, da der Turgor gefallen und infolgedessen die Dehnbarkeit der Muskelhaut auffallend groß ist, nimmt jedoch die zwischen den Muskelschichten gelegene Vaskularzone an Dicke zu, sowohl infolge einer Vermehrung der Bindegewebeelemente als auch Erweiterung der Arterien und Venen.

5. Die Reaktion der Schleimhaut (des Endometriums) der desympathisierten Uterushörner auf Follikulin ist im Vergleich mit derjenigen der nichtdesympathisierten Uterushörner gleichfalls stärker ausgeprägt: die absolute Höhe der Falten nimmt zu, sowohl in der anti- als auch in der mesometrialen Wand. Im Zusammenhang damit vergrößert sich auch das ganze Volumen des Endometriums des desympathisierten Uterushornes. In gleicher Weise verhalten sich auch die Epithelzellen und Drüsen des Endometriums. Das Epithel des Endometriums der desympathisierten Uterushörner ist höher als dasjenige des Endometriums der Kontrollseite, gleichzeitig fehlten aber unter den Epithelzellen größere und abgerundete Kerne enthaltende Zellen.

Die Uterindrüsen auf der desympathisierten Seite sind im Vergleich zu den Drüsen der Kontrollhörner länger und gewundener,

6. Bei beiderseitiger indirekter Desympathisation vermindert sich während der postoperativen Periode das Volumen der einzelnen Häute der Uterinhörner, später vergrößert sich das Volumen wieder, beinahe die Grenzen der entsprechenden Umfanggrößen des Kontrolltieres erreichend (Schleimhaut) oder dieselben sogar übertreffend (Muskelhaut). Dasselbe gilt auch für die Uterindrüsen und das Epithel der Schleimhaut. Die Epithelzellen sind während der postoperativen Periode von gleicher Form und Größe, gleichzeitig jedoch niedriger als beim Kontrolltier und färben sich gleichmäßig. Später nimmt das Epithel der Schleimhaut an Höhe zu, und es entstehen helle Zellen mit abgerundeten Kernen. Gleichzeitig kann man bei demselben Epithel auch Mitosen beobachten.

7 Die indirekte Desympathisation des Uterus scheint das Eintreten der Schwangerschaft zu verhindern. Wenn aber die Schwangerschaft doch zustande kommt, dann verursacht die genannte Desympathisation keine bemerkenswerten Veränderungen im Gebärdakt, in der Dauer der Trächtigkeit und in der Anzahl der Jungen im Wurf.



Табл. 1. Рельеф слизистой оболочки матки крольчихи. 1 и 3 — десимпатизированные и подвергнутые воздействию фолликулина рога матки; 2 и 4 — неде-симпатизированные, но подвергнутые воздействию фолликулина рога матки тех же животных. Направление продольной оси органа проходит сверху вниз. Увеличение всех снимков 8х.

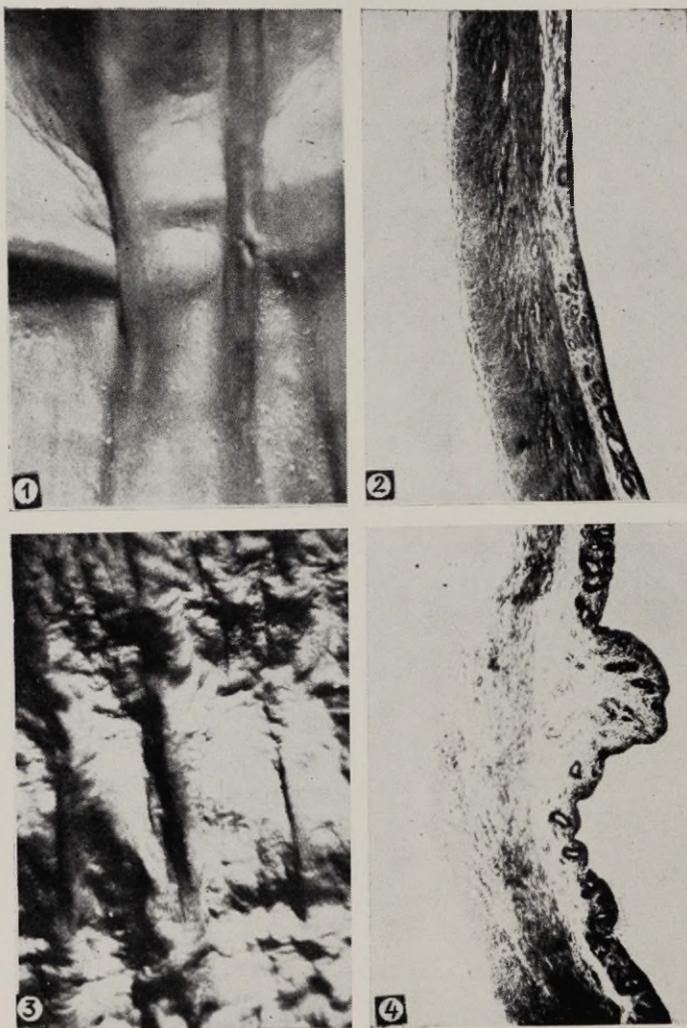


Табл. 11. Вытянутый рельеф слизистой оболочки десимпатизированного рога матки крольчихи (1) и тот же рог матки на поперечном срезе (2); поверхностный рельеф слизистой оболочки недесимпатизированного (правого) рога матки того же животного (3) и поперечный срез стенки рога матки в вытянутом виде (4). Направление продольной оси органа проходит поперек оси таблицы. Увеличение рельефа 9х, увеличение поперечных 54х.

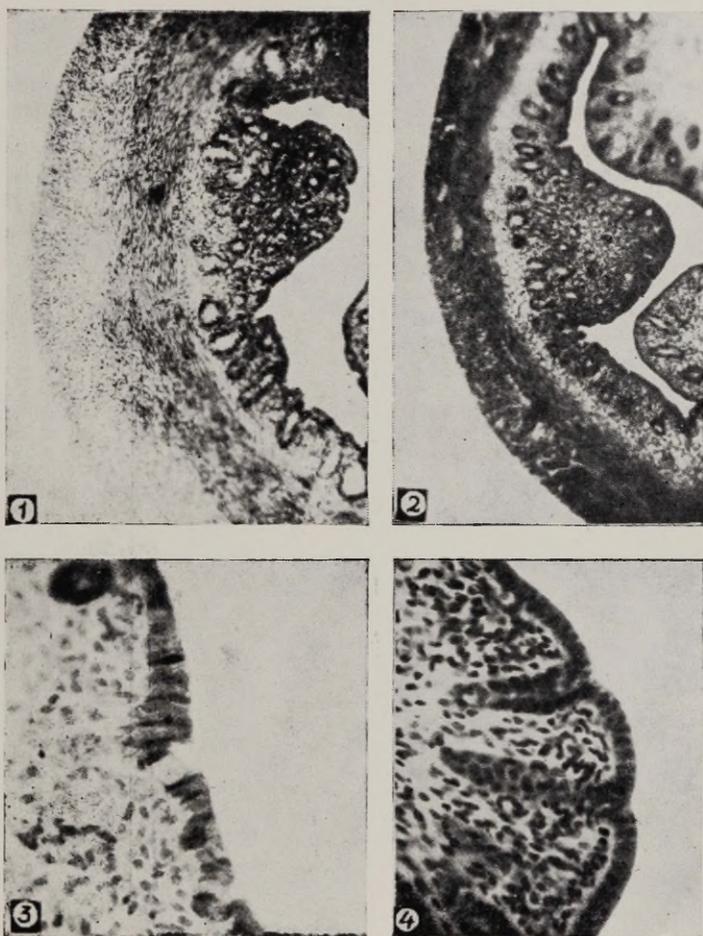


Табл. III. Поперечный срез рога матки крольчихи при косвенной билатеральной десимпатизации. Наверху (1) спустя 26 дней после десимпатизации и (2) поперечный срез рога матки, подвергнутого через 14 дней после десимпатизации воздействию фолликулина. Увеличение в обоих случаях 54х. Внизу эпителий слизистой оболочки тех же маток через 26 дней (3) и 14 дней (4) после десимпатизации. Увеличение обоих снимков 280х.

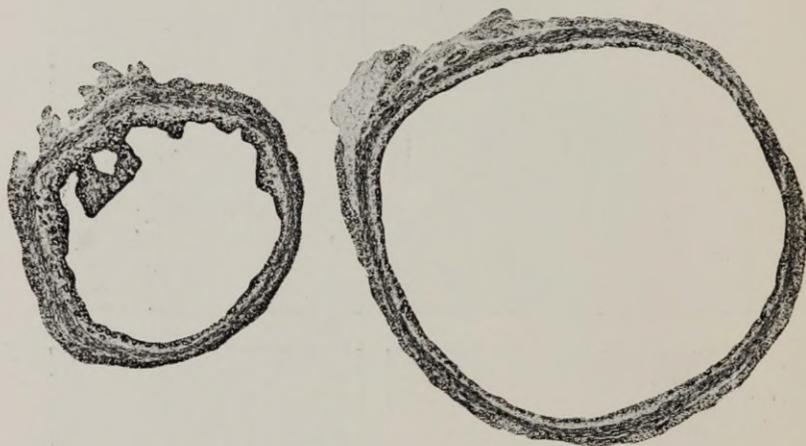


Табл. IV. Поперечный срез левого рога матки крольчихи при косвенной десимпатизации (направо) и поперечный срез недесимпатизированного рога матки того же животного (налево) при одинаковом увеличении и наполнении фиксационной жидкостью при одинаковом давлении. Стенка десимпатизированного рога матки под давлением фиксационной жидкости вытянулась в заметно большей мере, чем у контрольного животного.

EMAJÕE LUHAVEEKOGUDE PLANKTON

A. Lumberg

Zooloogia kateeder

Emajõe luhaveekogude planktoloogiline uurimine moodustab ühe osa Eesti NSV Teaduste Akadeemia Bioloogia Instituudi ja Tartu Riikliku Ülikooli zooloogia kateedri poolt ajavahemikus 1947—1953 teostatud Emajõe hüdrobioloogilisest uurimistööst ja on esimene sellelaadiline Eesti NSV-s. Käesolevas artiklis esitatakse uurimistöö tulemused planktoni osas, käsitledes luhaveekogude avaosa planktoni, eriti zooplanktoni kvalitatiivset ja kvantitatiivset koosseisu.

Emajõe ülem-, osalt ka keskjooksul jõe vahetus läheduses asuvatest luhaveekogudest kuulub enamik Zadini (1950) klassifikatsiooni põhjal vanajõgede hulka.

Nimetatud veekogude iseloomustamiseks tooksin järgmised andmed prof. H. Riikojala (1956) järgi.

1948. a. uurimisekspeditsioonil registreeriti ja nummerdati kokku 59 luhaveekogu, milles vaatlusperioodil oli vett. Neist enamik (42) asetseb Emajõe Pede ja Amme jõe vahelises lõigus, mõlemal pool jõge (joonis artikli lõpus).

Luhaveekogude pikkus, mis varieerus enamasti 30-st meetrist kuni 3 km-ni, ei ületanud tavaliselt 0,5 km; nende laius oli 30—40 m ning sügavus 2,0—3,5 m (suurim sügavus 7 m).

Osa jõe vahetus läheduses asetsevaid luhaveekogusid oli vaatlusperioodil Emajõega kas üht või mõlemat otsa pidi ühenduses, teine osa aga jõest isoleeritud. Tihe kontakt jõe ja luhaveekogude vahel esines kõrgvee ajal, millal luhaveekogud olid ühendatud Emajõega ja omavahel.

Vee värvus oli kõige sagedamini rohekaskollane, kuid rohekaskollase kõrval esines ka pruunikaskollast, hallikasrohelist ja pruuni vett. Vee läbipaistvus kõikus 0,3 ja 3,6 m vahel.

Luhaveekogudes esines otsene soojuse kihitus ja hapnikuhulga vähenemine kuni puudumiseni veekogu sügavuse suurenemisega. Termiline kihitus oli eriti ilmne umbsetes veekogudes.

Enamikus luhaveekogudes oli taimestik rikkalik. Amfibiontsetest liikidest esinesid *Phragmites communis*, *Scirpus lacustris*,

edasi *Equisetum limosum*, *Sium latifolium*, *Sagittaria sagittifolia*, *Typha angustifolia*, *Glyceria aquatica*, *Butomus umbellatus* jt. Poolsukeldunud taimede vöündis olid *Nuphar luteum*, *Potamogeton natans*, *Nymphaea alba*, harva *Polygonum amphibium*, *Nymphaea candida* ja *Nuphar pumilum*. Sukeldunud taimedest olid esikohal *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus* ja *P. zosterifolius* ning veepinnal ujuvaist taimedest sagedased *Elodea canadensis*, *Stratiotes aloides*, *Hydrocharis morsus-ranae* ja *Lemna trisulca*.

Planktoloogiline materjal koguti 36-st suuremast luhaveekogust avavee-alalt 8. VII—15. VIII 1948. ja 18. VII—12. VIII 1949. a. toimunud Emajõe uurimise ekspeditsioonidel. Kokku võeti 91 planktoniproovi, neist 1948. a. 47 kvantitatiivset ja 31 kvalitatiivset ning 1949. a. 13 kvantitatiivset proovi.

Seejuures kasutati väikest Apsteini tüüpi koonuseta planktonivõrku kvantitatiivsete ja koonusega sama tüüpi võrku kvalitatiivsete proovide võtmiseks. Planktonivõrgud valmistati siidgaasist nr. 25.

Kvantitatiivsed proovid võeti planktoni vertikaalse leviku selgitamiseks ka kuni 4,5 m sügavusest veest. Proovide võtmisel vee sügavamatest kihtidest kasutati planktonipumpa. Kvantitatiivsete proovide võtmisel kurnati läbi planktonivõrgu 100, ja kui sestonit oli rohkesti, siis 50 liitrit vett. Kvalitatiivsed proovid võeti nn. horisontaal- ja vertikaalproovidena. Horisontaalproovide võtmisel veeti võrku mõni minut vee pinnakihi paadi järel. Vertikaalproovide võtmisel teostati võrguga 5 tõmmet veekogu põhjast kuni pinnani. Proovid fikseeriti 4%-lise formaliiniga.

Kvantitatiivsed proovid kontsentreeriti nii, et proovi 1 cm³ vastaks 1 liitrile veele looduses (s. o. 50-liitrised proovid 50-le ja 100-liitrised proovid 100 cm³-le). Edasi töötati proovid läbi loendusmeetodil. Organismide loendamiseks asetati kolb-pipetiga hästi läbisegatud proovist 0,5 cm³ mikroskoobi loenduslauale ja loendati proovitilgas leiduvad füto- ja zooplankterid perekondade kaupa; kui perekonda polnud võimalik määrata, siis loendati plankterid ka suuremate süsteemiliste üksuste kaupa. Koloniaalsete vormide puhul loendati koos kolooniad ja neist eraldunud organismid. Igast proovist loendati 4 korda 0,5 cm³. Kui proovis oli hõljeaineid palju, siis lahjendati proov enne loendamist vastavalt vajadustele. Seejärel arvutati nelja loenduse keskmine. Hiljem vaadati kogu proov läbi binokulaarmikroskoobis ja loendati need plankterid, kes vähese esinemise tõttu proovis ei sattunud pipetti. Lõpuks arvutati füto- ja zooplankterite arv 1 m³ vee kohta.

Emajõe luhaveekogude fütoplanktonis esinevad *Flagellatae*, *Chlorophyceae*, *Heterocontae*, *Diatomeae* ja *Cyanophyceae* hõimkonnad.

Flagellaatidest esinevad uuritud luhaveekogudes perekonnad *Mallomonas*, *Dinobryon*, *Peridinium*, *Ceratium*, *Euglena*, *Phacus* ja *Trachelomonas*. Kõik loetletud vormid peale *Euglena* esinevad enamikus luhaveekogudes. *Euglena* kohtumus on teistega võrrel-

des tunduvalt väiksem, esinedes 36-st uuritud veekogust ainult 14-s. Kõige sagedamini esinevaks flagellaadiks on *Trachelomonas*, mis puudub ainult 3 veekogus (nr. 3, 4, 12). *Trachelomonas*'e kõrval on sagedamini esinevateks vormideks *Dinobryon*'i, *Ceratium*'i ja *Peridinium*'i liigid, moodustades peamise osa flagellaatide, mõnes luhaveekogus aga koguni kogu fütoplanktoni biomassist.

Klorofütseede hulgas on suurema kohtumuse ja arvukusega *Pediastrum*, *Staurastrum*, *Mougeotia* ja *Scenedesmus*, harvemini võidi konstateerida *Closterium*'i ja *Cosmarium*'i esinemist; *Pandorina*, *Volvox* ja *Spirogyra* esinesid väga harva.

Botryococcus Braunii oli luhaveekogudes ainuke *Heterocontae* esindaja ja teda leiti umbes ühes kolmandikus uuritud luhaveekogudest.

Diatomeed on autori andmeil kvalitatiivselt kõige rikkalikum vetikate hõimkond Emajõe luhaveekogudes, domineerides teiste rühmade kõrval oma 16 perekonnaga: *Melosira*, *Attheya*, *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Eunotia*, *Synedra*, *Gyrosigma*, *Navicula*, *Amphora*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Nitzschia*, *Cymatopleura*, *Surirella* ja *Campylodiscus*. Neist *Attheya*, *Eunotia*, *Amphora* ja *Campylodiscus* esinesid väga harva ja üksikute eksemplaridena.

Luhaveekogude sinivetikad on süstemaatiliselt kõige nõrgemini läbi töötatud. *Chroococcales*'test tuleb märkida *Microcystis*'e ja *Hormogonales*'test *Anabaena* ja *Aphanizomenon*'i esinemist.

Võrreldes luhaveekogude ja Emajõe suvise fütoplanktoni kvalitatiivset koosseisu esitatud süstemaatiliste üksuste piires, ilmnevad mõningad erinevused. Flagellaatide plankton on rikkalikum luhaveekogudes. Nii esinevad neis sagedasti *Mallomonas*'e, *Phacus*'e ja *Trachelomonas*'e liigid, mida samaaegselt Emajõe planktonis ei leitud. Kvalitatiivselt rikkalik flagellaatide floora esines väiksemates umbsetes seisuveega ja nõrga vooluga luhaveekogudes. Samuti ei leitud Emajões rohevetikatest *Volvox sp.*, mida luhaveekogudes, kuigi harva, esines.

Emajõe luhaveekogude avaosa zooplanktoni kvalitatiivsel analüüsil konstateeriti 71 liigi esinemist, neist ainurakseid 15, rotatoore 28, kladotseere 25 ja kopepoode 3 liiki. Tegelikult on luhaveekogudes zooplankterite liikide arv suurem ja võib määrata jäänud liikide arvel tõusta vähemalt 80-le.

Zooplankterite liikide arv eri luhaveekogudes on erinev, varieerudes 5—30-ni. Minimaalne liikide arv — 5—4 rotatoori liiki ja 1 kladotseeri liik — esineb veekogus nr. 52. Liikide väikese arvu poolest paistavad silma ka veekogud nr. 10 ja 12 — mõlemad 8 liigiga, neist 7 liiki rotatoore ja 1 liik kladotseere. Maksimalne liikide arv 30 leiti veekogus nr. 18, neist ainurakseid 4, keriloomi 14, kladotseere 9 ja kopepoode 2 liiki ning peale nende *Prestwichia aquatica*. Enamikus veekogudes kõigub aga zooplankterite liikide arv 16 ja 27 vahel.

Liigirikkaimaks zooplankterite rühmaks on rotatoorid. Domineerides enamikus veekogudes, moodustavad nad kuni 87,5% lii-

Tabel 1

Andmeid Emajõe luhaveekogude zooplanktoni liikide arvilise hulga ja protsentuaalsete vahekordade kohta

Luhavee- kogu nr.	1		3		4		7		9		10	
Liikide arv	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust
<i>Protozoa</i>	7	30,4	8	33,3	4	23,5	5	17,2	3	18,8		
<i>Rotatoria</i>	9	39,1	6	25,0	7	41,2	13	44,8	11	68,7	7	87,5
<i>Cladocera</i>	6	26,1	9	37,5	4	23,5	10	34,5	2	12,5	1	12,5
<i>Copepoda</i>	1	4,4	1	4,2	2	11,8	+	+	+	+	+	+
<i>Varia</i>							1	3,5				
Kokku	23		24		17		29		16		8	

Luhavee- kogu nr.	12		14		17		18		19		20	
<i>Protozoa</i>			5	21,7	2	12,5	4	13,3	4	17,4	3	15,8
<i>Rotatoria</i>	7	87,5	8	34,8	8	50,0	14	46,7	12	52,2	13	68,4
<i>Cladocera</i>	1	12,5	9	39,1	5	31,3	9	30,0	6	26,1	3	15,8
<i>Copepoda</i>	+		1	4,4	1	6,2	2	6,7	1	4,3	+	
<i>Varia</i>							1	3,3				
Kokku	8		23		16		30		23		19	

Luhavee- kogu nr.	21		22		23		24		25		27	
<i>Protozoa</i>	3	13,6	2	12,5	3	18,7	4	14,8	4	28,6	4	20,0
<i>Rotatoria</i>	15	68,2	13	81,3	11	68,8	15	55,6	7	50,0	9	45,0
<i>Cladocera</i>	4	18,2	1	6,2	2	12,5	6	22,2	3	21,4	7	35,0
<i>Copepoda</i>	+		+		+		2	7,4	+		+	
<i>Varia</i>												
Kokku	22		16		16		27		14		20	

+ Esinesid juveniilsed vormid ja vähikvastsed.

Tabel 1 (järg)

Luhavee- kogu nr.	29		30		31		32		34		35	
Orga- nismid	Liikide arv											
	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust
<i>Protozoa</i>	3	13,0	4	22,2	3	11,5	2	8,7	7	26,9	5	20,8
<i>Rotatoria</i>	13	56,5	13	72,2	16	61,5	15	65,2	12	46,2	13	54,2
<i>Cladocera</i>	6	26,1	1	5,6	6	23,1	5	21,7	7	26,9	5	20,8
<i>Copepoda</i>	1	4,4	+		1	3,9	1	4,4	+		1	4,2
<i>Varia</i>												
Kokku	23		18		26		23		26		24	

Luhavee- kogu nr.	39		41		46		47		48		49	
Orga- nismid	Liikide arv											
	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust
<i>Protozoa</i>	3	15,0	3	23,1	4	17,4	2	11,8	2	12,5	2	18,2
<i>Rotatoria</i>	9	45,0	6	46,1	12	52,2	11	64,7	10	62,5	5	45,4
<i>Cladocera</i>	8	40,0	4	30,8	7	30,4	4	23,5	4	25,0	3	27,3
<i>Copepoda</i>	+		+		+		+		+		1	9,1
<i>Varia</i>												
Kokku	20		13		23		17		16		11	

Luhavee- kogu nr.	52		53		56		57		58		59	
Orga- nismid	Liikide arv											
	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust	Liikide arv	% liikide üld- arvust
<i>Protozoa</i>			5	29,4	3	14,3	4	25,0	3	15,8	2	16,7
<i>Rotatoria</i>	4	80,0	11	64,7	15	71,4	7	43,7	11	57,9	8	66,6
<i>Cladocera</i>	1	20,0	1	5,9	3	14,3	5	31,3	5	26,3	2	16,7
<i>Copepoda</i>	+		+		+		+		+		+	
<i>Varia</i>												
Kokku	5		17		21		16		19		12	

Luhaveekogud	1	3	4	7	9	10	12	14	17	18	19	20	21	22	23
PROTOZOA															
RHIZOPODA															
<i>Arcella vulgaris</i>	+	+		+	+			+		+	+	+	+		+
<i>A. dentata</i>					+										
<i>A. costata</i>		+													
<i>A. hemisphaerica</i>				+											
<i>A. discoidea</i>	+	+	+	+	+			+		+	+	+	+		+
<i>A. artocrea</i>		+													
<i>Arcella</i> sp.						+	+		+						
<i>Diffugia pyriformis</i>	+														+
<i>D. curvicaulis</i>		+													
<i>D. limnetica</i>	+	+	+	+				+	+	+	+			+	+
<i>D. tuberculata</i>															
<i>D. lobostoma</i>		+	+												
<i>Diffugia</i> sp.						+									
<i>Centropyxis aculeata</i>	+							+							
<i>Nebela</i> sp.									+						
<i>Euglypha</i> sp.															
<i>Cyphoderia margaritacea</i>															
INFUSORIA															
<i>Tintinnidium fluviatile</i>	+			+											
<i>Tintinnopsis lacustris</i>	+	+	+					+	+	+	+	+	+	+	
<i>Vorticella</i> sp.	+	+	+	+	+										
<i>Epistylis</i> sp.								+		+					+
COELENTERATA															
<i>Cnidaria</i>															
<i>Hydrozoa</i>															
<i>Hydra</i> sp.		+													
PLATHELMINTHES															
<i>Trematodes</i> (<i>Cercaria</i>)															
NEMATHELMINTHES															
<i>Nematodes</i>															
ROTATORIA															
<i>Lepadella</i> sp.		+							+		+	+			
<i>Platygis quadricornis</i>												+			
<i>K. cochlearis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Keratella quadrata</i>				+	+			+	+	+	+		+	+	+
<i>Notholca longispina</i>	+									+					
<i>Anuraeopsis fissa</i>				+		+	+			+			+	+	
<i>Euchlanis dilatata</i>			+		+						+				
<i>E. parva</i>															
<i>Euchlanis</i> sp.														+	
<i>Mytilina macracantha</i>													+		
<i>Lecane luna</i>															

Luhaveekogud	1	3	4	7	9	10	12	14	17	18	19	20	21	22	23
<i>Lecane</i> sp.															
<i>Monostyla bulla</i>				+											
<i>M. hamata</i>															
<i>M. lunaris</i>		+													
<i>M. closteroerca</i>															
<i>Monostyla</i> sp.											+				
<i>Asplancha herricki</i>												+	+		
<i>A. priodonta</i>	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Synchaeta</i> sp. sp.				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polyarthra trigla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. euryptera</i>				+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ploesoma hudsoni</i>	+			+	+						+				
<i>Diurella tenuior</i>				+											
<i>D. stylata</i>					+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>D. rousseleti</i>		+	+		+	+	+			+		+	+	+	+
<i>Diurella</i> sp.	+														
<i>Trichocerca capucina</i>	+	+	+	+							+	+	+	+	+
<i>Tr. longiseta</i>					+										
<i>Trichocerca</i> sp.															
<i>Gastropus stylifer</i>	+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chromogaster testudo</i>					+	+				+	+	+	+	+	+
<i>Conochilus</i> sp.			+												
<i>Testudinella patina</i>				+	+					+	+	+	+	+	+
<i>Pompholyx complanata</i>	+		+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Filinia longiseta</i>	+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+
<i>Rotatoria</i> sp. sp.	+			+	+					+	+	+			+
OLIGOCHAETA		+		+							+				
CLADOCERA															
<i>Sida crystallina</i>	+	+		+	+			+	+	+	+		+	+	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	+	+	+	+				+	+	+		+			
<i>Daphnia cucullata</i>	+	+	+	+				+	+	+			+		
<i>Scapholeberis mucronata</i>				+						+	+				
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	+	+		+		+		+	+	+	+	+			+
<i>Simocephalus vetulus</i>						+		+	+	+	+	+			
<i>Bosmina longirostris</i>				+	+		+	+	+		+	+			+
<i>B. coregoni</i>		+	+												
<i>Bosmina</i> sp.	+					+				+					
<i>Lathonura rectirostris</i>										+					
<i>Eurycercus lamellatus</i>													+		
<i>Camptocercus lilljeborgii</i>				+											
<i>Camptocercus</i> sp.															
<i>Acroperus harpae</i>															
<i>Alona guttata</i>															
<i>A. costata</i>															
<i>A. rectangula</i>								+							
<i>A. quadrangularis</i>															
<i>A. tenuicaudis</i>										+					
<i>Graptoleberis testudinaria</i>		+		+											

Organismid	Luhaveekogud														
	1	3	4	7	9	10	12	14	17	18	19	20	21	22	23
<i>Alonella exigua</i>	+														
<i>A. nana</i>															
<i>Peracantha truncata</i>		+		+						+	+				
<i>Pleuroxus trigonellus</i>															
<i>Pleuroxus sp.</i>					+			+							
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	+	+				+		+					
<i>Polyphemus pediculus</i>		+						+		+	+				
<i>Leptodora kindtii</i>								+							
OSTRACODA	+	+													
COPEPODA															
<i>Diaptomus graciloides</i>			+												
<i>Diaptomus gracilis</i>	+	+						+		+					
<i>Cyclops oithonoides</i>			+						+	+					
<i>Cyclops sp. sp.</i>	+	+		+				+	+	+	+				
<i>Copepoda juv.</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nauplii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Canthocamptus sp.</i>															
<i>Hydracarina</i>	+														
INSECTA															
<i>Ephemeroptera</i>															
<i>Chironomidae</i>	+	+													
<i>Chaoborus sp.</i>				+											
<i>Prestwichia aquatica</i>															

kide üldarvust (veekogud nr. 10 ja 12). Teiste uuritud veekogude suhtes moodustavad erandi veekogud nr. 3 ja 14, kus liikide arvu poolest on mõlemas ülekaalus kladotseerid 9 liigiga. Tõenäoliselt põhjustab kladotseeride domineerimise nimetatud veekogudes rikkalik taimestiku esinemine, mis mõlemas veekogus levib kohati üle kogu vaba vee ja soodustab litoraali liikide levikut ka avavee ossa. Kladotseeride liikide arv luhaveekogudes varieerub 1–10 või 5,6 — 39,1% liikide üldarvust.

Ainurakseid ei leitud veekogudes nr. 10 ja 12, teistes veekogudes oli neid 2–8 liiki või 7,8–33,3% liikide üldarvust.

Kopepoodid oma 3 liigiga on arvuliselt viimasel kohal (3,9–11,8% liikide üldarvust). Kopepoodide kvalitatiivne koosseis on luhaveekogudes tõenäoliselt rikkalikum. Et aga avavee pinnakihis eksisteerivad eeskätt juveniilsed vormid ja vähikvastsed, adultsed vormid aga peaaegu puuduvad, pole võimalik kopepoodide kvalitatiivsest koosseisust täielikku ülevaadet saada. Peale ainuraksete, rotatooride, kladotseeride ja kopepoodide leiti luhaveekogude planktonis üksikult *Hydra sp.*, trematoodide tserkaare, ümarusse, kiilkärbseliste, surusääsklaste ja *Chaoborus*'e vastseid ning *Prestwichia aquatica*'t, keda edaspidi käsitletakse koos nimetuse all «*Varia*».

longirostris ja *Daphnia cucullata* — kohtumus 52,8% ja *Chydorus sphaericus* — kohtumus 44,4%.

Kui kopepoodide juveniilsed vormid ja vähikvastised esinevad kõikides uuritud luhaveekogudes, siis adultseid vorme ei leitud umbes 1/3-s veekogudest. Emajõe luhaveekogude zooplanktoni liigilisest koosseisust annab ülevaate tabel 2.

Nagu tabelist nähtub, moodustub Emajõe luhaveekogude plankton tiigi- tiigi-järve- ja järvevormidest. Tiigivormidest esinevad sagedamini *Anuraeopsis fissa* ja *Ceriodaphnia pulchella*, tiigi-järvevormidest *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra trigla*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris* ning järvevormidest *Tintinnopsis lacustris*, *Notholca longispina*, *Ploesoma hudsoni*, *Trichocerca capucina*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii* jt.

Võrreldes luhaveekogude avavee-ala zooplanktoni liigilist koosseisu Emajõe kui lähteala, mediaali suvise zooplanktoni liigilise koosseisuga, selgub, et luhaveekogude zooplanktereid saab rühmitada kahte rühma:

- 1) zooplankterid, kes esinevad ainult luhaveekogudes,
- 2) zooplankterid, kes esinevad luhaveekogudes ja Emajões.

Esimesse rühma kuulub 8 liiki ainurakseid (*Arcella dentata*, *A. costata*, *A. hemisphaerica*, *A. artocrea*, *Diffugia pyriformis*, *D. tuberculata*, *D. lobostoma*, *D. curvicaulis*), 13 liiki rotatoore (*Platytias quadricornis*, *Anuraeopsis fissa*, *Euchlanis parva*, *Mytilina macracantha*, *Lecane luna*, *Monostyla bulla*, *M. hamata*, *M. lunaris*, *Diurella tenuior*, *D. stylata*, *Trichocerca longiseta*, *Chromogaster testudo* ja *Testudinella patina*) ja 13 liiki kladotseere (*Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Lathonura rectirostris*, *Eurycercus lamellatus*, *Camptocercus lilljeborgii*, *Alona guttata*, *A. costata*, *A. rectangula*, *A. tenuicaudis*, *Alonella exigua*, *A. nana*, *Pleuroxus trigonellus* ja *Polyphemus pediculus*), kokku 34 liiki ehk 47,9% liikide üldarvust. Osa loetletud liike, peaaegu enamik kladotseere, nagu *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, *Alona* ja *Alonella* liigid ning *Polyphemus pediculus*, leiti ka Emajõe Tähtvere vaatluspunkti ripaalist, kuid jõe mediaali nende levik ei ulatunud.

Teise rühma kuuluvad ainuraksed *Arcella vulgaris*, *A. discoides*, *Diffugia limnetica*, *Centropyxis aculeata*, *Cyphoderia margaritacea*, *Tintinnidium fluviatile* ja *Tintinnopsis lacustris*, rotatoorid *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Notholca longispina*, *Euchlanis dilatata*, *Monostyla closterocerca*, *Asplanchna herricki*, *A. priodonta*, *Polyarthra trigla*, *P. eurypetra*, *Ploesoma hudsoni*, *Diurella rousseleti*, *Trichocerca capucina*, *Gastropus stylifer*, *Pompholyx complanata* ja *Filinia longiseta*, kladotseerid *Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Arcroperus harpae*, *Craoptoleberis testudinaria*, *Peracantha truncata*, *Alona quadrangularis*, *Chydorus sphaericus* ja *Leptodora kindtii* ning 3 liiki kope-

poode — *Diaptomus gracilis*, *D. graciloides* ja *Cyclops oithonoides*. Seega on Emajõe mediaalile ja luhaveekogude avavee-alale ühised 7 liiki ainurakseid, 15 liiki keriloomi, 12 liiki kladotseere ja 3 liiki kopepoode, kokku 37 liiki ehk 52,1% luhaveekogudes leitud liikide arvust.

Tabel 3

Emajõe luhaveekogude planktoni kvantitatiivne koosseis 1948. a. suvel
(tuhandetes 1 m³-s vees)

Luhaveekogud	Fütoplankton	Zooplankton	% planktoni üldhulgast	
			Fütoplankton	Zooplankton
1	1305	343,95	79,1	20,9
3	6741	284,26	96,0	4,0
4	4850	242,30	95,2	4,8
7	1096	246,35	81,6	18,4
9	598	154,82	79,4	20,6
10	13534	146,10	98,9	1,1
14	561	338,25	62,4	37,6
17	1173	667,07	63,7	36,3
18	487	905,17	34,9	65,1
19	4997	5444,19	47,9	52,1
20	187	224,77	45,4	54,6
21	1044	792,51	56,9	43,1
22	667	226,30	74,7	25,3
23	1179	178,46	86,9	13,1
24	3841	759,97	83,5	16,5
25	15390	1752,13	89,8	10,2
27	193,5	50,38	79,3	20,7
29	5654	1024,62	84,7	15,3
30	1517	489,37	75,6	24,4
31	1836	389,88	82,5	17,5
32	18763	602,17	96,9	3,1
34	8129	812,23	90,9	9,1
35	18878	1074,44	94,6	5,4
39	738	102,52	87,8	12,2
41	1583	291,92	84,4	15,6
46	7421	363,24	95,3	4,7
47	4911	270,29	94,8	5,2
48	2571	1203,64	68,1	31,9
49	573	195,28	74,6	25,4
52	330	24,46	93,1	6,9
53	790	142,64	84,7	15,3
56	46086	1749,13	96,3	3,7
57	697	1003,52	41,0	59,0
58	2844	663,98	81,0	19,0
59	3014	60,16	98,0	2,0
Keskmine	5262,242	663,462	88,8	11,2

Enamikus Emajõe luhaveekogudes domineerib vaatlusperioodil, nagu jões eneses ja selle lisajõgedeski, kvantitatiivselt fütoplankton, 1948. a. uurimisandmeil on zooplanktonit füto-

planktonist rikkalikumalt veekogudes nr. 18, 19, 20 ja 57 (tabel 3) ja 1949. a. andmeil veekogus nr. 14 (tabel 4)

Tabel 4

Emajõe luhaveekogude planktoni kvantitatiivne koosseis 1949. a. suvel (tuhandetes l m³-s vees)

Luhavee- kogud	Füto- plankton	Zoo- plankton	% planktoni üldhulgast	
			Fütoplankton	Zooplankton
7	551	70,15	88,7	11,3
14	65	111,27	36,9	63,1
18	3758	654,11	85,2	14,8
19	670	601,23	52,7	47,3
31	21284	2113,35	90,9	9,1
32	830	110,52	88,2	11,8
34	29365	702,75	97,7	2,3
35	6476	918,76	87,6	12,4
39	2942	106,23	96,5	3,5
41	17056	61,22	99,6	0,4
Keskmine	8299,7	555,56	93,7	6,3

Eri luhaveekogude fütoplanktoni hulk on tunduvalt erinev. 1948. a. on kvantitatiivselt fütoplanktoni poolest vaeseim veekogu nr. 20 — 187 000 raku ja kolooniat l m³-s vees. Oma vähese fütoplanktoni hulga poolest paistavad silma ka veekogud nr. 27 — 193 500, nr. 18 — 487 000, nr. 14 — 561 000 eks./m³ neist veekogudes nr. 20 ja 27 domineerivad kvantitatiivselt sinivetikad, veekogus nr. 14 — ränivetikad ja nr. 18 — flagellaadid. Fütoplanktoni rohkuse poolest tuleb esile tõsta veekogu nr. 56 — 46 086 000 raku ja kolooniaga l m³-s vees. Veekogus nr. 56 domineerivad flagellaadid, eriti *Ceratium hirundinella*, mille vohamine selles veekogus fütoplanktoni massilise esinemise põhjustabki. Enamikus veekogudes varieerub aga fütoplankterite arvuline hulk l m³-s vees ühe ja kümne miljoni piirides (tabelid 3 ja 5).

1949. a. suvel osutus uuritud luhaveekogudest fütoplanktoni poolest vaeseimaks veekogu nr. 14 — 65 000 ja rikkaimaks nr. 34 — 29 365 000 raku ja kolooniaga l m³-s vees (tabelid 4 ja 6)

Emajõe luhaveekogude fütoplanktonis domineerivad kvantitatiivselt kas flagellaadid või sinivetikad, harva räni- või rohevetikad. Nii on 1948. a. 35-st kvantitatiivselt uuritud veekogust 21-s ja 1949. a. 10-st uuritud veekogust 8-s ülekaalus flagellaadid, moodustades 1948. a. 53—98,4% ja 1949. a. 57,2—98,9% fütoplankterite üldarvust.

Flagellaatide hulk luhaveekogudes on tugevasti varieeruv, kõikides 1948. a. suvel 11 500-st (luhaveekogu nr 27) kuni 44 525 000 (nr. 56) isendini ja kolooniani ning 1949. a. 17 000-st (nr. 14) kuni 28 848 000 (nr. 34) isendini ja kolooniani l m³-s vees

(keskmiselt 1948. a. 3 316 414 eks./m³ ehk 48,5% ja 1949. a. 7 506 800 eks./m³ ehk 61,9%) (tabelid 5 ja 6).

Flagellaatide peamise massi moodustavad *Dinobryon* ja *Ceratium*, millele lisanduvad *Peridinium* ja *Mallomonas*. Väikesearvuliselt esinevad *Trachelomonas* ja *Phacus*. Üksikult esineb ka *Euglenidae*.

Tabel 5

Emajõe luhaveekogude fütoplanktoni kvantitatiivne koosseis 1948. a. suvel
(tuhandetes l m³-s vees)

Luhavee- kogud	<i>Flagellatae</i>	%	<i>Chlorophy- ceae</i>	%	<i>Heterocon- tae</i>	%	<i>Diatomeae</i>	%	<i>Cyanophy- ceae</i>	%	Kokku
1	469	35,9	115	8,8	13	1,0	271	20,8	437	33,5	1305
3	42	0,6	746	11,1	23	0,3	2482	36,8	3448	51,2	6741
4	89	1,8	577	11,9	26	0,5	872	18,0	3286	67,8	4850
7	887	80,9	27	2,5	—	—	73	6,7	109	9,9	1096
9	359	60,0	13	2,2	—	—	129	21,6	97	16,2	598
10	7379	54,5	4	0,03	—	—	5802	42,9	349	2,6	13534
14	69	12,3	78	13,9	—	—	312	55,6	102	18,2	561
17	933	79,6	74	6,3	—	—	48	4,1	118	10,0	1173
18	258	53,0	50	10,3	—	—	36	7,4	143	29,3	487
19	4559	91,2	234	4,7	—	—	48	1,0	156	3,1	4997
20	57	30,5	8	4,3	—	—	12	6,4	110	58,5	187
21	737	70,5	5	0,5	—	—	94	9,0	208	20,0	1044
22	517	77,5	18	2,7	—	—	65	9,8	67	10,0	667
23	874	74,1	57	4,8	—	—	89	7,6	159	13,5	1179
24	1308	34,1	504	13,1	—	—	1806	47,0	223	5,8	3841
25	15143	98,4	22	0,1	—	—	138	0,9	87	0,6	15390
27	11,5	6,0	12	6,2	—	—	34	17,6	136	70,2	193,5
29	525	9,3	225	4,0	6	0,1	220	3,9	4678	82,7	5654
30	1093	72,0	7	0,4	1	0,1	304	20,0	112	7,3	1517
31	1054	57,5	25	1,4	—	—	663	36,1	94	5,1	1836
32	90	0,5	6	0,03	—	—	54	0,3	18613	99,2	18763
34	7872	96,9	19	0,2	—	—	72	0,9	166	2,0	8129
35	18263	96,7	37	0,2	1	0,01	468	2,5	109	0,6	18878
39	425	57,6	8	1,1	—	—	167	22,6	138	18,7	738
41	878	55,5	12	0,8	6	0,4	44	2,7	643	40,6	1583
46	3972	53,5	428	5,8	23	0,3	426	5,7	2572	34,7	7421
47	195	4,0	685	13,9	18	0,4	594	12,1	3419	69,6	4911
48	2385	92,8	9	0,3	—	—	10	0,4	167	6,5	2571
49	53	9,2	46	8,0	2	0,4	92	16,1	380	66,3	573
52	71	21,5	6	1,8	1	0,3	23	7,0	229	69,4	330
53	709	89,8	12	1,5	—	—	4	0,5	65	8,2	790
56	44525	96,6	24	0,1	—	—	80	0,2	1457	3,1	46086
57	126	18,1	307	44,0	—	—	52	7,5	212	30,4	697
58	98	3,4	247	8,7	9	0,3	572	20,1	1918	67,4	2844
59	49	1,6	330	10,9	9	0,3	495	16,5	2131	70,7	3014
Kesk- mine	3316,414	48,5	142	5,9	3,943	0,1	475,743	14,0	1323,942	31,5	5262,242

Tabel 6

Emajõe luhaveekogude fütoplanktoni kvantitatiivne koosseis 1949. a. suvel
(tuhandetes 1 m³-s vees)

Luhavee kogud	Flagellatae	%	Chlorophyceae	%	Heterocontae	%	Diatomae	%	Cyanophyceae	%	Kokku
7	18	3,3	31	5,6	11	2,0	75	13,6	416	75,5	551
14	17	26,2	14	21,6	1	1,5	9	13,8	24	36,9	65
18	1180	31,4	6	0,2	5	0,1	1722	45,8	845	22,5	3758
19	383	57,2	43	6,4	—	—	28	4,2	216	32,2	670
31	21044	98,9	26	0,1	7	0,03	55	0,3	152	0,7	21284
32	526	63,4	9	1,1	8	0,9	10	1,2	277	33,4	830
34	28848	98,3	69	0,2	2	0,01	112	0,4	334	1,1	29365
35	3747	57,9	214	3,3	3	0,04	475	7,3	2037	31,5	6476
39	2460	83,6	20	0,7	6	0,2	46	1,6	410	13,9	2942
41	16845	98,8	12	0,1	4	0,02	70	0,4	116	0,7	17047
Keskmine	7506,8	61,9	44,4	3,9	4,7	0,5	260,2	8,9	482,7	24,8	8298,8

Kvantitatiivselt rikkalikum flagellaatide hulk esineb kas väikeses umbsetes või alumise otsa kaudu Emajõe ühenduses olevates luhaveekogudes. Viimati nimetatud veekogudel puudub suvise madala veeseisu ajal ühendus Emajõe hoopis või on see väga nõrk. Siin esineb analoogia Desna jõe üleujutusala veekogude fütoplanktoniga, kus tiigitoolistest veekogudes prevaleerivad flagellaadid (Beling, Roll jt., 1936). Erinevusi Emajõe ja Desna luhaveekogude flagellaatide vahel esineb, sest Desna jõe üleujutusala veekogudes omavad suuremat tähtsust *Euglenidae* esindajad, Emajõe luhaveekogudes aga *Dinobryon*, *Ceratium* ja *Peridinium*.

Võrreldes flagellaatidega esineb rohevetikaid Emajõe luhaveekogudes tunduvalt vähem. 1948. a. varieerub nende arvuline hulk 4000-st kuni 746 000-ni (nr. 10, 3) (keskmiselt 142 200 eks./m³ vees) ehk 0,03-st kuni 44%-ni (keskmiselt 5,9% planktonvetikate üldhulgast) Rohevetikad domineerivad vaatlusperioodil ainult ühes veekogus (nr 57) 44%-ga. 1949. a. varieerub rohevetikate hulk uuritud veekogudes 6000-st (nr. 18) kuni 214 000-ni (nr. 35) (keskmiselt 44 400 eks./m³) ehk 0,1-st kuni 21,6%-ni (keskmiselt 3,9% fütoplanktonite üldarvust). Rohevetikatest esinevad enamikus veekogudes suurema arvukusega *Pediastrum* ja *Staurastrum* ning veekogudes nr. 19, 57 ja 59 *Pandorina morum* (tabelid 5 ja 6)

Heterocontae'd, mida ei leitud kõigist uuritud veekogudest, esineb teiste fütoplanktonite rühmadega võrreldes hoopis vähe.

1948. a. andmeil on neid keskmiselt 3943 ja 1949. a. 4700 eks./m³ vees ehk 0,1 ja 0,5% fütoplanktoni üldarvust (tabelid 5 ja 6).

Kuigi ränivetikad esinevad kõigis luhaveekogudes, ei ole nende osatähtsus fütoplanktoni kvantitatiivses koosseisus eriti suur. 1948. a. uuritud veekogudes domineerivad nad ainult kahes, nr. 14 ja 24, neist esimeses 55,6 ja teises 47%-ga. 1948. a. on diatomeede planktoni poolest vaeseim veekogu nr. 53 4000-ga ja rikkaim nr. 10 5 802 000-ga (keskmiselt 475 743 eks./m³ vees), moodustades 0,2—55,6% (keskmiselt 14% fütoplankterite üldarvust). 1949. a. kohta on vastavad andmed 9000 (nr. 14) ja 1 722 000 (nr. 18) (keskmiselt 260 200 eks./m³ vees) ehk 0,3—45,8% (keskmiselt 8,9%). Ränivetikate hulgas esinevad ülekaalukalt *Tabellaria*, *Fragilaria* ja *Asterionella*, millele suurema arvukuse poolest järgnevad *Melosira* ja *Navicula* (tabelid 5 ja 6)

Arvestades keskmisi näitajaid on sinivetikad — *Cyano-phyceae* — arvukuse poolest flagellaatide kõrval teisel kohal, moodustades 1948. a. keskmiselt 31,5% ja 1949. a. 24,8% fütoplanktonist. 1948. a. andmeil varieerub sinivetikate arvuline hulk 65 000-st kuni 18 613 000-ni (keskmiselt 1 323 942 raku ja kolooniat m³-s vees) ehk 0,6—99,2% (keskmiselt 31,5%) ja 1949. a. 24 000-st kuni 2 037 000-ni (keskmiselt 482 700 raku ja kolooniat m³-s vees ehk 0,7—75,5% (keskmiselt 24,8%) 1948. a. domineerivad sinivetikad 11-s ja 1949. a. 2-s luhaveekogus. Sinivetikad domineerivad samuti nagu flagellaadid umbsetes, enamasti aga alumist või ülemist otsa pidi Emajõeaga avartas ühenduses olevates veekogudes. Ülekaalukalt esineb veekogudes *Chroococcales*-te esin-dajaid.

Kirjanduse andmeil (Žadin, 1950 ja Koškina 1954) arenevad sinivetikad luhaveekogudes — luhajärvedes ja nõrga läbivooluga veekogudes — suvises planktonis massiliselt, põhjustades neis vee «õitsemist». Emajõe luhaveekogudes 1948. ja 1949. a. suvel vee «õitsemist» ei märgatud.

Ülevaate luhaveekogude fütoplanktoni kvantitatiivsest koosseisust ja protsentuaalsetest vahekordadest 1948. ja 1949. a. suvel annavad tabelid 5 ja 6.

Kui omavahel võrrelda luhaveekogude fütoplanktoni kvantitatiivset arengut 1948. ja 1949. a. suvel, selgub, et ühtedes veekogudes on fütoplanktonit rikkalikumalt 1948. a., teistes aga 1949. a. (tabel 7).

Võrreldes luhaveekogude ja Emajõe suvist fütoplanktonit kvantitatiivselt, selguvad 1948. a. andmeil erinevused. Jõe suvises fütoplanktonis domineerivad kogu jõe ulatuses sinivetikad, enami-kus luhaveekogudes samaaegselt aga flagellaadid või, keskmisi näitajaid arvestades, flagellaadid 48,5%-ga teiste rühmade üle.

Arvuliste andmete kõrvutamine näitab, et Emajõe I lõigus on fütoplankton rikkalikum kui luhaveekogudes keskmiselt ja Tähtvere vaatluspunktis vaesem kui luhaveekogudes. Nii on juulikuus Emajõe I lõigus keskmiselt 6 487 800, Tähtvere vaatluspunktis

Võrdlevaid andmeid Emajõe luhaveekogude fütoplanktoni kvantitatiivse koosseisu kohta 1948. a. ja 1949. a. suvel
(tuhandetes 1 m³-s vees)

Luhaveekogud	7		14		18		19		31	
Aastad	1948	1949	1948	1949	1948	1949	1948	1949	1948	1949
<i>Flagellatae</i>	887	18	69	17	258	1180	4559	383	1054	21044
<i>Chlorophyceae</i>	27	31	78	14	50	6	234	43	25	26
<i>Heterocontae</i>	—	11	—	1	—	5	—	—	—	7
<i>Diatomeae</i>	73	75	312	9	36	1722	48	28	633	55
<i>Cyanophyceae</i>	109	416	102	24	143	845	156	216	94	152
Kokku	1096	551	561	65	487	3758	4997	670	1836	21284

Luhaveekogud	32		34		35		39		41	
Aastad	1948	1949	1948	1949	1948	1949	1948	1949	1948	1949
<i>Flagellatae</i>	90	526	7872	28848	18263	3747	425	2460	878	16845
<i>Chlorophyceae</i>	6	9	19	69	37	214	8	20	12	12
<i>Heterocontae</i>	—	8	—	2	1	3	—	6	6	4
<i>Diatomeae</i>	54	10	72	112	468	475	167	46	44	70
<i>Cyanophyceae</i>	18613	277	166	334	109	2037	138	410	643	116
Kokku	18763	830	8129	29365	18878	6476	738	2942	1583	17047

4 544 000 ja luhaveekogudes keskmiselt 5 262 242 eks./m³ vees. Fütoplanktoni rohkus Emajõe I lõigus tuleb kirjutada Võrtsjärve kui tüüpilise eutroofse järve fütoplanktonirikkuse arvele, mis Emajõe I lõigus jääb enam-vähem samaks kui Võrtsjärveski. Edasi väheneb fütoplanktoni hulk jões veevoolu ja lisajõgede negatiivse mõju tõttu planktonisse ja Tähtvere vaatluspunktis on see tunduvalt väiksem kui jõe I lõigus. Luhaveekogudes puudub suvel esimene faktor enamasti täielikult või vähemalt osaliselt, teine faktor aga täielikult. Et aga osal luhaveekogudel fütoplanktoni produktioon huumusainete sisalduse tõttu on väiksem kui Emajõe I lõigus, siis on luhaveekogude fütoplanktoni keskmine näitaja väiksem Emajõe I lõigu fütoplanktoni keskmisest.

Emajõe luhaveekogude zooplanktoni kvantitatiivses koosseisus domineerivad enamikus luhaveekogudes rotatoorid. 1948. a. andmeil on luhaveekogudes nr. 3 45% ja nr. 4 52,4%-ga ülekaalus ainuraksed ja 1949. a. veekogus nr. 7 77%-ga kopepodid, kuna 1948. a. domineerisid samas veekogus rotatoorid.

Ainuraksete hulk ei ole luhaveekogude avaosas suur ja kõigub 1948. a. andmeil 130-st kuni 128 000-ni (luhaveekogud nr. 21 ja 3) (keskmiselt 24 154 eks./m³) ehk 0,02-st kuni 52,4%-ni (keskmiselt 8,5% zooplankterite üldarvust). 1949. a. on ainuraksete kohta käivad arvulised andmed pisut suuremad, varieerudes 1040-st (nr. 14) kuni 137 010-ni (nr. 35) (keskmiselt 26 849 eks./m³) ehk 0,3-st kuni 36,7%-ni (keskmiselt 10,2% zooplankterite üldhulgast). Ainuraksete põhilise massi moodustavad *Diffflugia limnetica*, *Tintinnopsis lacustris* ja *Vorticella* sp. Kuigi *Arcella vulgaris*'e ja *A. discoides*'e kohtumus on võrdlemisi suur, esineb neid vähese arvuliselt. Teisi ainurakseid esineb luhaveekogude avavee planktonis juhuslikult üksikute isenditena.

Rotatoorid domineerivad, nagu ülal märgitud, enamiku luhaveekogude zooplanktonis ka kvantitatiivselt. 1948. a. varieerub rotatooride arvuline hulk 1 m³-s vees 20 250-st kuni 5 012 060-ni (luhaveekogud nr. 52 ja 19) (kõigi luhaveekogude keskmine 519 844 eks./m³ vees). Protsentuaalselt on rotatoore luhaveekogudes 11,6—97,3% (keskmiselt 69,2% zooplankterite üldhulgast). 1949. a. on rotatoore uuritud veekogudes 4030—2 032 000 (nr. 7 ja 31) (keskmiselt 447 607 eks./m³) ehk 5,7—96,8% (keskmiselt 67,5% zooplankterite üldhulgast).

Rotatooridest arvukamad on *Keratella cochlearis*, *Polyarthra trigla*, *Anuraeopsis fissa*, *Diurella stylata*, *Gastropus stylifer* ja *Pompholyx complanata*, kellest eriti hulgalise esinemise poolest paistavad silma *Keratella* (luhaveekogud nr. 19, 25, 35, 48, 56 jt.) ja *Polyarthra*.

Teistsugust pilti pakuvad 1948. a. luhaveekogud nr. 3 ja 4, kus kvantitatiivselt ülekaalus on ainuraksed *Diffflugia* ja *Vorticella*, ning luhaveekogu nr. 53, kus rotatoore esineb ainuraksetega enam-vähem võrdselt.

Kladotseeride poolest on Emajõe luhaveekogude avavee-ala zooplankton äärmiselt vaene. Kuigi 1948. a. andmeil esinev keskmine uuritud luhaveekogude kohta on 6819 eks./m³ vees, ei tõuse enamikus luhaveekogudes kladotseeride hulk keskmiseni (tabel 8) ja luhaveekogus nr. 48 puuduvad nad hoopis. Üldse kõigub nende arvuline hulk 1 m³-s vees 10-st kuni 71 420 eksemplarini (luhaveekogud nr. 22 ja 3) ehk 0,003-st kuni 25,1%-ni (keskmiselt 2,3%). 1949. a. on vastavad andmed pisut suuremad ja kladotseeride hulk varieerub 120-st kuni 106 040 eks./m³ (luhaveekogud nr. 7 ja 18) (keskmiselt 20 733 eks./m³ vees) ehk 0,1-st kuni 18,1%-ni (keskmiselt 4,7%). Kladotseeridest arvukamalt esinevad *Daphnia*, *Bosmina* ja *Chydorus*. Teised, peamiselt litoraali vormid, esinevad avavees väikesearvuliselt.

Arvukuselt järgnevad rotatooridele kopepoodid. 1948. a. varieerub nende arvuline hulk 1 m³-s vees 90-st kuni 661 000-ni (nr. 59 ja 56) (keskmiselt 112 626 eks./m³) ja 1949. a. 2160-st kuni 187 100-ni (keskmiselt 49 770 eks./m³) ehk 1948. a. 0,1-st kuni 49,1%-ni (keskmiselt 20%) ja 1949. a. 2-st kuni 77%-ni (keskmiselt 17,6% zoo-

plankterite üldhulgast) Kopepoodidest esineb ülekaalukalt juveniilseid vorme ja vähikvastseid, kuna adultsed vormid proovides kas puuduvad või esinevad üksikult. Samale viitavad ka kirjanduse andmed (Grese 1929).

Varia rühma esindajaid kohati ainult üksikutes veekogudes ja üksikute eksemplaridena ning need ei etenda planktoni kvantitatiivses koosseisus olulist osa.

Arvulised andmed luhaveekogude zooplanktoni kvantitatiivse koosseisu ja protsentuaalsete suhete kohta on tabelites 8 ja 9.

Tabel 8

Emajõe luhaveekogude zooplanktoni kvantitatiivne koosseis 1948. a. suvel
(tuhandetes m³-s vees)

Rühmad	Protozoa	%	Rotatoria	%	Cladocera	%	Copepoda	%	Kokku
Luha-veeko- gu nr.									
1	26,23	7,6	252,02	73,3	0,60	0,2	65,06	18,9	343,91
3	128,00	45,1	33,01	11,6	71,42	25,1	51,60	18,2	284,03
4	127,05	52,4	50,02	20,6	31,15	12,9	34,08	14,1	242,30
7	6,00	2,4	125,16	50,9	45,14	18,3	70,05	28,4	246,35
9	2,00	1,3	95,12	61,4	0,56	0,4	57,14	36,9	154,82
10	2,02	1,4	123,01	84,2	0,02	0,01	21,05	14,4	146,10
14	9,00	2,7	154,00	45,5	9,25	2,7	166,00	49,1	338,25
17	19,00	2,8	473,00	70,9	11,06	1,7	164,01	24,6	667,07
18	33,08	3,7	695,00	76,7	0,61	0,1	177,14	19,5	905,83
19	1,08	0,02	5012,06	92,1	11,00	0,2	420,05	7,7	5444,19
20	9,04	4,0	146,03	65,0	0,68	0,3	69,02	30,7	224,77
21	0,13	0,02	617,00	77,8	0,07	0,08	175,31	22,1	792,51
22	6,00	2,7	130,02	57,5	0,01	0,004	90,27	39,8	226,30
23	20,33	11,4	98,08	55,0	4,01	2,2	56,04	31,4	178,46
24	35,13	4,6	538,06	70,8	4,19	0,6	182,59	24,0	759,97
25	33,07	1,8	1624,00	92,7	0,06	0,003	95,00	5,5	1752,13
27	5,765	11,4	36,625	72,8	0,25	0,5	7,73	15,3	50,37
29	37,02	3,6	804,01	78,5	0,38	0,03	183,21	17,9	1024,62
30	8,00	1,7	449,26	91,8	0,08	0,02	32,02	6,5	489,37
31	20,18	5,2	208,42	53,5	4,16	1,0	157,08	40,3	389,84
32	17,06	2,8	438,03	72,8	17,04	2,8	130,04	21,6	602,17
34	8,03	1,0	648,72	79,9	3,21	0,4	152,26	18,7	812,22
35	47,00	4,4	865,14	80,5	0,22	0,02	162,06	15,1	1074,42
39	3,15	3,1	73,21	71,4	0,37	0,4	25,75	25,1	102,48
41	4,76	1,6	201,10	68,9	2,03	0,7	84,02	28,8	291,91
46	81,12	22,3	256,01	70,5	0,52	0,1	25,56	7,0	363,21
47	70,05	25,9	186,17	68,9	3,07	1,1	11,00	4,1	270,29
48	6,14	0,5	1171,12	97,3	—	—	26,36	2,2	1203,62
49	9,00	4,6	145,00	74,2	7,14	3,7	34,14	17,5	195,28
52	1,00	4,1	20,25	82,7	0,09	0,4	3,11	12,7	24,45
53	1,46	10,0	126,10	88,4	0,02	0,01	15,03	10,5	142,61
56	28,01	1,6	1060,02	60,6	0,08	0,01	661,00	37,7	1749,11
57	1,38	0,1	686,01	68,4	3,05	0,3	313,03	31,2	1003,47
58	9,09	1,4	625,76	94,2	5,10	0,8	24,00	3,6	663,95
59	30,02	49,4	28,01	46,6	2,04	3,4	0,09	0,1	60,16
Keskmine	24,154	8,5	519,844	69,2	6,819	2,3	112,626	20,0	663,444

Emajõe luhaveekogude zooplanktoni kvantitatiivne koosseis 1949. a. suvel
(tuhandetes m³-s vees)

Luhaveeko- gu nr.	Rüh- mad	Proto- zoa	%	Rota- toria	%	Clado- cera	%	Cope- poda	%	Kokku
7		12,00	17,1	4,03	5,7	0,12	0,2	54,00	77,0	70,15
14		1,04	0,9	53,00	47,6	20,08	18,1	37,15	33,4	111,27
18		5,00	0,8	459,00	70,2	106,04	16,2	84,07	12,8	654,11
19		6,00	1,0	384,00	63,9	24,13	4,0	187,10	31,1	601,23
31		7,03	0,3	2032,00	96,2	9,14	0,4	65,18	3,1	2113,35
32		1,21	1,1	107,01	96,8	0,14	0,1	2,16	2,0	110,52
34		46,17	6,6	598,00	85,1	20,50	2,9	38,08	5,4	702,75
35		137,01	14,9	734,00	79,9	25,07	2,7	22,68	2,5	918,76
39		39,03	36,7	61,03	57,5	2,05	1,9	4,12	3,9	106,23
41		14,00	22,9	44,00	71,9	0,06	0,1	3,16	5,1	61,22
Keskmine		26,849	10,2	447,607	67,5	20,733	4,7	49,770	17,6	544,959

Emajõe ja luhaveekogude avavee-ala zooplanktoni võrdlemisel ilmneb ühise joonena rotatooride ülekaal planktoni kvalitatiivses ja enamikus luhaveekogudes ka kvantitatiivses koosseisus. Jõe- ja luhaveekogude kohta käivate keskmiste arvuliste andmete kõrvutamisel selgub, et luhaveekogude zooplankton on tunduvalt rikkalikum jõe omast. 1948. a. juulikuu andmetel on Emajões zooplanktoni poolest kvantitatiivselt kõige rikkamaks lõiguks I lõik, kus oli zooplanktereid keskmiselt 246 528 eks./m³ vees. Samal ajal on kõigi uuritud luhaveekogude zooplankterite keskmine näitaja 663 444 üle kahe korra suurem kui Emajõe I lõigus. Teistes planktonivaesemais jõelõikudes on vahe veelgi suurem. Nii on jõe Tähtvere vaatluspunktis juuli alguses ainult 44 120 eks./m³ ehk üle kümne korra vähem kui luhaveekogudes keskmiselt. Samale nähtusele viitab ka rida autoreid (Sabanejev 1937, Žadin 1950, Koškina 1954, Akatova 1954, Zinovjev 1947, Petrovitš 1956), kes on uurinud Dnepri, Volga, Oka, Alam-Kama, Uraali ja Pripjati jõe ning luhaveekogude zooplanktonit.

Võrreldes Emajõe luhaveekogude 1948. ja 1949. a. suvise zooplanktoni kvantitatiivseid näitajaid omavahel, selgub, et mõlemal aastal uuritud kümnest veekogust on 1948. aastal zooplanktoni kvantitatiivne areng kaheksas veekogus suurem kui 1949. aastal, kuna luhaveekogus nr. 3 on zooplanktonit mõlemal suvel enam-vähem võrdselt ja veekogus nr. 31 on zooplanktereid 1949. a. suvel rikkalikumalt kui 1948. a. (tabel 10).

Zinovjev (1947) ja Harin (1951) seostavad luhaveekogude zooplanktoni kvantitatiivset arengut kevadise kõrgvee seisuga. Rea aastate uurimistulemusena selgus, et Volga jõe delta ala ja Doni

Võrdlevad andmed Emajõe luhaveekogude zooplanktoni kvantitatiivse koosseisu kohta 1948. ja 1949. a. suvel

(tuhandetes m³-s vees)

Luhavee- kogud	7		14		18		19	
Aastad	1948	1949	1948	1949	1948	1949	1948	1949
Rühmad								
<i>Protozoa</i>	6,00	12,00	9,00	1,04	32,00	5,00	1,08	6,00
<i>Rotatoria</i>	125,16	4,03	154,00	53,00	695,01	459,00	5012,06	384,00
<i>Cladocera</i>	45,14	0,12	9,25	20,08	0,61	106,04	11,00	24,13
<i>Copepoda</i>	70,00	54,00	166,00	37,15	177,75	84,07	420,05	187,10
Kokku	246,30	70,15	338,25	111,27	905,37	654,11	5444,19	601,23

Luhavee- kogu	31		32		34	
Aastad	1948	1949	1948	1949	1948	1949
Rühmad						
<i>Protozoa</i>	20,18	7,03	17,06	1,21	8,03	46,17
<i>Rotatoria</i>	208,42	2032,00	438,00	107,01	648,72	598,00
<i>Cladocera</i>	4,16	9,14	17,04	0,14	3,21	20,50
<i>Copepoda</i>	157,08	65,18	130,04	2,16	149,05	38,08
Kokku	389,84	2113,35	602,14	110,52	809,01	702,75

Luhavee- kogud	35		39		41	
Aastad	1948	1949	1948	1949	1948	1949
Rühmad						
<i>Protozoa</i>	47,00	137,01	3,15	39,03	4,76	14,00
<i>Rotatoria</i>	865,14	734,00	73,21	61,03	201,10	44,00
<i>Cladocera</i>	0,22	25,07	0,37	2,05	2,03	0,06
<i>Copepoda</i>	162,06	22,68	25,75	4,12	84,02	3,16
Kokku	1074,42	918,76	102,48	106,23	291,91	61,22

luhaveekogude zooplankton on kõige rikkam kevadise suurvee keskseisu aastail ja kõige vaesem kõrgseisu aastail.

Kuigi Emajõe luhaveekogude zooplanktoni kohta käivad andmed pärinevad ainult suvekuudest ja on ühekordsete proovide läbitöötamise tulemused, näib esinevat analoogia Emajõe luhaveekogude ja Volga delta ala ning Doni luhaveekogude vahel. Nii oli 1948. a. kevadel Emajões veeseis suurvee perioodil madal ning zooplanktonit esines sel suvel rikkalikumalt kui 1949. a. suvel, mil kevadise suurvee seis oli olnud kõrge.

Koškina (1954) võrdleb NSV Liidu tasandikujõgede Alam-Kama, Kesk-Volga ja Alam-Doni luhajärvede suvist zooplanktonit kvantitatiivselt. Kesk-Volga luhaveekogudes on zooplanktereid maksimaalselt 208 600, Alam-Kama luhajärvedes 1 408 900 ja Alam-Doni luhaveekogudes 2 045 000 eks./m³ vees. Kõrvutades esitatud andmetega Emajõe luhaveekogudes 1948. a. esinenud maksimaalse zooplankterite isendite arvu 5 444 190 eks./m³ vees, selgub, et meie luhaveekogude zooplankterite maksimum on umbes 25 korda suurem kui Volga, üle 3 korra suurem kui Alam-Kama ja umbes 2,6 korda suurem kui Alam-Doni luhaveekogudes. Sama autori andmeil on Kesk-Volga luhajärvedes keskmiselt 99 213, Alam-Kama luhajärvedes keskmiselt 378 792 ja Doni luhajärvedes keskmiselt 351 700 zooplankterit 1 m³-s vees. Emajõe luhaveekogude keskmine zooplankterite hulk on 1948. a. suvel 663 444 eks./m³ vees, mis on üle 6 korra suurem kui Kesk-Volga, 1,7 korda suurem kui Alam-Kama ja 1,8 korda suurem kui Alam-Doni luhajärvedes.

Petrovitš (1956), uurides Pripjati jõe luhaveekogude zooplanktonit, leidis, et läbivoolujärvedes oli zooplanktereid keskmiselt 480 100 eks./m³ vees, ja hindab Pripjati jõe läbivoolujärvede zooplanktoniproduktiooni küllalt kõrgeks. Võrreldes Emajõe luhaveekogude 1948. a. suvist keskmist zooplanktoni hulka — 663 444 eks./m³ vees — Pripjati jõe läbivoolujärvede keskmisega, selgub, et Emajõe luhaveekogudes on zooplanktonit umbes 1,3 korda rikkalikumalt kui Pripjati jõe läbivoolujärvedes. Lähtudes sellest võib Emajõe luhaveekogude zooplanktoni produktiooni hinnata samuti kõrgeks ja enamikku luhaveekogusid sobivateks kudemispaiakadeks Emajõe basseini kaladele ja headeks kasvukohtadeks noorkaladele.

Kokkuvõte

1. Käesolev artikkel on koostatud 1948. a. suvel 36-st ja 1949. a. suvel 10-st luhaveekogust kogutud kvalitatiivsete ja kvantitatiivsete planktoniproovide põhjal ja käsitleb luhaveekogude avavee planktonit.

2. Emajõe luhaveekogude fütoplanktonis esinevad *Flagellatae*, *Chlorophyceae*, *Heterocontae*, *Diatomeae* ja *Cyanophyceae* rühm. Nende hulgas esinevad sagedamini flagellaatidest *Trachelomonas*, *Dinobryon*, *Peridinium* ja *Ceratium*; rohe-

vetikatest *Pediastrum*, *Staurastrum*, *Mougeotia* ja *Scenedesmus*; ränivetikatest *Melosira*, *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Synedra* ja *Navicula* ning sinivetikatest *Microcystis*, *Anabaena* ja *Aphanizomenon*.

3. Luhaveekogude planktonis tehti kindlaks 71 liiki zooplanktereid, neist ainurakseid 15, rotatoore 28, kladotseere 25 ja kopepoode 3 liiki.

4. Zooplanktereid võib liigitada kahte rühma. Esimese rühma vormid esinevad ainult luhaveekogudes. Siia kuulub 8 liiki ainurakseid, 13 liiki rotatoore ja 13 liiki kladotseere, näit. *Arcella hemisphaerica*, *A. artocrea*, *Diffugia tuberculata*, *Platyias quadricornis*, *Anuraeopsis fissa*, *Euchlanis parva*, *Mytilina macracantha*, *Monostyla bulla*, *Diurella stylata*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Lathonura rectirostris*, *Camptocercus lilljeborgii*, *Pleuroxus trigonellus*, *Polyphemus pediculus* jt., kokku 34 liiki ehk 47,9% liikide üldarvust.

Teise rühma kuuluvad zooplankterid, kes esinevad Emajões ja luhaveekogudes. Siia kuuluvad näit. *Arcella vulgaris*, *A. discoides*, *Diffugia limnetica*, *Tintinnidium fluviatile*, *Tintinnopsis lacustris*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Notholca longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra trigla*, *Diurella rousseleti*, *Filinia longiseta*, *Sida crystallina*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus* jt., kokku 7 liiki ainurakseid, 15 liiki rotatoore, 12 liiki kladotseere ja 3 liiki kopepoode, kokku 37 liiki ehk 52,1% luhaveekogudes leitud zooplanktoni liikide üldarvust.

5. Enamikus uuritud luhaveekogudes domineerib vaatlusperioodil kvantitatiivselt fütoplankton. 1948. a. andmeil on kõikide veekogude keskmine 5 262 242 eks./m³ vees ehk 88,8% kogu planktoni üldarvust ja 1949. a. andmeil 8 299 700 eks./m³ vees ehk 93,7%.

6. Fütoplanktonis domineerivad kvantitatiivselt enamasti kas flagellaadid või sinivetikad, harva rohe- ja ränivetikad. Arvestades keskmisi näitajaid, esines flagellaate 1948. a. 3 316 414 eks./m³ vees ehk 48,5% ja 1949. a. 7 506 800 eks./m³ ehk 61,9% fütoplankterite üldarvust. Teisele kohale jäävad sinivetikad — 1948. a. 1 323 942 eks./m³ vees ehk 31,5% ja 1949. a. 482 700 eks./m³ vees ehk 24,8%.

7 Zooplanktonis domineerivad (keskmisi arvestades) rotatoorid. 1948. a. oli neid keskmiselt 519 844 eks./m³ vees ehk 69,2% ja 1949. a. 447 607 eks./m³ ehk 67,5% zooplankterite üldarvust. Oma kvantitatiivse arengu poolest järgnevad rotatooridele kopepoodid. 1948. a. oli neid 112 626 eks./m³ vees ehk 20% ja 1949. a. 49 770 eks./m³ vees ehk 17,6% zooplankterite üldarvust.

8. Emajõe luhaveekogude zooplanktoni produktioon on küllalt kõrge, mistõttu enamik luhaveekogusid on sobivateks kudemispaikadeks Emajõe basseini kaladele ja headeks kasvukohtadeks noorkaladele.

Kirjandus

- Riikoja, H. 1956. Emajõe iseloomustus, selle luhaveekogud ja rajoneerimine. Eesti NSV Teaduste Akadeemia juures oleva Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat. 49. köide.
- Акатова Н. А. 1954. Исследование зоопланктона р. Урала и некоторых водоемов поймы в районе дер. Ячварцега Западно-Казахстанской области. Труды Зоологического института АН СССР, XVI.
- Белинг Д., Ролл Я., Марковський Ю., Сабанеев П. и др. 1936. Гідробіологічна характеристика заплавної водойм середньої течії р. Десни. Труды гідробіологічної станції АН УССР. № 11.
- Грезе Б. 1929. К биологии пойменных водоемов, I. Зоопланктон озер долины реки Кострома. Работы Костромской биологической станции, вып. I.
- Жадин В. И. 1950. Жизнь в реках. Жизнь пресных вод, III. Москва — Ленинград.
- Зиновьев А. 1947. Планктон полоев и ильменей дельты реки Волги и его кормовое значение для молоди промысловых рыб. Труды Волго-Каспийской научной рыбохозяйственной станции, т. IX.
- Кошкина Н. А. 1954. Планктон р. Камы и смежных с ней водоемов поймы: в затоне Дербешки. Автореферат кандидатской диссертации.
- Петрович П. Г. 1956. Зоопланктон пойменных водоемов реки Припяти. Труды комплексной экспедиции по изучению водоемов Полесья.
- Сабанеев П. 1937. Материали до вивчення зоопланктону р. Дніпра. I. Зоопланктон р. Дніпра району м. Києва. Труды гідробіологічної станції АН УССР, № 14.
- Харин Н. Н. 1951. Развитие зоопланктона в пойменных водоемах и пути повышения его количества в искусственных нерестовыростных водоемах. Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН, вып. I. Проблемы гидробиологии внутренних вод.
- Чернов В. К. 1949. Водоросли пойменных водоемов реки Волги, их биология и значение для типологии озер. Ученые записки ЛГУ, сер. биол. 21.

ПЛАНКТОН ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ РЕКИ ЭМАЙЫГИ

А. Лумберг

Резюме

1. В настоящей статье, которая составлена на основании количественных и качественных проб планктона, собранных летом 1948 г из 36 и летом 1949 г. из 10 пойменных водоемов, представлены результаты исследования планктона пойменных водоемов.

2. В фитопланктоне открытой части исследованных водоемов присутствуют следующие группы: *Flagellatae*, *Chlorophyceae*, *Heterocontae*, *Diatomeae*, *Cyanophyceae*, причем из жгутиковых чаще всего встречаются виды *Trachelomonas*, *Dinobryon*, *Peridinium*, *Ceratium*, из зеленых водорослей — *Pediastrum*, *Staurastrum*, *Mougeotia*, *Scenedesmus*, из кремнезеемок *Melosira*, *Tabelaria*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Synedra*, *Navicula* и из синезеленых водорослей виды *Microcystis*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*.

3. В планктоне пойменных водоемов р. Эмайыги установлено присутствие 71 вида зоопланктеров, из них одноклеточных — 15, коловраток — 28, ветвистоусых — 25 и веслоногих — 3 вида.

4. Зоопланктеров можно разбить на две группы: а) Присутствуют только в пойменных водоемах. К этой группе относятся 8 видов одноклеточных, 13 видов коловраток и 13 видов ветвистоусых, напр. *Arcella hemisphaerica*, *A. artocrea*, *Diffflugia tuberculata*, *Platya quadricornis*, *Anuraeopsis fissa*, *Euchlanis parva*, *Mytilina macracantha*, *Monostyla bulla*, *Diurella stylata*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Lathonura rectirostris*, *Camptocercus lilljeborgii*, *Pleuroxus trigonellus*, *Polypphemus pediculus* и др., всего 34 вида или 47,9% от общего числа видов. б) Зоопланктеры, присутствующие как в реках, так и в пойменных водоемах. Сюда относятся напр. *Arcella vulgaris*, *A. discoides*, *Diffflugia limnetica*, *Tintinnidium fluviatile*, *Tintinnopsis lacustris*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Notholca longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra trigla*, *Diurella rousseti*, *Filina longiseta*, *Sida crystallina*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus* и др., из них 7 видов одноклеточных, 15 видов коловраток, 12 видов ветвистоусых и 3 вида веслоногих. Всего 37 видов или 52,1% от общего числа видов зоопланктеров, найденных в пойменных водоемах.

5. В большинстве исследованных водоемов количественно преобладает фитопланктон. По данным 1948 года среднее всех водоемов 5.262.242 экз./м³ и по данным 1949 года среднее фитопланктона всех водоемов 8.299.700 экз./м³ или 88,8 и 93,7% от общего количества планктона.

6. В фитопланктоне количественно преобладают большей частью жгутиковые или синезеленые водоросли, редко зеленые водоросли или кремнеземки. На основании средних показателей в 1948 году жгутиковых было 3.316.414 экз./м³ и в 1949 г — 7.506.800 экз./м³ или 61,9% от общего числа фитопланктеров. На втором месте стоят синезеленые водоросли: в 1948 г — 1.323.942 экз./м³ или 31,5%, и в 1949 г. — 482.700 или 24,8%.

7. В зоопланктоне преобладают (средние данные) коловратки: в 1948 г. в среднем 519.844 экз./м³ или 69,2% и в 1949 г — 447.607 экз./м³ или 67,5% от общего зоопланктеров. За коловратками следуют веслоногие — в 1948 г 112.626 экз./м³ или 20% и в 1949 г. 49.770 экз./м³ или 17,6% от общего числа зоопланктеров.

8. Продукция зоопланктона пойменных водоемов р. Эмайыги довольно высока, вследствие чего большинство пойменных водоемов являются подходящими местами для нереста рыб бассейна р. Эмайыги и хорошими местами нагула ее молоди.

DAS PLANKTON DER ALTWÄSSER DES EMAJÖGI

A. Lumberg

Zusammenfassung

1. Qualitative und quantitative Planktonproben, die im Sommer 1948 aus 36 und 1949 aus 10 Altwässern entnommen wurden, bilden die Grundlage des vorliegenden Artikels, der einen Überblick über das Plankton des offenen Teiles der Altwässer geben will.

2. Im Phytoplankton der Altwässer des Emajögi finden sich systematische Einheiten der *Flagellatae*, *Chlorophyceae*, *Heterocontae*, *Diatomeae* und *Cyanophyceae*. Vorherrschend sind: von *Flagellaten* — Arten der Gattungen *Trachelomonas*, *Dinobryon*, *Perdinium* und *Ceratium*, von Grünalgen — *Pediastrum*, *Staurastrum*, *Mougeotia* und *Scenedesmus*, von Kieselalgen — *Melosira*, *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Synedra* und *Navicula*, und von Blaualgen — *Microcystis*, *Anabaena* und *Aphanizomenon*.

3. Im Plankton der Altwässer des Emajögi wurden 71 Zooplanktonarten festgestellt, darunter 15 Protozoen-, 28 Rotatorien-, 25 Kladozeren- und 3 Kopepodenarten.

4. Die Zooplankter der Altwässer des Emajögi lassen sich in zwei Gruppen einteilen:

a) nur in den Altwässern vorkommende Formen. Hierher gehören 8 Protozoen-, 13 Rotatorien- und 13 Kladozerenarten, z. B. *Arcella hemisphaerica*, *A. artocrea*, *Difflugia tuberculata*, *Platytias quadricornis*, *Anuraeopsis fissa*, *Euchlanis parva*, *Mytilina macracantha*, *Monostyla bulla*, *Diurella stylata*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Lathonura rectirostris*, *Camptocercus lilljeborgii*, *Pleuroxus trigonellus*, *Polyphemus pediculus* u. a., insgesamt 34 Arten oder 47,9% der Gesamtzahl der Arten;

b) im Emajögi und in seinen Altwässern vorkommende Zooplankter. Hierher gehören z. B. *Arcella vulgaris*, *A. discoides*, *Difflugia limnetica*, *Tintinnidium fluviatile*, *Tintinnopsis lacustris*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Notholca longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Polyarthra trigla*, *Diurella rousseleti*, *Filinia longiseta*, *Sida crystallina*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus* u. a. — im ganzen 7 Protozoen-, 15 Rotatorien-, 12 Kladozeren- und 3 Kopepodenarten, insgesamt 37 Arten oder 52,1% der Gesamtzahl der in den Altwässern gefundenen Zooplanktonarten.

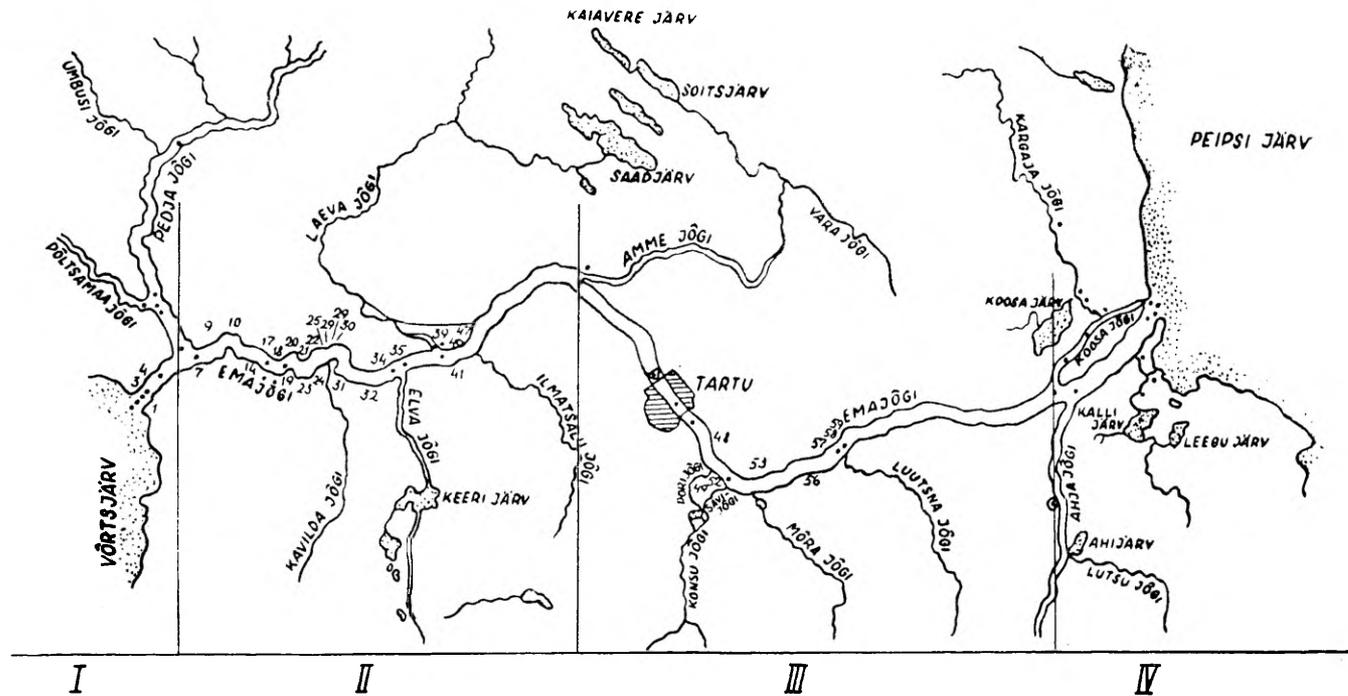
5. In der Mehrzahl der erforschten Altwässer des Emajögi hat das Phytoplankton in der Beobachtungsperiode ein quantitatives Übergewicht. Die aus dem Gesamtmaterial errechneten Mittelwerte aller Gewässer waren im Jahre 1948 5 262 246 Expl./m³

und im Jahre 1949 8 299 700 Expl./m³ (oder 88,8% resp. 93,7% der Gesamtzahl der Plankter).

6. Im Phytoplankton haben meist entweder Flagellaten oder Blaualgen ein zahlenmäßiges Übergewicht, nur selten Grün- und Kieselalgen. Von Flagellaten wurden folgende Durchschnittszahlen festgestellt: im Jahre 1948 3 316 414 Expl./m³ und 1949 7 506 800 Expl./m³ (oder 48,5% resp. 61,8% der Gesamtzahl der Phytoplankter. An zweiter Stelle stehen Blaualgen — im Jahre 1948 1 323 942 Expl./m³ und 1949 482 700 Expl./m³ (oder 31,5% resp. 24,8%).

7. Im Zooplankton dominieren Rotatorien, von denen im Jahre 1948 durchschnittlich 519 844 Expl./m³ und 1949 477 607 Expl./m³ (oder 69,2% resp. 67,5% der Gesamtzahl der Zooplankter) vermerkt wurden. Den Rotatorien folgen zahlengemäß Kopepoden. Von letzteren fanden sich im Jahre 1948 112 626 Expl./m³ und 1949 49 770 Expl./m³ (oder 20% resp. 17,6% der Gesamtzahl der Zooplankter).

8. Die Zooplanktonproduktion ist genügend hoch, wodurch die meisten Altwässer geeignete Laichstellen für die Fische des Emajõe Basseins und gute Entwicklungsgebiete für Jungfische bilden.



Emajõe ja selle lisajõgede skeem. I—IV — Emajõe lõigud. ● planktoniproovide võtmise kohad. △ Tähtvere vaatluspunkt. 1—59 — luhaveekogude asukohad, kust võeti planktoniproove.

О СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ СВОЙСТВ КРАСНОЙ КРОВИ ПЛОТВЫ И ОКУНЯ

И. Велдре

Кафедра зоологии

Введение

Начиная с 1951 года в Эстонской ССР проводятся большие работы по изучению рыб внутренних водоемов. Наряду с изучением морфологических различий у рыб, выловленных из различных озер, начали изучать и их физиологические особенности. Мы приступили к исследованию физиологических свойств крови на основании нижеследующих соображений.

Свойства крови тесно связаны как с уровнем обмена веществ рыб, так и с условиями их существования. Методика изучения крови рыб относительно хорошо разработана, и при помощи простых и доступных приборов можно изучать некоторые свойства красной крови рыб.

Из видов рыб были выбраны плотва и окунь. Основой такого выбора были следующие обстоятельства:

а) плотва и окунь являются самыми обычными видами рыб в наших водоемах. Это облегчает получение сравнительного материала;

б) плотва обитает в весьма разнообразных экологических условиях и по внешним морфологическим признакам причисляется к варьирующим видам рыб. Можно думать, что влияние различных экологических условий наблюдается и в свойствах крови;

в) для плотвы и малоразмерного бентосоядного окуня в водоеме всегда имеется корм, и у плотвы и окуня не встречается голодное состояние, могущее оказать влияние на свойства крови рыб.

Собранный в 1951 и 1952 гг. материал по свойствам крови плотвы и окуня показал, что концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови рыб, выловленных из различных водоемов, имели различную величину, но отрывочность полученных данных не позволила разрешить многих возникших вопросов. Для этого было необходимо проведение стационарных работ в

нескольких водоемах и изучение сезонных изменений показателей красной крови.

В 1954—1956 годах были проведены такие стационарные работы и собран материал для настоящей работы.

I. Обзор литературы и установление цели настоящей работы

Прежде чем прийти к установлению цели настоящей работы, мы кратко рассмотрим некоторые имеющиеся исследования по свойствам красной крови, а также и по дыханию рыб, так как свойства красной крови очень тесно связаны с дыхательной функцией.

Только после рассмотрения имеющихся литературных данных мы сможем обосновать сделанный нами выбор методики и выдвинуть более узкие вопросы, на которые и постараемся дать ответы.

Работы по дыханию рыб

В имеющихся работах часто подчеркивается, что особенности дыхания рыб тесно связаны с условиями их существования. Одни авторы (W. Wunder 1936, М. Г. Иванова 1939) сравнивали дыхательные особенности отдельных видов, другие же обращали внимание на выяснение влияния отдельных факторов.

Н. С. Строганов (1939, 1940) изучал зависимость газообмена рыб от температуры и ввел понятие «температурной зоны адаптации». В этой температурной зоне все физиологические процессы протекают с наибольшим постоянством, завися меньше всего от изменения температуры внешней среды.

Т. И. Привольнев (1947, 1948) установил аналогичное понятие «кислородной зоны адаптации». А. Б. Лозинов (1956) различает «зону кислородного оптимума». Рост и питание молоди осетровых в зоне кислородного оптимума в течение длительного периода оказываются наилучшими. Температурная (и кислородная) зона адаптации является только временной настройкой организма (Н. С. Строганов 1956), причем она требует дополнительных затрат энергии, что отражается и на росте. По мнению Г. Г. Винберга (1956), понятие температурных зон адаптации еще требует значительной доработки, конкретизации и лучшего обоснования фактическими данными.

Относительно мало данных имеется о сезонных изменениях в дыхательной деятельности рыб.

Наиболее интересные данные представлены в работе Г. Н. Богданова и С. В. Стрельцовой (1953). Интенсивность дыхания рыб при температурах, господствующих в озере Ильмень, в июле была в 8 раз больше, чем в марте у тех же видов. Температурная зона адаптации у изученных видов в летнее время оказалась сдвинутой на 6—10° в сторону более высоких температур. Такая разница обусловлена не только влиянием температуры, так как

при одной и той же температуре «летние» рыбы имели более высокий обмен по сравнению с «зимними». Авторы объясняют это влиянием питания в летний период. В пользу этого говорят и данные И. Н. Остроумовой (1957): повышение температуры и соответствующее увеличение интенсивности обмена активизирует эритропоз только у питающихся рыб и не вызывает такую активизацию у голодающих рыб.

О сезонных изменениях в дыхательной деятельности свидетельствуют и данные Т. И. Привольнева и Н. В. Королевой (1953): пороговая концентрация кислорода для ряда пресноводных рыб летом выше, чем зимой.

Увеличение поглощения кислорода рыбами установлено в период нереста, когда интенсивность обмена веществ у рыб повышается (Ph. Lindstedt 1914, Т. И. Привольнев 1948, Е. А. Яблонская 1951).

В ряде работ (А. П. Щербаков 1937, Т. И. Привольнев 1953, М. Б. Григорьева 1953, Г. Л. Шкорбатов 1954, Л. П. Рыжков 1955) отмечается зависимость интенсивности потребления кислорода рыбами от условий, в которых обитали изученные экземпляры. У рыб, живших в благоприятных условиях дыхания (высокое содержание кислорода, наличие течения), интенсивность дыхания выше, чем у особей того же вида, которые жили в неблагоприятных условиях. В неблагоприятных условиях дыхания потребление кислорода уменьшается и рыбы становятся более стойкими к его недостатку. Таким образом происходит приспособление дыхательной деятельности рыб к изменяющимся условиям внешней среды.

Работы по свойствам крови рыб

На основании анализов крови морских рыб некоторые авторы (F. G. Hall and I. E. Gray 1929, F. G. Hall 1930, R. W. Root 1931) делают вывод, что концентрация гемоглобина в крови рыб зависит от активности соответствующих видов. У пресноводных рыб нельзя обнаружить такой прямой зависимости между активностью рыб и концентрацией гемоглобина в их крови, так как условия дыхания в пресноводных водоемах очень разнообразны и изменчивы (Е. N. Willmer 1934, В. А. Павлов и Б. Г. Кролик 1936, Г. Н. Калашников 1939, В. А. Павлов 1939). Кровь пресноводных рыб приспособлена к транспорту кислорода при низком парциальном давлении последнего (А. Krogh and J. Leitch 1919, В. А. Павлов 1940, 1949).

В красной крови рыб происходят сезонные изменения. В зимний период в крови рыб содержится максимальное количество эритроцитов (соответственно и гемоглобина) (J. Schlicher 1927, N. Kawamoto 1929), во время нереста увеличивается концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови рыб (J. Schlicher 1927, Г. Н. Калашников 1939б, В. А. Павлов 1939).

Ссылки на то, что концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови рыб могут изменяться под влиянием различных факторов внешней среды или в зависимости от состояния рыб, имеются еще в ряде работ (Н. В. Лебедев 1940, Г. Н. Калашников и С. Н. Складовский 1940, 1948, Б. М. Драбкина 1951а, П. С. Антипова 1954, В. С. Ивлев 1955).

Довольно отрывочными и притом противоречивыми являются данные о концентрации гемоглобина в крови особей одного и того же вида, выловленных из различных водоемов.

Марш (M. C. Marsh 1906) наблюдал меньшую концентрацию гемоглобина в крови форелей, культивируемых в рыбных прудах, по сравнению с соответствующими величинами у диких форелей, и объяснил это пониженной интенсивностью обмена.

Г. Н. Калашников (1939а) приводит данные о том, что концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови прудовых рыб значительно выше, чем у особей того же вида из аквариумов.

И. В. Никитина (1955) установила, что у особей рыбака и шемаи, выращенных в прудах, в крови содержалось меньше гемоглобина и эритроцитов, чем у речных рыб. По мнению автора, это указывает на понижение окислительных процессов в организме прудовых особей (в пруду нет течения, имеется мало корма и ограничена подвижность рыб).

На основании этих данных можно думать, что концентрация гемоглобина в крови пресноводных рыб находится в прямой зависимости от потребления ими кислорода. В прудах интенсивность дыхания рыб меньше, чем у представителей того же вида из рек (см. стр. 66). Этому соответствует и понижение концентрации гемоглобина в крови рыб, обитающих в прудах.

Другие авторы предполагают, что концентрация гемоглобина в крови рыб зависит прямо от количества и качества кормовых объектов.

Г. Г. Голодец (1954) нашла, что кровь молоди судака и леща, выращенных в прудах, содержала больше гемоглобина, чем у одновозрастной молоди из естественных водоемов. По мнению автора, это обусловлено хорошей кормовой базой в выростных прудах.

Б. М. Драбкина (1951) констатирует уменьшение концентрации гемоглобина в крови молоди осетра при кормлении ее только олигохетами, по сравнению с концентрацией гемоглобина в крови у молоди, получавшей более разнообразный корм.

Итак, концентрация гемоглобина в крови рыб не обнаруживает такой четкой зависимости от условий дыхания, как это отмечено для интенсивности потребления кислорода рыбами (см. стр. 66).

Пестрота и противоречивость имеющихся до сих пор данных по свойствам крови может быть обусловлена тем, что авторы ограничивались изучением концентрации гемоглобина и количе-

ства эритроцитов в одной капле крови. Концентрация гемоглобина зависит, с одной стороны, от степени гидратации организма (В. А. Павлов и Б. Г. Кролик 1936, Н. С. Строганов 1956), и, с другой стороны, от особенностей распределения гемоглобина в организме. В ряде работ (F. G. Hall, I. E. Gray and S. Lepkovsky 1926, J. Schlicher 1927, E. B. Powers 1932, L. Baudin 1936, Г. Н. Калашников и С. Н. Скадовский 1940, Т. И. Привольнев 1947) подчеркивается, что под влиянием факторов внешней среды концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови рыб могут весьма быстро изменяться, причем эти изменения вызваны действием селезенки (F. G. Hall 1928, V. Bonnet 1929)

В связи с этим концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в циркулирующей крови не показывают, сколько гемоглобина содержится в теле рыб. Для определения общего количества гемоглобина в организме необходимо наряду с данными о концентрации гемоглобина в крови установить и общий объем крови. Данные об объеме крови в организме рыб приведены в работах немногих исследователей (H. Welcker 1858, M. B. Derickson and W. R. Amberson 1934, A. W. Martin 1947, C. L. Prosser and S. J. Weinstein 1950, П. А. Коржуев 1949, П. А. Коржуев и И. С. Никольская 1951), но в этих работах объем крови рассматривается отдельно от концентрации гемоглобина в крови.

В работе П. А. Коржуева (1952) приведен критический анализ имеющихся работ, касающихся концентрации гемоглобина и количества эритроцитов в крови, и подчеркнуты следующие положения. При анализе свойств крови нельзя ограничиваться изучением отдельных компонентов крови. Кровь надо рассматривать как звено в цепи органов, участвующих в снабжении организма кислородом. Кроме определения концентрации гемоглобина и количества эритроцитов в крови необходимо определить и общее количество крови и гемоглобина в организме. Только количество гемоглобина в организме на единицу веса тела характеризует оснащенность организма гемоглобином, главной задачей которого является транспорт кислорода из внешней среды к тканям.

Цель настоящей работы

Из обзора литературных данных вытекает, что при исследовании красной крови рыб нельзя ограничиваться анализом отдельных свойств ее. Наряду с определением концентрации гемоглобина в крови, необходимо определить и общее количество гемоглобина в организме.

Поэтому, во избежание односторонности, в настоящей работе из свойств красной крови подвергались изучению концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови, общее количество гемоглобина в организме и объем крови.

Наряду с изучением показателей красной крови собирались

данные о факторах внешней среды — температуре и количестве кислорода в воде, значительно влияющих на дыхательную деятельность рыб. Главное внимание уделялось экологическому анализу показателей красной крови.

Целью настоящей работы было выяснение следующих вопросов:

1) какие сезонные изменения происходят в красной крови; рыб;

2) какие внешние условия обуславливают изменения в свойствах красной крови рыб и каково экологическое значение этих изменений;

3) как взаимно связаны изученные свойства крови рыб между собой и какие свойства красной крови рыб являются наилучшими показателями связей организма с внешней средой.

II. Материал и методика

Материал для настоящей работы собран за период времени от 20 VII 1954 г. по 14 II 1956 г. Анализы красной крови проведены у 204 экземпляров плотвы и 114 экземпляров окуня, выловленных из озер Саадъярв и Сойтсъярв¹. Кроме того собирались некоторые данные об интенсивности поглощения кислорода плотвой и окунем.

Рыбу для анализов ловили неводом, ставными и трехстенными сетями, мережами и удочкой. Такое разнообразие рыболовных снастей было вызвано отсутствием регулярной ловли рыб на озерах Саадъярв и Сойтсъярв. Только в июне и сентябре 1955 года представилась возможность получить плотву и окуня, выловленных из озера Саадъярв неводом.

В таблицах 1—4 показано количество проведенных анализов крови и использованные рыболовные снасти.

Таблица 1

Обзор проведенных анализов крови плотвы из озера Саадъярв

Время проведения анализов	Использованные снасти	Проанализировано экз.		
		неполовозрелых	♀ ♀	♂ ♂
20 — 23 VII 54	Ставные сети	—	5	—
30 VIII — 2 IX 54	Ставные сети	—	3	1
21 IV 55	Удочка	—	4	—
1 — 7 VI 55	Невод	4	8	8
9 — 10 IX 55	Невод	1	4	7
20 XI 55	Ставные сети	—	9	1
Всего		5	33	17

¹ Малое количество проведенных анализов было обусловлено, с одной стороны, ограниченным сроком работы, и, с другой стороны, трудностями добычи для анализов живой рыбы.

Таблица 2

Обзор проведенных анализов крови плотвы из оз. Сойтсъярв

Время проведения анализов	Использованные снасти	Проанализировано экземпляров		
		неполовозрелых	♀ ♀	♂ ♂
29 — 30 VII 54	Трехстенная сеть	1	7	—
6 — 7 IX 54	Трехстенная сеть	—	7	—
11 — 20 III 55	Мережи	4	35	31
17 V 55	Трехстенная сеть	—	3	5
18 — 26 VIII 55	Трехстенная сеть	2	20	2
1 — 3 XI 55	Ставные сети	—	7	2
11 — 14 II 56	Мережи	—	22	1
Всего:		7	101	41

Таблица 3

Обзор проведенных анализов крови окуня из оз. Саадъярв

Время проведения анализов	Использованные снасти	Проанализировано экземпляров		
		неполовозрелых	♀ ♀	♂ ♂
23 VII 54	Ставные сети	—	4	—
31 VIII — 1 IX 54	Ставные сети	1	4	—
3 — 8 XII 54	Удочка	1	4	2
20 — 21 IV 55	Удочка	3	4	3
1 — 7 VI 55	Невод	4	10	1
23 VI 55	Невод	4	1	—
Всего:		13	27	6

В своем большинстве (приблизительно две трети) проанализированные экземпляры плотвы оказались самками. Такое явление отчасти зависит от примененных снастей. Ввиду своих меньших размеров самцы не задержались в сетях, высота ячее которых была 25 мм, и встречались в большем количестве только в выловах неводом, который имел меньшие ячее. С другой стороны, самцы в водоемах могут иметь иное распределение, чем самки, как это для плотвы отмечено Г. С. Карзинкиным (1952, стр. 225)

Из приведенных цифр видно, что количество проанализированных окуней невелико, и поэтому данные по физиологическим

Обзор проведенных анализов крови окуня из оз. Сойтсыярв

Время проведения анализов	Использованные снасти	Проанализировано экземпляров			
		неполовозрелых	♀ ♀	♂ ♂	
28 VII 54	Трехстенная сеть	2	5	—	
7—8 IX 54	Трехстенная сеть	—	3	2	
8 XII 54	Удочка	7	1	3	
14—15 III 55	Мережа	4	1	3	
14—17 V 55	Трехстенная сеть	—	2	13	
19—27 VIII 55	Трехстенная сеть	5	5	3	
1—3 XI 55	Ставные сети	—	3	1	
11—14 II 56	Мережа	2	3	—	
Всего:		20	23	25	

Таблица 5

Концентрация гемоглобина в крови лягушек
(гемометр Цейсса; 100% = 16 г%)

Концентрация гемоглобина в крови		Разница
без центрифугирования	с центрифугированием	
85	72	18%
71	62	15%
82	70	17%
58	50	16%

показателям крови окуня являются неполными.

Кровь у рыб бралась тонкой стеклянной пипеткой из хвостовой артерии, обнаженной перед взятием крови. Полученная кровь наносилась на предметное стекло, покрытое парафином, откуда она потом поступила для проведения анализа.

Концентрация гемоглобина в крови определялась колориметрически гемометром Сали. Полученные таким образом цифры являются несколько увеличенными по сравнению с действительной концентрацией гемоглобина в крови, так как ядра эритроцитов, имеющиеся в определяемом растворе, делают раствор мутным. Это положение вытекает из данных, полученных нами в опытах над кровью лягушек (таблица 5)

Из приведенного ясно, что цифры концентрации гемоглобина в крови, полученные без центрифугирования испытуемого рас-

твора крови, увеличены на 15—18% по сравнению с показателями после центрифугирования, осаждающего ядра из раствора. В проведенной работе, к сожалению, не было возможности применить гемометр Цейсса.

Подсчет эритроцитов проводился в камере Бюркера.

Определение общего количества гемоглобина, находящегося в организме рыб, и объема крови были осуществлены прямым способом (см. П. А. Коржуев и И. С. Никольская 1951). Рыбу измельчали и из полученной измельченной массы экстрагировали гемоглобин в течение одних суток при температуре около нуля. Количество гемоглобина в полученном водном растворе определялось колориметрически: окраска раствора сравнивалась с окраской раствора крови, в котором концентрация гемоглобина была известна.

Для определения объема крови количество гемоглобина в организме делилось на концентрацию гемоглобина в цельной крови. Ниже (стр. 77) приведены соображения, показывающие, что вычисленное таким путем количество крови может немного превосходить действительное количество крови (точнее, кровяной жидкости) в теле.

Летом и поздней осенью 1955 года было проведено несколько анализов дыхания плотвы и окуня (всего у 19 экземпляров). Для определения интенсивности потребления кислорода рыбами применяли модификацию респирационного аппарата Круга, описание которого приведено Г. Г. Голодец (1955).

По литературным данным (Н. С. Строганов 1949; С. Н. Скадовский 1955), скорость течения воды влияет на интенсивность потребления кислорода рыбами. Определения поглощения кислорода плотвой и окунем были проведены при скорости течения воды 14—20 литров в час.

У всех проанализированных рыб определяли следующие общеихтиологические показатели:

1) длину тела (l) от конца рыла до конца чешуйного покрова;

2) вес рыбы с внутренностями и без них;

3) пол рыбы и степень зрелости половых продуктов по шкале, выработанной Астраханской ихтиологической лабораторией (Г. Х. Шапошникова 1950)

Для определения возраста собирали чешую.

III. Характеристика озер

Рыба для анализов была получена из озер Саадъярв и Сойтсъярв, расположенных примерно в 20 км к северу от города Тарту. Эти озера размещаются географически близко друг к другу, но значительно различаются по гидрологическому режиму.

Озеро Саадъярв является относительно большим водо-

емом — его площадь 701 га, максимальная глубина 25 м, средняя глубина 7,97 м (Н. Riikoja 1930) Литориальная область занимает 266 га, т. е. 38% от общей площади озера. Надводная растительность, в которой преобладает тростник, встречается местами.

Температура воды поверхностных слоев летом в среднем 21—22° С. Температура более глубоких слоев (10 м) в то же время достигает 17°

В конце лета в озере может образоваться резко выраженная температурная и кислородная слоистость (слой скачка на глубине 10—12 м), и в гипolimнионе наблюдается недостаток кислорода.

Во время зимней стагнации содержание кислорода в поверхностных слоях (до 10 м) достигает 9—13 мг/л, и только в самых придонных слоях наблюдается его минимум.

Приведенные данные показывают, что как температурные, так и кислородные условия в озере Саадъярв в течение всего года являются относительно благоприятными для рыб. Ввиду величины озера в нем всегда имеются горизонты, в которых очень различные виды рыб находят подходящие условия для дыхания. О хорошем кислородном режиме в озере свидетельствует развитие в нем ряпушки, которая в отношении кислорода очень требовательна.

Озеро Сойтсъярв² по площади (227,5 га) является большим водоемом, но в то же время оно мелководное. Большая часть озера (более 80%) имеет глубину менее 2 м, только в его юго-восточной части имеется воронкообразная впадина, достигающая 8,5 м. Растительность в озере доходит до глубины 3 м, охватывая 94% площади озера.

Из-за мелководности озера температура воды летом относительно высока, причем прогреваются все слои воды озера. В конце августа 1955 года температура воды у берега достигала 30° в глубинной части озера: на поверхности 25° а на глубине 7 метров — 20° Содержание кислорода в поверхностном слое было 7,64 мг/л, на глубине 7 м — 0,86 мг/л.

Зимой в озере неоднократно наблюдались заморы. Во время замора весной 1951 г. уменьшилась численность щуки и даже линя. В пробе воды, взятой из-под льда, совершенно отсутствовал кислород.

В 1955 году заморные явления в озере начались в марте, причем наблюдалось выселение рыб в ручей, вытекающий из озера. Выселялись следующие виды: сначала девятииглая колюшка и налим, затем плотва, малоразмерный окунь, годовики и двухгодовики щуки. В конце замора выселялись и единичные экземпляры вьюна и щиповки. О степени интенсивности выселе-

² Эти данные характеризуют озеро во время проведения настоящей работы. Осенью 1956 года озеро было спущено и поэтому его площадь и глубина в настоящее время меньше вышеприведенных данных.

ния рыб можно судить по тому, что за одну ночь в ручье выставленными мережами было выловлено около 200 кг плотвы.

Определение кислорода во время замора 1955 года дало следующие результаты. В средней части озера на глубине 1 м содержалось 0,045 мг/л кислорода, а на глубине 6,5 м кислород отсутствовал совершенно. На глубине 1 м около истока ручья содержание кислорода было 0,48 мг/л. Вода озера имела запах сероводорода.

Озеро Сойтсъярв можно характеризовать как водоем; в котором из-за мелководности изменения внешних условий в течение года имеют сравнительно большую амплитуду. В летние месяцы происходит сильный прогрев всех горизонтов воды. В зимние месяцы подо льдом содержание кислорода уменьшается до минимума, вызывая выселение и даже гибель рыб.

IV. Зависимость свойств красной крови от пола и размеров рыб

Для того, чтобы установить сравнимость полученных данных по свойствам красной крови плотвы и окуня, перед анализом сезонных изменений этих показателей надо анализировать их зависимость от пола и размеров рыб.

Имеющийся материал по плотве показывает, что кровь одно-размерных самок и самцов несколько отличается по всем изученным показателям (таблица 6).

Таблица 6

Половые различия крови плотвы

Пол	Колич. экз.	Длина (1) см	Количество эритроцитов в милл/мм ³	Концентрация гемоглобина в г %	Объем крови в %	Количество гемоглобина в организме в г/кг
Оз. Сойтсъярв 11 — 20 III 55 (перед нерестом)						
♀	23	15,6	1,97	9,6	1,39	1,33
♂	31	14,8	2,14	10,3	1,72	1,76
Оз. Сойтсъярв 17 V 55 (нерест)						
♀	3	13,4	2,33	10,2	1,46	1,48
♂	5	13,5	2,30	9,4	1,67	1,59
Оз. Саадъярв 1 — 7 VI 55 (после нереста)						
♀	8	16,5	1,92	8,6	1,53	1,30
♂	8	14,9	2,44	11,2	1,98	2,21
Оз. Саадъярв 9 — 10 IX 55						
♀	4	15,1	2,32	9,5	1,90	1,78
♂	7	14,1	2,26	10,3	1,87	1,93

Перед нерестом (анализы в марте) количество эритроцитов и концентрация гемоглобина в крови самцов несколько выше, чем в крови самок, в остальное время такой четкой зависимости не наблюдалось.

Относительно большие половые различия имеются в объеме крови и количестве гемоглобина на единицу веса тела. В организме самцов всегда содержится больше гемоглобина — на единицу веса тела самцов приходится гемоглобина до 1,7 раз больше, чем у самок.

Вследствие отмеченных половых различий в свойствах крови плотвы (особенно в объеме крови и количестве гемоглобина в организме) и ввиду малого количества анализированных самцов (см. табл. 1 и 2), в главе о сезонных изменениях свойств красной крови, по плотве приводятся данные только для самок.

Количество анализов крови окуня относительно небольшое, и поэтому данные о свойствах крови являются неполными. Можно думать, что половые различия крови окуня проявляются менее резко, чем у плотвы (таблица 7)

Таблица 7

Половые различия крови окуня

Пол	Колич. экз.	Длина (1) в см	Концентрация гемоглобина в г %	Объем крови в %	Колич. гемоглобина в организме в г/кг
Оз. Сойтсьярв 7 — 8 IX 54					
♂	3	16,7	6,8	—	0,80
♂	2	15,8	6,5	0,70	0,46
Оз. Сойтсьярв 14 — 17 V 55 (нерест)					
♂	2	18,6	8,3	0,88	0,73
♂	13	17,1	9,0	1,00	0,91
Оз. Сойтсьярв 19 — 27 VIII 55					
♂	4	16,8	7,2	2,50	1,80
♂	3	15,3	7,8	2,06	1,53
Оз. Саадьярв 3 — 8 XII 54					
♂	4	13,1	8,2	1,00	0,89
♂	2	13,8	7,4	1,01	0,74
Оз. Саадьярв 20 — 21 IV 55 (перед нерестом)					
♂	2	12,8	—	—	1,22
♂	3	11,2	10,5	—	1,19

Сравнение свойств крови у половозрелых экземпляров плотвы, имеющих различные размеры, показывает, что концентрация гемоглобина в крови особей с большими размерами до 10%

начальной величины больше, чем у маленьких особей (см. таблицу 8) Как объем крови, так и количество гемоглобина на единицу веса тела не обнаруживают четкой зависимости от размеров рыб.

Таблица 8

Свойства крови плотвы различного размера (оз. Сойтсьярв 11—20 III 55)

Показатели	Пол	Размерные группы (см)			
		12,0—13,9	14,0—15,9	16,0—17,9	18,0—22,5
Количество экземпляров	+	5	7	11	11
	—	7	16	8	—
Концентрация гемоглобина милл/мм ³	+	9,2	9,7	10,1	9,9
	+	10,1	10,2	10,6	—
Объем крови %	+	1,54	1,46	1,29	1,45
	±	1,73	1,66	1,71	—
Количество гемоглобина в организме г/кг	+	1,45	1,40	1,28	1,39
	+	1,75	1,73	1,80	—

Большинство анализированных особей плотвы имеют длину (I) от 13 до 17 см, окуня — от 14 до 19 см.

V. О различиях в составе красной крови у отдельных особей рыб

Концентрация гемоглобина в крови плотвы и окуня является весьма изменчивой величиной. Даже у экземпляров одного вида, выловленных из одного водоема в одно и то же время, концентрация гемоглобина в крови различна. При этом концентрация гемоглобина находится в прямой зависимости от количества эритроцитов — чем больше эритроцитов в крови, тем больше концентрация гемоглобина и наоборот.

Эту зависимость характеризуют данные, представленные графически на рисунке 1. На абсциссе нанесено количество эритроцитов в одном кубическом миллиметре, на ординате — концентрация гемоглобина в грамм-процентах. Каждая точка отмечает данные одного экземпляра. Расположение точек на рисунке 1 показывает, что при увеличении количества эритроцитов в 1,5 ра-

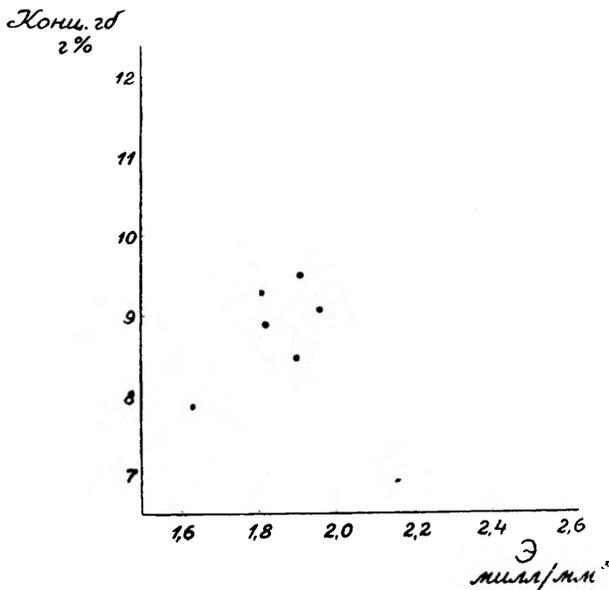


Рис. 1. Концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови самок плотвы.

График составлен на основании данных 26 экземпляров самок плотвы из озера Сойтсьярв (11—20 III 55).

Конц. гб — концентрация гемоглобина;

Э — количество эритроцитов в 1 мм³.

за (с 1,6 миллиона до 2,4 миллионов в 1 мм³) увеличивается и содержание гемоглобина в 1,5 раза (с 8 г% до 12 г%)

Различные концентрации гемоглобина в крови отдельных особей, вероятно, обусловлены тем, что под влиянием изменений внешних условий количество эритроцитов в циркулирующей крови может быстро изменяться.

Часть эритроцитов может находиться в органах депо, из которых наиболее важным является селезенка. В случае надобности эти эритроциты выбрасываются в кровяное русло. Этим хорошо объясняется, почему количество эритроцитов и концентрация гемоглобина в крови плотвы и окуня в тот же самый период времени могут иметь различную величину, а количество гемоглобина на эритроцит является более или менее постоянной величиной.

Исходя из предположения, что часть эритроцитов (соответственно и часть гемоглобина) может не находиться в циркулирующей крови, а содержаться в органах депо, мы попытаемся объяснить, что представляет собой вычисленный нами объем крови рыб.

Для определения объема крови общее количество гемоглобина в организме делится на концентрацию гемоглобина в циркулирующей крови. Сама же концентрация гемоглобина в крови может быстро изменяться. Если весь гемоглобин не находится в циркулирующей крови, а отчасти содержится в органах депо, то вычисленное количество (объем) крови не соответствует дей-

ствительному количеству крови (точнее — кровяной жидкости) в организме. Математически это можно выразить так:

$$\begin{array}{ccccccc} \text{количество} & = & \text{количество} & \times & \text{концентра-} & + & \text{количество} \\ \text{гемоглобина} & & \text{крови} & & \text{ция гемогло-} & & \text{гемоглобина} \\ \text{в организме} & & & & \text{бина в крови} & & \text{в органах} \\ & & & & & & \text{депо} \end{array}$$

Если все члены этого равенства делить на концентрацию гемоглобина в крови, то получается следующее равенство:

$$\begin{array}{ccc} \frac{\text{количество гемоглобина в организме}}{\text{концентрация гемоглобина в крови}} & = & \frac{\text{количество}}{\text{крови}} + \\ + & & \frac{\text{количество гемоглобина в органах депо}}{\text{концентрация гемоглобина в крови}} \end{array}$$

Левая часть равенства соответствует вычисленному количеству крови. Вычисленное количество крови равняется действительному количеству крови только тогда, когда весь гемоглобин находится в циркулирующей крови, в противном случае вычисленное количество превышает действительное количество крови на величину выражения:

$$\frac{\text{количество гемоглобина в органах депо}}{\text{концентрация гемоглобина в крови}}$$

Сравнение данных у экземпляров, выловленных из одного водоема в один и тот же период, показывает, что наименьшее вычисленное количество крови имеют особи, у которых концентрация гемоглобина в крови максимальная (таблица 9) Эта наименьшая величина близка к действительному количеству крови, так как в циркулирующей крови находится больше эритроцитов

Т а б л и ц а 9

Зависимость вычисленного объема крови от концентрации гемоглобина в крови у плотвы (♀), выловленной из озера Сойтсъярв 11—20 III 55

Концентрация гемоглобина в крови в г%	7,0 — 7,9	8,0 — 8,9	9,0 — 9,9	10,0 — 10,9	11,0 — 12,0
Количество экземпляров	3	6	10	7	8
Вычисленный объем крови в %	1,66	1,44	1,58	1,31	1,24
Общее количество гемоглобина в организме в г/кг	1,24	1,22	1,43	1,36	1,40

(соответственно и гемоглобина) С другой стороны, вычисленное количество крови у экземпляров, у которых не все эритроциты выброшены в циркулирующую кровь (об этом свидетельствует низкое содержание гемоглобина и эритроцитов в крови), несколько превышает действительное количество крови.

Общее количество гемоглобина в организме рыб, кровь которых имеет различную концентрацию гемоглобина, имеет относительно стабильную величину (см. табл. 9).

Регулярная обратная зависимость вычисленного количества крови от концентрации гемоглобина в крови является косвенным доказательством обстоятельства, что часть эритроцитов (соответственно и часть гемоглобина) может находиться в органах депо. Значительные различия концентрации гемоглобина и количества эритроцитов в крови отдельных особей обусловлены различным распределением количества гемоглобина в циркулирующей крови и в органах депо.

Конечно, нельзя отрицать и наличие варьирования абсолютных величин показателей крови, например, в организме одной особи может содержаться меньше гемоглобина, чем в организме другой особи того же вида, в том же физиологическом состоянии.

VI. Сезонные изменения свойств красной крови плотвы и окуня и анализ приспособительного характера этих изменений

Из вышеприведенного вытекает, что концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови рыб являются величинами, которые не отражают общего количества гемоглобина в теле. Оснащенность организма гемоглобином выражает количество гемоглобина на единицу веса тела. По этой причине анализ сезонных изменений свойств красной крови плотвы и окуня мы начинаем с этого показателя.

На рисунке 2 сосредоточены данные о количестве гемоглобина в организме окуней и самок плотвы, выловленных из озер Саадъярв и Сойтсъярв в отдельные периоды. Для окуня, по причине незначительного полового различия крови, данные для обоих полов приведены вместе.

Из приведенных данных видно, что количество гемоглобина на единицу веса тела подвергается значительным сезонным изменениям. Количество гемоглобина в организме достигает максимума в летние месяцы (в июле—августе), а минимум падает на холодное время года. Причины такого сезонного изменения надо искать в сезонных изменениях факторов среды, которые оказывают сильное влияние на жизнедеятельность и обмен веществ пойкилотермных животных, в том числе и рыб.

Главным фактором внешней среды, обуславливающим изменение свойств крови, связанных с функцией дыхания, является температура.

Кол. гб
г/кг

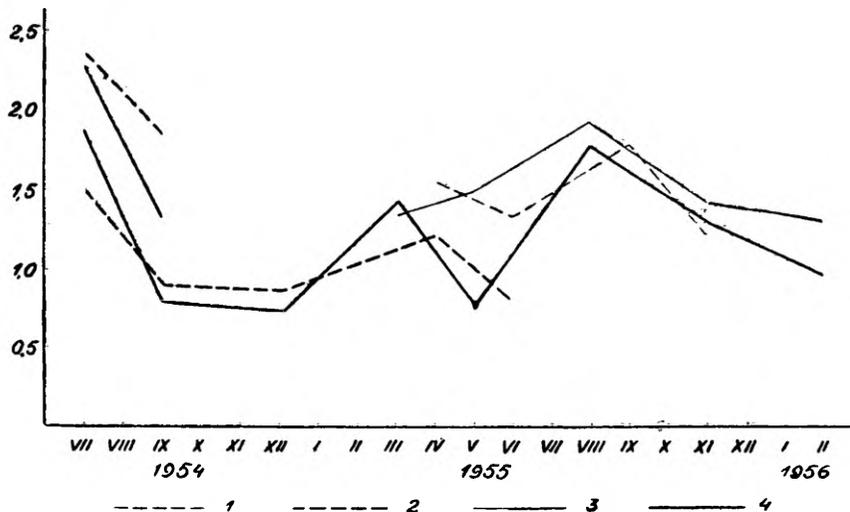


Рис. 2. Сезонные изменения количества гемоглобина, находящегося в организме.

Кол. гб — количество гемоглобина на единицу веса тела;
1 — самки плотвы из озера Саадъярв;
2 — окунь из озера Саадъярв;
3 — самки плотвы из озера Сойтсъярв;
4 — окунь из озера Сойтсъярв.

Влияние температуры на дыхание рыб выражается в следующем:

- 1) с повышением температуры внешней среды увеличивается интенсивность обмена веществ и поглощение кислорода рыбами;
- 2) в теплой воде содержится меньше кислорода, чем в холодной;
- 3) с повышением температуры падает способность гемоглобина связывать кислород.

В настоящей работе представлены данные только по двум первым пунктам.

Температура воды в поверхностных слоях озера Сойтсъярв достигает в летние месяцы 28°, бывая в придонных слоях на несколько градусов ниже. В озере Саадъярв, как в более крупном водоеме, температура воды летом в поверхностных слоях 21—22°, в более глубоких же слоях — значительно ниже.

У плотвы из озера Сойтсъярв проведены анализы дыхания в различные периоды (таблица 10)

³ При определении поглощения кислорода этой особью были взяты 4 пробы воды на кислород.

Результаты анализов интенсивности дыхания плотвы из озера Сойтсъярв

№№ пп	Время про- ведения ана- лиз	Пол и сте- пень зрело- сти половых продуктов	Температура воды в гра- дусах	Поглощено кислорода в мг/г за час			
				1	2	3	Сред- нее
1.	21 VIII 55	♀ III	22,0 — 21,5	0,15	0,13	—	0,14
2.	22 VIII 55	♂ II	20,5 — 21,5	0,28	0,22	0,18	0,23
3.		♀ III	21,5	0,24	1,19	0,18	0,20
4.	23 VIII 55	♀ III	20,0 — 20,5	0,22	0,25	0,18	0,19
5.	26 VIII 55	♀ III	18,0 — 18,5	0,20	0,23	(0,11)	0,18
6.		♀ III	19,5 — 20,0	0,20	0,14	0,13	0,16
7.		♀ III	20,5	0,34	0,21	0,17	0,24
8.		♀ III	21,5	0,19	0,19	0,13	0,17
9.		♀ III	21,5 — 20,5	0,16	0,15	0,12	0,14
В среднем :				0,22	0,18	0,14	0,18
1.	3 XI 55	♀ IV	1,5	0,037	0,030	0,026	0,03
2.		♀ IV	1,5	0,086	0,062	0,037	0,06
3.		♀ IV	1,5 — 2,0	0,074	0,055	0,035	0,05
4.		♀ IV	2,0	0,030	0,028	0,024	0,03
В среднем :				0,057	0,044	0,031	0,04

Прежде чем приступить к анализу сезонных изменений интенсивности дыхания, сделаем некоторые замечания об индивидуальных различиях интенсивности потребления кислорода. При определении интенсивности дыхания мы взяли пробы воды на кислород три раза (в таблице 10 под номерами 1, 2 и 3) — спустя 15—20, 40—45 и 70—75 минут после помещения рыбы в респираторный аппарат. Среднее для этих проб показывает, что интенсивность дыхания плотвы наибольшая в начале опыта и уменьшается по мере пребывания рыб в респираторном аппарате. Это может зависеть от многих обстоятельств, из которых несомненно, главными являются возбужденность рыб при помещении в условия опыта (поэтому и интенсивность дыхания в начале опыта выше) и ограниченность подвижности рыб в респираторном аппарате (соответственно уменьшается и интенсивность дыхания).⁴

⁴ В. С. Ивлев (1938) приводит данные о том, что интенсивность потребления кислорода в первый час после помещения рыб в респираторный аппарат значительно выше, чем позднее.

Для сравнения мы взяли среднее от интенсивности потребления кислорода всех трех проб, хотя интенсивность потребления можно сравнить и по величине последней пробы, так как отношение интенсивности поглощения кислорода в различные периоды остается таким же.

Интенсивность дыхания отдельных экземпляров имеет различную величину — так, например, у анализированных в августе экземпляров плотвы крайние величины потребления кислорода были 0,14 и 0,24 мг/г за час.

Несмотря на индивидуальные различия, полученные данные показывают, что интенсивность поглощения кислорода в различные периоды различна. В августе 1955 года самки плотвы поглощали при 19—22° в среднем 0,18 мг кислорода на каждый грамм живого веса за час. В ноябре того же года при 15—20° они потребляли кислорода в среднем 0,04 мг на грамм живого веса за час. Таким образом, в ноябре интенсивность дыхания была в 4,5 раз меньше, чем в августе.⁵

О содержании кислорода в озере Сойтсъярв в соответствующие периоды имеются следующие данные (таблица 11)

Таблица 11

Содержание кислорода в различных слоях самого глубокого места оз. Сойтсъярв

Время проведения анализов	Глубина в м	Температура воды в градусах	Содержание кислорода в мг/л
21 VIII 55	0	22	7,64
	7	20	0,86
3 XI 55	0	2,3	13,0
	7	3,5	12,98

В августе при высокой температуре в поверхностных слоях озера Сойтсъярв кислорода содержалось приблизительно в 1,7 раз меньше, чем в ноябре.

Таким образом, для условий дыхания плотвы в августе характерна некоторая напряженность. В воде относительно мало кислорода, а интенсивность дыхания при высокой температуре достигает значительной величины. Каким образом в организме плотвы в этот период обеспечивается достаточный приток кислорода к тканям? Какие приспособления для этого имеются?

Одним из важных показателей является количество гемоглобина в организме, изменяющееся соответственно изменению интенсивности дыхания. В августе в теле самок, плотвы содержа-

⁵ Ниже мы займемся вопросом, зависит ли такое изменение интенсивности потребления кислорода прямо от изменения температуры, или изменяется в то же время и характер обмена веществ рыб.

лось гемоглобина 1,94 г/кг, в ноябре только 1,44 г/кг. Итак, количество гемоглобина в организме плотвы было в августе в 1,3 раза больше, чем в ноябре.

При этом нельзя забывать, что изменение количества гемоглобина в организме не является единственным приспособлением к различным условиям дыхания. Так, например, количество дыхательных движений в минуту было в августе при 19—22° в среднем 125, в ноябре при 1,5—2° только 30.

Можно думать, что в приспособлении рыб к различным условиям существования немалую роль играют еще изменения ряда показателей. Вероятно, что в связи с изменением частоты дыхательных движений изменяется и их объем.

Для наглядности в таблице 12 приведены данные, с одной стороны, об изменении факторов внешней среды, и, с другой стороны, об интенсивности потребления кислорода и свойствах красной крови у самок плотвы.

Данные, приведенные в таблице, показывают, что изменение количества гемоглобина в организме достигается изменением объема крови. Концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови плотвы в соответствующие периоды изменяют очень сходную величину.

В 1954 году в красной крови плотвы и окуня наблюдались изменения с более значительной амплитудой, чем в 1955 году

Таблица 12

Экологические условия в озере Сойтсьярв, интенсивность потребления кислорода и свойства красной крови у самок плотвы

	Период наблюдений	
	август 1955 г.	ноябрь 1955 г.
Экологические условия		
Температура	22°	2,3°
Содержание кислорода в мг/л	7,64	13,0
Интенсивность дыхания		
Количество экземпляров	8	4
Температура	19—22°	1,5—2°
Потребление кислорода в мг/г за час	0,18	0,04
Количество дыхательных движений в минуту	125	30
Свойства крови		
Количество экземпляров	20	7
Количество гемоглобина в организме в г/кг	1,93	1,41
Объем крови в %	2,03	1,31
Концентрация гемоглобина в крови в г%	9,8	11,1
Количество эритроцитов в милл/мм ³	1,94	2,21

(см. рис. 2) Это может зависеть как от различного периода наблюдений, так и от различных метеорологических условий в отдельные годы. К сожалению, мы не имеем данных об интенсивности потребления кислорода плотвой в 1954 году. По литературным данным (см. стр. 65) интенсивность дыхания рыб в озерах летом до 8 раз больше, чем зимой.

Ход изменения общего количества гемоглобина в организме окуня в общем такой же, как у плотвы — летом наблюдается максимум, а зимой — минимум. Такие изменения являются ответом на интенсивный обмен веществ летом и на малый уровень обмена зимой.

В озере Сойтсъярв изменения температуры в течение года имеют большую амплитуду, чем в озере Саадъярв. В некоторой мере это отражается и в изменениях количества гемоглобина на единицу веса тела у плотвы и окуня (см. рис. 2) — количество гемоглобина в организме рыб из озера Сойтсъярв изменяется сильнее, чем у рыб из озера Саадъярв.

Сезонные изменения интенсивности дыхания не являются лишь непосредственным ответом на изменение температуры и других внешних факторов. В течение года в организме рыб происходят перестройки, зависящие от половой деятельности, интенсивности питания, приспособленности к различным температурам и других факторов. Соответственно этому изменяется и характер обмена веществ у рыб.

Весной у окуня и плотвы можно наблюдать некоторое увеличение количества гемоглобина на единицу веса тела (рис. 2). Это увеличение количества гемоглобина в организме, вероятно, зависит от повышения уровня обмена в связи с развитием гонад и периодом нереста.

Имеющиеся данные (рис. 2) показывают, что количество гемоглобина в организме плотвы и окуня из оз. Саадъярв и окуня из оз. Сойтсъярв после нереста уменьшилось. Может быть, часть гемоглобина удаляется из организма вместе с половыми продуктами.

До сих пор изменения, происходящие в красной крови рыб во время нереста, мало изучены. Для разрешения этого вопроса необходимо проведение более точных исследований в период нереста.

Рассмотрим, как достигается изменение общего количества гемоглобина в организме рыб. Главным фактором в изменении количества гемоглобина на единицу веса тела является изменение количества крови⁷ (рис. 3 и таблица 13). Летом в организме плотвы и окуня относительно много крови и соответственно этому в теле содержится много гемоглобина. В зимний период количество крови малое.

⁷ Несмотря на то, что вычисленное количество крови не равняется истинному количеству крови (кровяной жидкости), оно отражает последнее, бывая немного больше его.

Сезонные изменения свойств красной крови у окуня из озера Сойтсыярв

Время проведения анализов	Свойства крови	Количество гемоглобина в г на 1 кг веса тела	Объем крови в %	Концентрация гемоглобина в г%	Количество эритроцитов в милл/мм ³
28 VII	54	1,87	2,17	8,6	2,13
7 — 8 IX	54	0,80	1,19	6,8	2,20
14 — 16 V	55	0,73	0,88	8,3	2,11
19 — 27 VIII	55	1,80	2,49	7,2	1,94
1 — 3 XI	55	1,25	1,33	8,7	2,27
11 — 14 II	56	0,95	1,12	8,9	—

Концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови рыб в различное время изменяются более или менее параллельно — количество гемоглобина на один эритроцит является почти постоянной величиной.

Напомним, что параллельное изменение концентрации гемоглобина и количества эритроцитов в крови рыб описывают Шлихер (1927) и В. С. Ивлев (1955)

Изменение концентрации гемоглобина в крови плотвы и окуня в различные времена года имеет малую амплитуду и не следует за изменением общего количества гемоглобина в организме. Только в период нереста, когда количество гемоглобина в организме увеличено, увеличивается и концентрация гемоглобина в крови. В общем же можно наблюдать противоположную картину — летом, когда общее количество гемоглобина в организме велико, концентрация гемоглобина в крови низкая, зимой в организме рыб содержится относительно мало гемоглобина, а его концентрация в крови высока.

Обнаруженные сезонные изменения состава красной крови плотвы и окуня находятся в полном согласии с литературными данными (см. стр. 67).

Итак, изменения общего количества гемоглобина в теле рыб зависят главным образом от изменений общего количества крови в организме, а изменения концентрации гемоглобина в крови не отражают изменений общего количества гемоглобина в теле рыб. Вероятно, на концентрацию гемоглобина в крови существенное влияние имеет степень гидратации (оводнения) организма в зависимости от активности жизнедеятельности (см. стр. 67) Возможно, что сезонные изменения концентрации гемоглобина в крови рыб зависят от особенностей распределения гемоглобина и эритроцитов в циркулирующей крови и в различных органах (в том числе и органах депо) в разные сезоны.

Приведенные данные показывают, что, опираясь на измене-

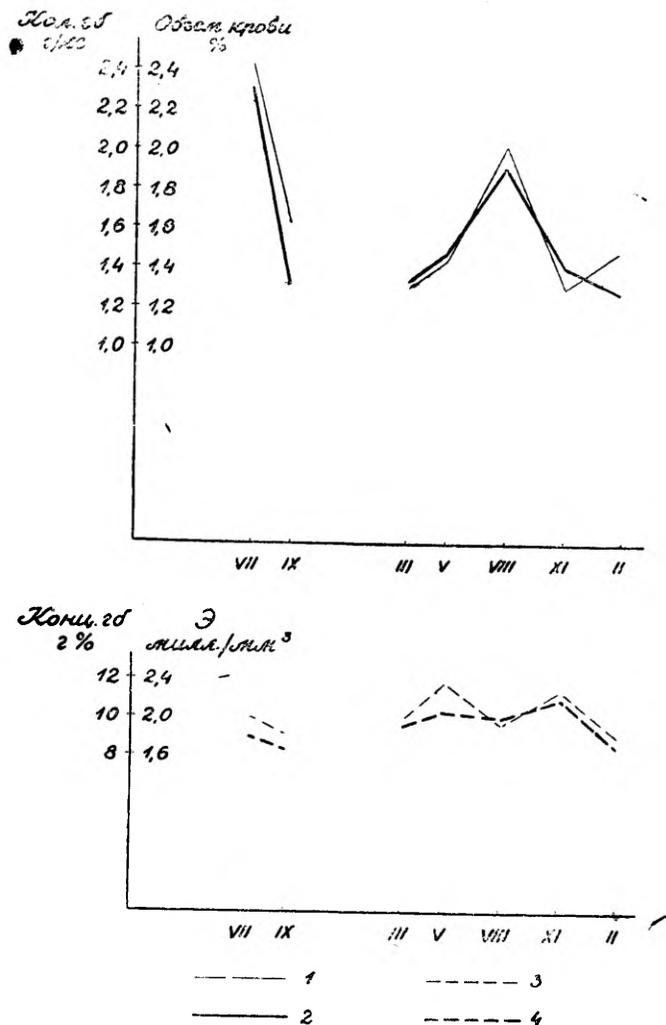


Рис. 3. Сезонные изменения свойств самок плотвы из озера Сойтсъярв.

- 1 — процентный объем крови в организме;
- 2 — количество гемоглобина на единицу веса тела;
- 3 — количество эритроцитов в 1 мм³ крови;
- 4 — концентрация гемоглобина крови.

ния концентрации гемоглобина и количества эритроцитов в крови, нельзя следить за изменением общего количества гемоглобина в организме рыб. Для этого необходимо определить количество гемоглобина на единицу веса тела. Это заставляет критически относиться к работам по физиологии красной крови рыб, в которых проведены анализы только одной капли крови.

В добавление к анализу сезонных изменений свойств красной крови плотвы и окуня кратко коснемся вопроса о том, как неблагоприятные условия дыхания отражаются на росте рыб.

При характеристике озера Сойтсъярв было сказано, что там зимние условия дыхания очень неблагоприятны. Возникает вопрос, как это влияет на рост рыб. По темпу роста окуня и плотвы из озера Сойтсъярв имеются следующие данные: 4-летний окунь из озера Сойтсъярв весит в среднем 43 г, в то время как средний вес 4-летних окуней из ряда озер ЭССР по данным Ы. Э. Пахкла (1958) достигает 37 г; 9-летняя плотва из озера Сойтсъярв весит 115 г, и только в единичных озерах ЭССР темп роста плотвы немного лучше, чем в озере Сойтсъярв.

Хороший темп роста плотвы в озере Сойтсъярв, и в некоторых других заморных озерах (Пиккъярв, Просса) объясняется относительно малой плотностью рыб (в заморных озерах представлены только немногие виды рыб, и часть особей погибает вследствие заморов) и наличием хорошей кормовой базы в этих озерах (заморные озера мелководны, литоральная область занимает значительную часть площади озера и поэтому имеются благоприятные условия для развития фитофильных организмов бентоса) С другой стороны, хороший темп роста плотвы в мелководных заморных озерах свидетельствует о больших приспособительных возможностях плотвы к зимнему недостатку кислорода, а также и к высоким летним температурам.

Заключение

1. В существующих исследовательских работах по сезонным изменениям свойств красной крови у рыб изучению подвергнуты только отдельные свойства и относительно мало выяснено их экологическое значение.

2. В настоящей работе сделана попытка проанализировать приспособительный характер сезонных изменений некоторых свойств красной крови плотвы и окуня. Изучению подвергались: концентрация гемоглобина и количество эритроцитов в крови, общее количество гемоглобина и объем крови.

3. Наиболее значительным сезонным изменениям подвергается общее количество гемоглобина в организме рыб, причем максимум (у плотвы до 2,3 г/кг, у окуня до 1,8 г/кг) падает на лето, а минимум (у плотвы 1,3 г/кг, у окуня 0,8 г/кг) — на начало зимы. Увеличение количества гемоглобина в организме рыб является одним из приспособлений, позволяющим удовлетворить возросшую потребность в кислороде при высоких температурах летом, когда в воде содержится относительно мало кислорода.

4. Весной общее количество гемоглобина в организме окуня и плотвы несколько увеличивается. Очевидно, это увеличение зависит от повышения интенсивности обмена рыб в связи с раз-

витаем гонад и периодом нереста. Наблюдавшееся уменьшение количества гемоглобина на единицу веса тела после нереста может зависеть от удаления части гемоглобина из организма вместе с половыми продуктами.

5. Сезонное изменение общего количества гемоглобина зависит от изменения количества крови в организме. Сезонные изменения концентрации гемоглобина и количества эритроцитов в крови рыб имеют малую амплитуду (у плотвы от 8 до 11 г%, у окуня от 7 до 11 г%), причем эти изменения не соответствуют изменениям общего количества гемоглобина в организме.

6. В экологическом (и в физиологическом) отношении из свойств красной крови самым важным является общее количество гемоглобина в теле, показывающее оснащенность организма гемоглобином.

7. Сезонное изменение концентрации гемоглобина (и количества эритроцитов) в крови может зависеть как от различий в степени гидратации организма рыб, так и от особенностей распределения гемоглобина в циркулирующей крови и органах депо.

8. У экземпляров одного вида, выловленных из одного водоема в одно и то же время, наблюдаются значительные различия в концентрации гемоглобина и количестве эритроцитов в крови. Вероятно, это зависит от быстрого перераспределения количества гемоглобина в циркулирующей крови и в органах депо (напр. в селезенке).

9. Вычисленная величина объема крови, полученная путем деления общего количества гемоглобина в организме на концентрацию гемоглобина в циркулирующей крови, зависит от концентрации гемоглобина в циркулирующей крови в данный момент и превышает в меньшей или большей мере действительное количество крови (кровяной жидкости) в организме.

10. Изучение одной капли крови (определение концентрации гемоглобина и количества эритроцитов в 1 мм^3) не показывает, в какой мере организм рыб оснащен гемоглобином. Это обстоятельство заставляет критически относиться к имеющимся физиологическим работам, в которых определены только количество эритроцитов в 1 мм^3 крови и концентрация гемоглобина в ней.

11. Изучение дыхательных свойств крови рыб может быть успешным только в том случае, если учитываются следующие положения:

а) снабжение организма рыб кислородом зависит, с одной стороны, от различных свойств крови, с другой стороны, от ряда звеньев, связанных с дыхательной деятельностью рыб;

б) внутренние факторы (пол, возраст, нерест и т. д.) влияют на свойства крови рыб;

в) обмен веществ рыб, а также свойства красной крови рыб, связанные со снабжением организма кислородом, под влиянием экологических условий подвергаются значительным изменениям.

Литература

- Антипова П. С. 1954. Сезонные и возрастные изменения морфологического состава крови карпа. Вопросы ихтиологии, в. 2, изд. АН СССР
- Богданов Г. Н. и Стрельцова С. В. 1953. Посезонное изменение дыхания рыб. Известия ВНИОРХ, т. 33.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Издательство Белогосуниверситета, Минск.
- Голодец Г. Г. 1954. Состав крови выращиваемой молоди осетра, леща и судака. Вопросы ихтиологии, в. 2, изд. АН СССР
- Голодец Г. Г. 1955. Лабораторный практикум по физиологии рыб. Пищепромиздат, М.
- Григорьева М. Б. 1953. Газообмен и кислородный порог рыб и некоторых беспозвоночных в зависимости от условий внешней среды. Автореферат диссертации. Карело-Финский университет.
- Драбкина Б. М. 1951. Исследование крови молоди осетра и севрюги в связи с различием в питании. Доклады АН СССР, т. 76, № 6.
- Драбкина Б. М. 1951а. Изменения морфологического состава крови леща и судака в связи с нерестовым периодом. Труды Всесоюзного Гидробиологического общества АН СССР III, АН СССР
- Иванова М. Т. 1939. Дыхание различных видов рыб Москва-реки района Звенигорода. Ученые записки МГУ, в. 33.
- Ивлев В. С. 1938. Влияние температуры на дыхание рыб. Зоологический журнал, т. 17, в. 4.
- Ивлев В. С. 1955. О влиянии зимних условий на кровь некоторых пресноводных рыб. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, т. 60, 4.
- Калашников Г. Н. 1939. Состав крови рыб. Ученые записки МГУ, в. 33.
- Калашников Г. Н. 1939а. Влияние активной реакции внешней среды на содержание гемоглобина и число эритроцитов у рыб. Ученые записки МГУ, в. 33.
- Калашников Г. Н. 1939б. Состав крови осетровых в связи с обменом на различных стадиях полового цикла. Ученые записки МГУ, в. 33.
- Калашников Г. Н. и Скадовский С. Н. 1940. Наблюдения над физиологией осетровых рыб в период размножения в связи с проблемой искусственного рыборазведения. Зоологический журнал, т. 19, в. 4.
- Калашников Г. Н. и Скадовский С. Н. 1948. Эколого-физиологические изучения севрюги в период размножения в естественных и экспериментальных условиях. Зоологический журнал, т. 27, в. 6.
- Карзинкин Г. С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. Пищепромиздат, М.
- Коржув П. А. 1949. Эволюция дыхательной функции крови. Издательство АН СССР, М.—Л.
- Коржув П. А. 1952. О формах локализации и количестве гемоглобина в крови разных животных. Успехи современной биологии, т. 33, в. 3.
- Коржув П. А. и Никольская И. С. 1951. Объем крови некоторых морских и пресноводных рыб. Доклады АН СССР, т. 80, № 6.
- Лебедев Н. В. 1940. Возможность предсказания сроков миграции азовской хамсы. Зоологический журнал, т. 19, в. 4.
- Познов А. Б. 1956. О кислородном оптимуме молоди осетровых. Доклады АН СССР, т. 107, № 2.
- Никитина И. В. 1955. Морфологическая и физиологическая характеристика крови рыба и шемаи. Сборник научных работ студентов Карело-Финского гос. университета, в. 2, Петрозаводск.
- Остроумова И. Н. 1957. Показатели крови и кроветворение в онтогенезе рыб. Известия ВНИОРХ, т. 43, в. 3.
- Павлов В. А. 1939. Материалы по физиологии крови промысловых рыб. Известия ВНИОРХ, т. 21.
- Павлов В. А. 1940. Дыхательные свойства крови некоторых пресноводных

- рыб и их экологическое значение. Известия ВНИОРХ, т. 23.
- Павлов В. А. 1949. О дыхательных свойствах крови сига. Известия ВНИОРХ, т. 28.
- Павлов В. А. и Кролик Б. Г. 1936. Исследования по физиологии крови рыб. 1. Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови некоторых пресноводных рыб. Труды Бородинской биологической станции 9, 5.
- Пахкла Ы. Э. 1958. О росте окуня в озере Вуртсъярв и других озерах Эстонии. Гидробиологические исследования 1, АН ЭССР
- Привольнев Т. И. 1947. Изменения дыхания в онтогенезе рыб при различном парциальном давлении кислорода. Известия ВНИОРХ. т. 25, в. 1.
- Привольнев Т. И. 1948. Дыхание рыб как фактор, обуславливающий распределение их в водоеме. Известия ВНИОРХ, т. 25, в. 2.
- Привольнев Т. И. 1953. Физиологические показатели молоди лосося из реки Салаца и прудов рыбоводного завода «Пелчи». Известия ВНИОРХ, т. 33.
- Привольнев Т. И. и Королева Н. В. 1953. Пороговое содержание кислорода в воде для рыб зимой и летом. Известия ВНИОРХ, т. 33.
- Привольнев Т. И. и Королева Н. В. 1953. Критическое содержание кислорода в воде для рыб при разных температурах по сезонам. Доклады АН СССР, т. 89, № 1.
- Рыжков Л. П. 1955. Потребление кислорода рыбом и шемаей в зависимости от экологических условий. Сборник научных трудов студентов Карело-Финского гос. университета, в. 2, Петрозаводск.
- Скадовский С. Н. 1955. Экологическая физиология водных организмов. Советская наука, М.
- Строганов Н. С. 1939. Действие температуры на соотношение процессов газообмена у окуней. Физиологический журнал СССР т. 26, в. 1.
- Строганов Н. С. 1940. Физиологическая адаптация и газообмен у рыб. Доклады АН СССР, т. 28, в. 8.
- Строганов Н. С. 1949. Зависимость дыхания рыб от скорости течения воды. Вестник МГУ, № 2.
- Строганов Н. С. 1956. Физиологическая приспособляемость у рыб к температуре среды. Изд. АН СССР, М.
- Шкорбатов Г. Л. 1954. Исследования эколого-физиологических особенностей сига, акклиматизируемых в водоемах УССР Третья экологическая конференция. Тезисы докладов, ч. 2, Киев.
- Шкорбатов Г. Л. 1954. Некоторые эколого-физиологические признаки сига, акклиматизируемых в водоемах востока Украины. Зоологический журнал, т. 33, в. 6.
- Щербатов А. П. 1937. Дыхание и температурная адаптация у речной миноги. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. 3, в. 3.
- Яблонская Е. А. 1951. Некоторые данные о росте и обмене веществ у верховки в период нереста. Труды Всесоюзного Гидробиологического Общества III, АН СССР
- Baudin, L. 1936. Modification du sang du poisson *Perca fluviatilis* consecutives à la pêche en profondeur. Comptes rendus de la Société de Biologie, 121.
- Bonnet, V. 1929. De l'influence de l'hémorragie et de l'asphyxie sur le nombre de hématies dans le sang circulant des vertébrés inférieurs. Journal de Physiologie et Pathologie Générale, t. 27, 4.
- Derrickson, M. B. and Amberson, W. R. 1934. Determination of Blood Volume in the Lower Vertebrates by the Direct Method. The Biological Bulletin, V 67, 329.
- Hall, F. G. 1928. Blood Concentration in Marine Fishes. The Journal of Biological Chemistry, V 76, Nr. 3.
- Hall, F. G. 1930. The Ability of the Common Mackerel and Certain other Marine Fishes to Remove Dissolved Oxygen from Sea Water. The American Journal of Physiology, V. 93, 2.

- Hall, F. G. and Gray, I. E. 1929. The Hemoglobin Concentration of the Blood of Marine Fishes. *The Journal of Biological Chemistry*, V 81, Nr. 3.
- Hall, F. G., Gray, I. E. and Lepkovsky, S. 1926. The Influence of Asphyxiation on the Blood Constituents of Marine Fishes. *The Journal of Biological Chemistry*, V 67.
- Kawamoto, N. 1929. Physiological Studies on the Eel I. The Seasonal Variation of the Blood Constituents. *The Science Reports of the Tohoku Imperial University, ser. IV (Biology)*, V. 4, nr. 4.
- Krogh, A. and Leitch, J. 1919. The Respiratory Function of the Blood in Fishes. *The Journal of Physiology*, V 52.
- Lindstedt, Ph. 1914. Untersuchungen über Respiration und Stoffwechsel von Kaltblütern. *Zeitschrift für Fischerei*, V. 14.
- Marsh, M. C. 1906. Hemoglobin Estimates and Blood Counts in Fishes in Health and Disease. *Science*, V. 23, Nr. 591.
- Martin, A. W. 1947. The Blood Volume of Some Elasmobranchs. *Federation Proceedings*, V. 6, Nr. 1.
- Powers, E. B. et al. 1932. The Relation of Respiration of Fishes to Environment. *Ecological Monographs*, V. 2, Nr. 4.
- Prosser, C. L. and Weinstein, S. J. 1950. Comparison of Blood Volume in Animals with Open and with Closed Circulatory. *Physiological Zoology*, V. 23, Nr. 2.
- Riikojä, H. 1930. Zur Morphometrie einiger Seen Eestis. *Tartu ülikooli juures oleva Loodusuurijate Seltsi aruanded*, 37 (1,2).
- Root, R. W. 1931. The Respiratory Function of the Blood of Marine Fishes. *The Biological Bulletin*, V. 61, Nr. 3.
- Schlicher, J. 1927. Vergleichend-physiologische Untersuchungen der Blutkörperchenzahlen bei Knochenfischen. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, B. 43, 4.
- Welcker, H. 1858. Bestimmungen der Menge des Körperblutes und der Blutfärbekraft, sowie Bestimmungen von Zahl, Mass, Oberfläche und Volum des einzelnen Blutkörperchens bei Thieren und bei Menschen. *Zeitschrift für rationelle Medicin, Dritte Reihe*, B. 4, H. 3.
- Willmer, E. N. 1934. Some Observations on the Respiration of Certain Tropical Freshwater Fishes. *The Journal of Experimental Biology*, V. 2, Nr. 3.
- Wunder, W. 1936. Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. *Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas*, B. 2B. Herausgegeben von Demoll R. und Maier. Stuttgart.

SÄRJE JA AHVENA PUNASE VERE OMADUSTE SESOON- SETEST MUUTUSTEST

I. Veldre

Zoologia kateeder

Resümee

Kalade vere sesoonsete muutuste kohta olemasolevates töödes on käsitletud ainult üksikuid punase vere omadusi. Seejuures on sageli võrdlemisi nõrgalt analüüsitud füsioloogiliste protsesside ja omaduste ökoloogilist külge.

Käesolevas töös püüti selgitada särje ja ahvena punase vere

mõnede omaduste muutumise kohastumuslikku iseloomu. Uurimisele võeti järgmised näitajad: vere hemoglobiinikontsentratsioon, erütrotsüütide hulk 1 mm³-s, hemoglobiini üldhulk organismis ja vere hulk. Uuriti nende omaduste muutumist olenevalt välistingimuste sesoonsetest muutustest, et selgitada järgmisi küsimusi:

1) missugused sesoonsed muutused toimuvad kalade punases veres;

2) missugused välistegurid põhjustavad muutusi kalade punase vere omadustes ja missugune on nende muutuste ökoloogiline tähendus;

3) kuidas on vere uuritud omadused omavahel seotud ja millised kalade punase vere omadused kajastavad kõige paremini organismi ja miljöö suhteid.

Ainevahetuse intensiivsuse iseloomustamiseks määrati särje hapnikutarvidus Kroghi respiratsiooniparaadis temperatuuridel, mis samal ajal esinesid selles veekogus, millest pärinesid uuritavad kalad.

Kokku analüüsiti 192 (134 ♀ ja 58 ♂) särje ja 81 (50 ♀ ja 31 ♂) ahvena verd.

Kalad püüti Saadjärvest ja Soitsjärvest, mis temperatuuri- ja hapnikutingimustelt teineteisest tunduvalt erinevad. Saadjärves on selle suuruse tõttu temperatuuri- ja hapnikutingimused kalade jaoks soodsad kogu aasta vältel. Madalaveelises Soitsjärves toimub sageli talvine ummuksisse jäämine, suvel aga on kõik vee kihid tugevasti läbi soojenenud.

Enne kalade vere omaduste sesoonsete muutuste analüüsi uuriti nende omaduste sõltuvust kalade soost ja suurusest. Vaatamata isaste sargede vereanalüüsides vähesele arvule, näitavad tulemused, et isaste sargede veri sisaldab rohkem hemoglobiini ja erütrotsüüte kui emaste sargede veri. Ka hemoglobiini hulk kehakaalu ühiku kohta on isastel sargedel suurem. Olemasolevate materjalide järgi on ahvena vere soolised erinevused väiksemad kui särjel.

Et särje vere soolised erinevused on täiesti ilmsed ja mõnel perioodil oli püükides üsna vähe isaseid särge, siis on särje vere sesoonsete muutuste analüüsil käsitletud ainult emaste sargede vere omadusi.

Suguküpsete kalade vere omadused olenevad võrdlemisi vähe kalade suurusest. Suuremate sargede (1-16,0—22,0 cm) vere hemoglobiinikontsentratsioon on umbes 10% suurem kui väiksematel (1-12,0—13,9 cm) sargedel. Hemoglobiini hulk kehakaalu ühiku kohta ja vere suhteline hulk ei olene kalade suurusest. Enamik analüüsitud särge olid 13—17 cm, enamik ahvenaid 14—19 cm pikkused.

Hemoglobiinikontsentratsioon ja erütrotsüütide hulk särje ja ahvena veres on võrdlemisi muutuvad suurused. Isegi samal ajal

samast veekogust püütud sama liigi üksikute isendite veres esinevad hemoglobiinikontsentratsiooni ja erütrotsüütide hulga suhtes tunduvad erinevused. Nähtavasti oleneb see hemoglobiinihulkade jaotumisest ringlevas veres ja depooelundeis (näit. põrnas). Sellise tõlgenduse kasuks räägib asjaolu, et hemoglobiinikontsentratsiooni suurus on erütrotsüütide hulgaga paralleelne.

Kalade vere määrati käesolevas töös (samuti nagu kõigis töödes, kus vere hulga määramiseks on kasutatud otseseid meetodeid) organismis leiduva hemoglobiini üldhulga jagamise teel hemoglobiinikontsentratsiooniga ringlevas veres. Seepärast oleneb arvutatud verehulga suurus hemoglobiinikontsentratsioonist ringlevas veres antud momendil. Arvutatud verehulk on kõige väiksem neil isenditel, kelle vere hemoglobiinikontsentratsioon on suurim. See verehulga väiksem väärtus läheneb tegelikult organismis leiduva vere (verevedeliku) hulgale. Teiselt poolt osutub arvutatud verehulk kaladel, kellel mitte kõik erütrotsüüdid ei ole ringlevas veres (sellest tunnistab vere madal hemoglobiinikontsentratsioon ja erütrotsüütide väike hulk), mõnevõrra suuremaks tegelikult organismis leiduvast vere (verevedeliku) hulgast, sest hemoglobiin ei ole organismis ühtlaselt jaotunud — depooelundeis on hemoglobiinikontsentratsioon suurem ja verevedeliku hulk väiksem kui ringlevas veres.

Hemoglobiini üldhulk samal perioodil samast järvest püütud sama kalaliigi erinevate isendite organismis on suhteliselt stabiilne, ehkki nende vere hemoglobiinikontsentratsioon on erinev.

Nende kaalutluste tõttu pöörati särje ja ahvena vere sesoonsete muutuste analüüsimisel peamine tähelepanu organismis leiduva hemoglobiini üldhulga uurimisele. Võrreldavate andmete saamiseks erineva suurusega organismide kohta määrati hemoglobiini hulk kehakaalu ühiku kohta (grammides kilogrammi kohta). See näitaja allub tunduvatele sesoonsetele muutustele. Hemoglobiini üldhulga maksimum organismis (särjel kuni 2,3 g/kg, ahvenal kuni 1,8 g/kg) langeb suvele, miinimum (särjel 1,3 g/kg, ahvenal 0,8 g/kg) talve algusele.

Organismi hemoglobiinisalduse selline muutumine kujutab endast kohastumist, mis on tingitud ainevahetuse intensiivsusest suvel. Suvekuudel on särgedel hapniku tarvitamise intensiivsus 4 kuni 5 korda suurem kui talvel. * Vee hapnikusaldus on suvel umbes kaks korda väiksem kui talvel. Organismi suurenenud hemoglobiinisaldus võimaldab rahuldada hapnikuvajadust suvise intensiivse ainevahetuse tingimustes.

Arusaadavalt toimuvad organismis ka teised muutused (näit. hingamissageduse, hingamisliigutuste mahu muutumine jne.), mis kindlustavad organismi küllaldase varustamise hapnikuga.

Kevadel hemoglobiini üldhulk särgede ja ahvenate organis-

* Kirjanduse andmeil võib see suhe magevee kaladel olla kuni 8:1. Peale temperatuuri etendab siin olulist osa kalade intensiivne toitumine suvel.

mis suureneb. Ilmselt sõltub see ainevahetuse intensiivsuse suurenemisest seoses gonaadide arenemise ja kudemisega.

Muutused särje ja ahvena vere koostises olid 1954. a. suurema amplituudiga kui 1955. aastal. Tõenäoliselt olenes see erinevatest vaatlusaegadest ja erinevatest meteoroloogilistest tingimustest vastavatel aastatel.

Hemoglobiini üldhulga muutused Soitsjärve särgede ja ahvenate organismis on suuremad kui Saadjärves elavate samade liikide organismis. See on tingitud temperatuurimuutuste suuremast amplituudist Soitsjärves.

Hemoglobiini üldhulga sesoonset muutused organismis sõltuvad verehulga muutustest kehas. Kalade vere hemoglobiinikontsentratsiooni ja erütrotsüütide sesoonsete muutuste amplituud on võrdlemisi väike. Aasta vältel kõigub keskmine hemoglobiinikontsentratsioon särje veres 8 ja 11 g% vahel, ahvena veres 7 ja 10 g% vahel, kusjuures need muutused ei vasta hemoglobiini üldhulga muutustele organismis.

Vere hemoglobiinikontsentratsiooni ja erütrotsüütide hulga sesoonsete muutuste põhjuseks võib olla nii kalade organismi erinev hüdratatsiooniaste kui ka hemoglobiini jaotumise omapära ringlevas veres ja depooelundis.

Seega ühe veretilga uurimine (hemoglobiinikontsentratsiooni ja 1 mm³-s leiduvate erütrotsüütide arvu määramine) ei näita, millisel määral on kalade organism hemoglobiiniga küllastatud. See asjaolu sunnib kriitiliselt suhtuma olemasolevatesse füsioloogia-alastesse töödesse, milles on määratud ainult erütrotsüütide hulk 1 mm³-s veres ja hemoglobiinikontsentratsioon.

Selleks et üksikasjaliselt tundma õppida kalade punase vere omadusi ja nende osatähtsust hingamisel, tuleb igakülgset uurida kõiki elundeid, mis võtavad osa organismi varustamisest hapnikuga.

Vere omadustest on üks tähtsamaid näitajaid hemoglobiini üldhulk organismis.

Käesolevas töös esitatud andmete alusel võib teha järgmised järeldused.

Kalade vere hingamis-iseärasuste uurimine on ainult siis edukas, kui arvestatakse järgmisi asjaolusid:

1) kalade organismi varustamine hapnikuga sõltub ühelt poolt vere mitmesugustest omadustest ja teiselt poolt reast mitmesugustest elunditest, mis võtavad hingamisest osa;

2) sisemised tegurid (sugu, vanus kudumine jne.) mõjustavad kalade vere omadusi;

3) kalade ainevahetus ja vastavalt sellele ka füsioloogilised protsessid ning omadused, mis kindlustavad organismi varustamise hapnikuga, alluvad ökoloogiliste tingimuste mõjul tunduvalte sesoonsetele muutustele.

DIE JAHRESZEITLICHEN VERÄNDERUNGEN DER EIGENSCHAFTEN DES ROTEN BLUTES DER PLÖTZEN UND DER BARSCHÉ

I. Veldre

Zusammenfassung

Die vorhandenen Untersuchungen der jahreszeitlichen Veränderungen des Fischblutes leiden an zwei Mängeln:

- 1) untersucht sind nur einzelne Eigenschaften;
- 2) verhältnismäßig schwach ist die ökologische Seite der physiologischen Prozesse und Eigenschaften analysiert.

In der vorliegenden Arbeit ist versucht worden, den adaptiven Charakter einiger Eigenschaften des Blutes der Plötzen und Barsche als der gewöhnlichsten Fischarten unserer Gewässer zu analysieren. Untersucht wurden die Konzentration des Hämoglobins, die Zahl der Erythrozyten, die Gesamtmenge des Hämoglobins im Organismus und die Blutquantität. Untersucht wurden die Veränderungen dieser Eigenschaften von der Abhängigkeit jahreszeitlicher Veränderungen der äußeren Bedingungen zwecks Aufklärung folgender Fragen:

1) welche jahreszeitlichen Veränderungen finden im Blute der Fische statt;

2) welche äußeren Faktoren bedingen die Veränderungen der Eigenschaften des Blutes der Fische und was für eine ökologische Bedeutung haben die Veränderungen;

3) wie sind die untersuchten Eigenschaften des Blutes der Fische miteinander verbunden und welche Eigenschaften des Blutes widerspiegeln am besten die Verhältnisse zwischen dem Organismus und seinem Milieu.

Zur Bestimmung der Größe des Stoffwechsels wurden Analysen der Intensität der Sauerstoffabsorption der Plötzen durchgeführt im Respirationsapparat von Krogh bei Temperaturen, die in entsprechenden Perioden in den Gewässern, aus denen die untersuchten Fische stammten, beobachtet wurden.

Insgesamt wurde das Blut von 192 (134 ♀ und 58 ♂) Plötzen und 81 (50 ♀ und 31 ♂) Barschen untersucht.

Die Fische wurden aus den Seen Saadjärv und Soitsjärv gefangen, die sich hinsichtlich der Temperatur- und Sauerstoffbedingungen voneinander unterscheiden. Im großen See Saadjärv sind die Temperatur- und Sauerstoffbedingungen während des ganzen Jahres für die Fische günstig. Im seichten See Soitsjärv aber ersticken die Fische im Winter oft, im Sommer dagegen weisen alle Wasserhorizonte hohe Temperaturen auf.

Vor der Analyse der jahreszeitlichen Veränderungen der Eigenschaften des Blutes wurde die Abhängigkeit dieser Eigenschaften vom Geschlecht und der Größe der Fische untersucht. Trotz der geringen Zahl der Blutanalysen der Männchen, zeigen die Ergebnisse, daß das Blut der Männchen der Plötzen etwas mehr Hämoglobin und Erythrozyten enthält, als das der Weibchen. Auch ist die Hämoglobinmenge auf die Einheit des Körpergewichts bei den Männchen größer. Auf Grund des vorliegenden Materials über das Blut der Barsche kann man sagen, daß die geschlechtlichen Unterschiede im Blut der Barsche geringer sind, als im Blut der Plötzen.

Da die geschlechtlichen Unterschiede im Blut der Plötzen deutlich sichtbar sind, männliche Plötzen in einigen Perioden wenig vorhanden waren, so wurden bei der Analyse der jahreszeitlichen Veränderungen im Blute der Plötzen nur die Eigenschaften des Blutes der Weibchen untersucht.

Die Eigenschaften des Blutes geschlechtsreifer Fische hängen verhältnismäßig wenig von der Größe der Fische ab.

Im Blut der großen Plötzen (1-16,0—22,5 cm) ist die Konzentration des Hämoglobins etwas (10%) höher als bei den Kleinen (1-12,0—13,9 cm). Die Menge des Hämoglobins auf die Einheit des Körpergewichts und die relative Blutmenge hängen nicht von der Größe der Fische ab. Die Mehrzahl der untersuchten Plötzen waren (1) 13—17 cm, die der Barsche 14 bis 19 cm lang.

Die Konzentration des Hämoglobins und die Zahl der Erythrozyten im Blute der Plötzen und Barsche sind überaus veränderlich. Sogar bei Fischen derselben Art, die zu gleicher Zeit aus dem gleichen See gefangen sind, finden sich bedeutende Unterschiede der Konzentration des Hämoglobins und der Zahl der Erythrozyten im Blute. Das hängt wahrscheinlich von der Eigentümlichkeit der Verteilung der Hämoglobinmenge im zirkulierenden Blut und in den Depotorganen (z. B. in der Milz) ab. Für diese Auffassung spricht die Tatsache, daß die Größe der Hämoglobinkonzentration parallel der Zahl der Erythrozyten ist.

Die Blutmenge der Fische in der vorliegenden Arbeit (wie auch in allen übrigen Arbeiten, in denen direkte Methoden der Bestimmung der Blutmenge bei Fischen angewandt worden, sind) ist mittels der Teilung der Hämoglobinmenge im Organismus durch die Konzentration des Hämoglobins im zirkulierenden Blut berechnet worden. Deshalb hängt der berechnete Wert der Blutmenge von der Konzentration des Hämoglobins im Blute im gegebenen Moment ab. Die geringste berechnete Blutmenge haben die Fische, deren Hämoglobinkonzentration im Blute die größte ist. Diese geringste Größe nähert sich der tatsächlichen Blutmenge (der Blutflüssigkeit) im Organismus. Andererseits ist die berechnete Größe der Blutmenge bei Fischen, bei denen sich nicht alle Erythrozyten im zirkulierenden Blut befinden (davon zeugt die geringe Kon-

zentration des Hämoglobins und die geringe Zahl der Erythrozyten im Blut), etwas höher als die faktische Blutmenge (genauer die Blutflüssigkeit) im Organismus, weil das Hämoglobin nicht gleichmäßig im Organismus verteilt ist — in den Depotorganen ist die Konzentration des Hämoglobins größer und der Gehalt der Blutflüssigkeit geringer als im zirkulierenden Blut.

Die Gesamtmenge des Hämoglobins im Organismus der Fische, die aus demselben See und in derselben Periode gefangen sind, sich aber voneinander hinsichtlich der Konzentration des Hämoglobins im Blut unterscheiden, ist verhältnismäßig stabil.

In Anbetracht dieser Erwägungen wurde bei der Analyse der jahreszeitlichen Veränderungen der Eigenschaften des Blutes der Plötzen und Barsche die Hauptaufmerksamkeit auf die Untersuchung der Gesamtmenge des Hämoglobins im Organismus gerichtet. Dieses Merkmal ist beträchtlichen jahreszeitlichen Veränderungen unterworfen. Das Maximum des Hämoglobingehalts im Körper (der Plötzen bis 2,3 g/kg, der Barsche bis 1,8 g/kg) fällt auf den Sommer, das Minimum (bei Plötzen 1,3 g/kg, bei Barschen 0,8 g/kg) auf den Beginn des Winters.

Eine solche Veränderung des Hämoglobingehalts im Organismus der Fische ist eine Adaption, die die Intensität des Stoffwechsels in den sommerlichen Bedingungen fördert. In den Sommermonaten ist die Intensität des Sauerstoffbedarfs der Plötzen 4 bis 5 mal geringer als im Winter.* Der Sauerstoffgehalt des Wassers ist im Sommer ungefähr zweimal geringer als im Winter. Der erhöhte Hämoglobingehalt im Organismus ermöglicht in den sommerlichen Bedingungen intensiverer Respiration leichter den Sauerstoffbedarf zu befriedigen.

Selbstverständlich vollziehen sich im Organismus auch andere Veränderung (z. B. die Veränderung des Atemrhythmus, der Atemgröße usw.), die eine genügende Sauerstoffversorgung des Organismus garantieren.

Im Frühling steigert sich etwas die Gesamtmenge des Hämoglobins im Organismus der Plötzen und Barsche. Offensichtlich hängt diese Steigerung von der Erhöhung des Stoffwechsels mit der Entwicklung der Fischgonaden und dem Laichen ab.

Im Bestande des Blutes der Plötzen und Barsche fanden im Jahre 1954 Veränderungen von größerer Amplitude statt, als im Jahre 1955. Wahrscheinlich hing es mit den verschiedenen Perioden der Beobachtung und den verschiedenen meteorologischen Bedingungen der entsprechenden Jahre zusammen.

Die Veränderungen der Gesamtmenge des Hämoglobins im Organismus der Plötzen und Barsche aus dem See Soitsjärv sind größer als bei denselben Fischen aus dem See Saadjärv.

* Nach Literaturangaben kann dieses Verhältniss bei Süßwasserfischen bis 8:1 sein. Außer dem Temperaturfaktor spielt hier eine Rolle die intensive Ernährung der Fische im Sommer.

Das ist durch die größere Amplitude der Temperaturveränderungen im See Soitsjärw bedingt.

Die jahreszeitlichen Veränderungen der Gesamtmenge des Hämoglobins im Organismus der Fische hängen von den Veränderungen der Blutmenge im Körper ab. Die Amplitude der jahreszeitlichen Veränderungen der Konzentration des Hämoglobins und die Zahl der Erythrozyten im Fischblut ist klein. Die durchschnittliche Konzentration des Hämoglobins im Blute der Plötzen schwankt im Laufe des Jahres zwischen 8 und 11 g%, im Blute der Barsche zwischen 7 und 10 g%, wobei diese Veränderungen nicht den Veränderungen der Gesamtmenge des Hämoglobins im Organismus entsprechen.

Die Ursache der jahreszeitlichen Veränderungen der Konzentration des Hämoglobins und der Zahl der Erythrozyten im Blut kann die verschiedene Hydratation des Organismus der Fische wie die Eigenart der Verteilung des Hämoglobins im zirkulierenden Blut und in den Depotorganen sein.

Somit zeigt die Untersuchung eines Bluttröpfens (Bestimmung der Konzentration des Hämoglobins und der Zahl der Erythrozyten in 1 mm^3) nicht, in welchem Maße der Organismus der Fische mit Hämoglobin gesättigt ist. Dieser Umstand veranlasst, sich kritisch zu den vorhandenen physiologischen Arbeiten zu verhalten, in denen nur die Zahl der Erythrozyten in 1 mm^3 Blut und die Konzentration des Hämoglobins bestimmt sind. Bei der Untersuchung der Eigenschaften des Blutes der Fische und ihrer Bedeutung für das Atmen der Fische muß man alle Organe, die bei der Versorgung des Organismus mit Sauerstoff beteiligt sind, allseitig untersuchen. Von den Eigenschaften des roten Blutes ist die Gesamtmenge des Hämoglobins im Organismus überaus wichtig.

Auf Grund der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Tatsachen kann man folgende Schlüsse ziehen:

Die Erforschung der Respirationseigenschaften des Blutes der Fische kann nur erfolgreich sein, wenn man folgende Tatsachen beachtet:

1) die Versorgung des Organismus der Fische mit Sauerstoff hängt einerseits von den verschiedenen Eigenschaften des Blutes und andererseits von einer Reihe verschiedener Organe ab, die an der Respirationstätigkeit beteiligt sind;

2) die inneren Faktoren (das Geschlecht, das Alter, das Laichen usw.) beeinflussen auch die Eigenschaften des Blutes der Fische;

3) der Stoffwechsel der Fische und dementsprechend auch die physiologischen Prozesse und Eigenschaften, die mit der Versorgung des Organismus mit Sauerstoff verbunden sind, machen unter Einwirkung ökologischer Bedingungen bedeutende Veränderungen durch.

SISUKORD — ОГЛАВЛЕНИЕ

<p>П. Аллес. Роль матки и рабочих пчел в наследственной передаче некоторых признаков и свойств.</p>	3
<p>P. Alles. Mesilasema ja töölistesilaste osatähtsus mõnede tunnuste ja omaduste edasiandmisel pärilikul teel. <i>Resümee.</i></p>	12
<p>P. Alles. Die Bedeutung der Bienenkönigin und der Arbeitsbienen für die Vererbung einiger Merkmale und Eigenschaften. <i>Zusammenfassung</i></p>	13
<p>С. Ауль. О косвенной десимпатизации матки крольчихи.</p>	15
<p>S. Aul. Küüliku emaka kaudsest desümpatisatsioonist. <i>Resümee.</i></p>	32
<p>S. Aul. Über die indirekte Desympathisation der Gebärmutter des Kaninchens. <i>Zusammenfassung</i></p>	33
<p>A. Lumberg. Emajõe luhaveekogude plankton</p>	35
<p>A. Lumberg. Планктон пойменных водоемов реки Эмайыги. <i>Резюме.</i></p>	59
<p>A. Lumberg. Das Plankton der Altwässer des Emajõgi. <i>Zusammenfassung</i></p>	61
<p>И. Вельдре. О сезонных изменениях свойств красной крови плотвы и окуня.</p>	64
<p>I. Veldre. Särje ja ahvena punase vere omaduste sesoonsetest muutustest. <i>Resümee</i></p>	91
<p>I. Veldre. Die jahreszeitlichen Veränderungen der Eigenschaften des roten Blutes der Plötzen und der Barsche. <i>Zusammenfassung</i></p>	95

Тартуский государственный университет
г. Тарту, ул. Юликооли, 18.

Труды по зоологии I

На эстонском, русском и немецком языках.

Toimetaja J. Aul

Korrektorid L. Brafmann ja E. Uuspõld

Tehniline toimetaja E. Võhandu

Ladumisele antud 27. V 1959. Trükkimisele
antud 19. VIII 1960. Paber 60×92, ¹/₁₆. Trüki-
poognaid 6,2. Trükiarv 700. MB-04941. Tell-
mise nr. 1849. Hans Heidemanni nim.
trükikoda, Tartu, Ülikooli tn. 17/19.

Hind rbl. 4.35