

В. А. СОКОЛОВА

КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ БЕНТОСА ДЛЯ РЫБ МИККЕЛЬСКОГО ОЗЕРА И КРОШНОЗЕРА

1. МИККЕЛЬСКОЕ ОЗЕРО

Общая характеристика бентоса. Донная фауна Миккельского озера довольно разнообразна. Здесь представлены: 1) губки (Spongia), 2) ресничные черви (Turbellaria), 3) круглые черви (Nematodes), 4) пиявки (Hirudinea), 5) малощетинковые черви (Oligochaeta), 6) мшанки (Bryozoa), 7) моллюски (Mollusca), 8) равноногие раки (Isopoda), 9) водяные клещи (Hydracarina), 10) стрекозы (Odonata), 11) веснянки (Plecoptera), 12) поденки (Ephemeroptera), 13) водяные клопы (Hemiptera), 14) большекрылые (Megaloptera), 15) ручейники (Trichoptera), 16) жуки (Coleoptera), 17) двукрылые (Diptera).

Первые шесть групп бентоса: губки, ресничные черви, круглые черви, пиявки, олигохеты и мшанки в пище рыб отмечены редко, как случайно заглоченные. Спикулы губок обнаружены в пищевом комке плотвы; нематоды попадают вместе с иловыми частицами в пищу леща.

Олигохеты являются характерным элементом фауны и составляют значительный процент донных бионтов. Благодаря легкой перевариваемости остатки олигохет редко обнаруживаются в пробах питания рыб, и поэтому трудно судить о их кормовой ценности.

Пиявки связаны с литоралью и глубже 1,9 м не встречены; они иногда заглатываются рыбами, но перевариванию не подвергаются. Наиболее часто отмечена двуглазая пиявка *Helobdella stagnalis* L.

Моллюсками Миккельское озеро бедно. К зоне зарослей приурочены *L. stagnalis* L., *R. ovata* Drap., *Gyraulus gredleri* (Bielz.) Gredler, *Anisus* (*Spiralina*) *vortex* L., *Sphaerium* sp., *Pisidium* sp.; на илистом грунте — *Pisidium*, *Sphaerium*, *Valvata piscinalis* Müller, *Anodonta* (*Anodonta*) *anatina* L.

Мелкие формы моллюсков, которые в условиях карельских озер являются преобладающими, служат обычно пищей рыбам. Беззубка обнаруживается большей частью в виде пустых раковин, реже отмечены молодые живые экземпляры. Кормового значения для рыб беззубка не имеет.

Личинки стрекоз из семейств Aeschnidae, Coenagrionidae и Libellulidae приурочены к прибрежной зоне зарослей. Особенно массовое количество их наблюдалось в мае и начале июня. Со второй половины июня происходит вылет имаго.

Поденки и веснянки также являются обитателями береговой зоны. Из поденок наиболее крупной формой является *Ephemera vulgata* L.,

обитающая часто в зарослях высшей водной растительности. Второй формой, встреченной в зоне тростника, была *Ordella horaria*, связанная с песчано-илистой литоралью; она входит в биоценоз *Ordella horaria* — *R. ovata*. Поедается окунем, в желудке которого ее насчитывается иногда до 40 экз. Из поденок следует отметить также *Syphionurus aestivalis*.

Личинки ручейников распространены от уреза воды до глубины 2,25 м, от грубодетритной гиттии до мягких грунтов. В зоне зарослей можно чаще увидеть ручейников из сем. *Phryganeidae* и *Limnophilidae*.

Из двукрылых особенно большое значение приобретает группа тендипедид, из которых *T. f. l. semireductus* является ведущей формой в Миккельском озере. Крупные красные личинки *T. f. l. semireductus* чаще встречаются на серозеленом иле; по своему весу и размерам они резко выделяются среди мелких тендипедид и других бионтов ила. В пище рыб такие крупные тендипедиды отмечены очень редко, были случаи заглатывания их ершом, у леща они отмечены только в зимнее время.

Личинки симулид массового развития достигают в р. Миккельской и в ее истоке. Они служат основным кормом леща, идущего из Шот-озера.

Личинки коретры (хаоборус) большого развития здесь не получают. Повидимому, они являются пришельцами из Крошнозера, так как встречены вблизи устья р. Матчелицы, соединяющей Крошнозеро с Миккельским озером. В меньшем количестве коретра распространена здесь вдоль северо-восточного берега. В биомассе дна коретра имеет совсем ничтожный вес.

Миккельское озеро, представляющее мелководный блюдцевидный водоем с равномерным распределением глубин, имеет литоральную зону с зарослями макрофитов и с грубодетритной гиттией. Для середины озера с глубинами порядка 2,5—2,9 м, выстланной мягкими серозелеными илами, характерны отдельные пятна рдестов. Если рдесты заходят даже на середину озера, как это имеет место в данном случае, то это уже озеро — пруд, где отсутствует профундаль, и открытая от зарослей часть озера может считаться нижней литоралью.

Зона зарослей и ее фауна. Миккельское озеро близко к типу евтрофных озер, которые характеризуются преобладанием мелких глубин, хорошей прогреваемостью и сильным развитием зарослей. В 1952 г. водная растительность занимала всего лишь 0,6 км² от общей площади озера в 6,6 км². В 1954 г. площадь зарастания озера значительно увеличилась.

Высшая водная растительность начинает развиваться в конце мая. Из макрофитов следует отметить: камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.), камыш малоцветковый (*Scirpus pauciflorus* Lightf.), тростник обыкновенный (*Phragmites communis* Trin.), стрелолист стрелолистный (*Sagittaria sagittifolia* L.), частуху подорожниковую (*Alisma plantago aquatica* L.), гречишу земноводную (*Polygonum amphibium* L.), кувшинку чистобелую (*Nymphaea candida* Presl.), кубышку желтую (*Nuphar luteum* L. sm.), рдест плавающий (*Potamogeton natans* L.), рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.), рдест злаколистный (*Potamogeton graminifolius* Fr.), хвощ иловатый (*Equisetum heleocharis* Ehrh.), ежеголовник родственный (*Sparganium affine* Schnizl.), ряску маленькую (*Lemna minor* L.), шилицу озерную (*Isoetes lacustris* L.).

Характерной особенностью карельских озер, в том числе и Миккельского озера, является отсутствие отдельного пояса растений с плавающими листьями. Так, кубышка, кувшинка, гречиша и др. не образуют чистых ассоциаций и размещаются в зоне тростника или камыша.

Экологические условия зарослевой зоны существенно отличаются от открытой части озера. Значительная прогреваемость водной толщи до дна, благоприятные кислородные условия, отсутствие волнений водных масс, возможность прикрепления и укрытия бионтов, обеспеченность пищей — все это дает возможность селиться здесь массе гидробионтов и делает зарослевую зону наиболее богатой в кормном отношении для рыб. Рыбы здесь находят прекрасные места для нереста и нагула.

Развитие макрофитов в озере сказывается на биомассе дна, которая возрастает с увеличением площади зарастания. В 1952 г. (июнь—август) при незначительных зарослях биомасса составляла 29,8 кг/га, в 1954 г. при максимуме развития водной растительности — 100,1 кг/га.

Наиболее богато здесь представлены личинки насекомых (поленки, стрекозы, ручейники, тендипедиды). Из ракообразных особенно многочисленны в прибрежной зоне водяные ослики, которые на глубину не заходят и на мелководье служат добычей леща. На поверхности воды можно видеть массу водомоерок.

Из ручейников в зарослевой литорали преобладают лимнофильные формы (сем. *Limnophilidae*, *Trypanidae*), которые составляют один из важнейших видов корма плотвы и других рыб.

Из поленок в зоне зарослей отмечены все перечисленные ранее формы. Личинки *Sialis* чаще связаны с грубодетритной гиттией и мелководьем. Своими крупными размерами среди обитателей зарослей выделяются личинки стрекоз и сем. *Aeschnidae*, *Libellulidae*, *Coenagrionidae*.

Особенно разнообразна и обильна в зарослевой зоне фауна тендипедид. Крупные личинки *T. semireductus* значительно уступают мелким формам, количество которых явно сказывается как на дне, так на поверхности и внутри макрофитов, где они минируют стебли. Водные жуки представлены плавунцами и вертячками. Рыбой они заглатываются редко и вследствие твердости своих покровов трудно перевариваемы.

Водяные клещи, несмотря на малые размеры, легко отличимы благодаря своей красивой яркой, иногда пестрой окраске. Крупные *L. stagnialis* L. и другие моллюски дополняют разнообразие фауны зоны зарослей.

Для количественного учета фауны зарослей брались пробные площадки. На площади 1 м² растительность срезалась под корень и тщательно просматривалась, бионты выбирались, а площадка грунта очищалась скребком. Бионты с растительности и грунта фиксировались отдельно, подсчитывались и взвешивались. В результате такого метода сбора выявлено, какие формы бентофауны характерны для тех или иных зарослей.

Наблюдения показали, что на малоцветковом камыше фауна отсутствует, а на грунте среди его зарослей на 1 м² насчитывается до 123 организмов, биомасса которых составляет 3,43 г/м²; отмечено до 58 ракушек пизидиум, *R. ovata* — 28, *Anisus* (*Spiralina*) *vortex* — 17, другие формы (*Ephemerella ignita*, *Sialis*, *Asellus aquaticus*) единичны.

Заросли пронзеннолистного рдеста по своей фауне отличаются от предыдущих. Главной группой бентоса здесь являются тендипедиды, которые по своему обилию также превалируют и в других типах зарослей. Из моллюсков встречены *L. stagnialis* L., из поленок — *Syphlonurus aestivalis*, из ручейников — *Cyrmus flavidus*, из пиявок — *Helobdella stagnalis*. На листьях и стеблях рдеста плавающего встречаются преимущественно тендипедиды (на 34 стеблях мы насчитывали до 243 тендипедид).

Наиболее разнообразна фауна грунта среди зарослей хвоща. Плотность организмов здесь достигает 448 на 1 м², а биомасса — 4,1 г/м².

Как и среди зарослей малоцветкового камыша, основная группа бентофауны — моллюски. Своей массовостью выделяются мелкие пизидиум — до 343 экз. на 1 м², *Anisus vortex* — до 45 экз., *Radix ovata* — до 25 экз. Ручейники в основном представлены *Phryganea striata*.

Смешанные заросли кубышки и плавающего рдеста дают высокую биомассу дна, достигающую до 4,39 г/м² при плотности организмов 1236 на 1 м². Тендипедиды и олигохеты преобладают над пизидиум и личинками двукрылых.

В зарослях водяной гречихи на заиленном песке наблюдается довольно разнообразная фауна, среди которой по количеству выделяются моллюски и водяной ослик. Фауна листьев бедна. Так, на площади 1 м² насчитывалось всего 23 стебля, с которых было собрано *Phryganea striata* — 1, *L. stagnalis* — 1, личинки Diptera — 1.

Небольшие заросли стрелолиста приурочены к мелководью (0,3—0,4 м) и связаны с заиленным песком. На площади 1 м² было обнаружено 15 корней, причем с растениями были связаны лишь одни тендипедиды, количество которых доходило всего до 36 экз. На грунте отмечены тендипедиды (64 экз.), пизидиум (42 экз.), *Physa fontinalis* (1 экз.), *Valvata piscinalis* (1 экз.), личинки Diptera (1 экз.).

Особенно богата фауна мха *Fontinalis*, который служит в большинстве случаев субстратом для выметанной икры леща. По нашим материалам, на лещовом нерестилище на 1 м² *Fontinalis* число бионтов доходило до 13413 экз., в том числе тендипедид 10900, водяных осликов — 133, клещей — 70, пизидиум — 170, поденок — 100, личинок двукрылых — 200, ручейников — 370, катушек — 740, личинок стрекоз — 100 экз. Молодь леща, питающаяся бентосом, находит на таких участках вполне достаточную пищу.

Менее богат кормом участок с прошлогодней осокой, где реже наблюдалась выметанная икра. Так, нерестилище № 5 в небольших зарослях гравилата речного уже не отличалось богатой донной фауной. Здесь были встречены единичные формы поденок, мелких жуков, ручейников, тендипедид, немного больше личинок стрекоз.

Итак, литораль в Микельском озере в основном представлена затихной зарослевой зоной, где преобладает грубодетритная гиттия, отличающаяся высокими показателями бентоса от центральной части озера, высланной серозелеными илами.

Нами прослежена динамика и плотность биомассы в этой зоне. В июне 1952 г. биомасса достигала 67,3 кг/га при плотности 2525 организмов на 1 м². Основной группой являются тендипедиды. За счет вылета в июне и июле ручейников, стрекоз и других личинок насекомых биомасса в августе резко упала до 18,19 кг/га при плотности 1428 организмов на 1 м². В сентябре на отдельных станциях биомасса достигала 56,7 кг/га. Такой высокий показатель объясняется большим количеством моллюсков. В октябре наблюдается повышение биомассы за счет роста личинок новой генерации до 119,9 кг/га.

Зарослевая зона имеет существенное рыбохозяйственное значение: здесь нерестуют рыбы, кормятся первое время мальки и молодь рыб, сюда заходят поживиться мелкой рыбой и хищники — щука, окунь. Наиболее типичны для зарослевой зоны плотва, лещ, язь, уклей, окунь, щука.

Биотоп серозеленого ила. При тщательном просмотре проб бентоса среди иловых частиц можно найти кладочерный хитин, хитиновые головные капсулы тендипедид, спиккулы губок, статобласты мшанок, илстые домики олигохет и тендипедид.

Фауна ила бедна. Руководящей группой являются тендипедиды, несколько меньше — олигохеты. Из личинок насекомых с илистым дном

связана *Ephemera vulgata*, которая является наиболее крупной из донных форм, улавливаемых дночерпателем. Количество мелких форм тендипедид уступает крупным личинкам *T. f. l. semireductus*, которые составляют значительный процент биомассы и в то же время редко потребляются в пищу рыбой. Этих личинок можно отнести к малопродуктивному бентосу. В конце ледового периода личинки достигают максимального веса (до 53 мг).

Молодь *T. f. l. semireductus* появляются в июле, имея средний вес 4,5 мг. В поверхностных слоях ила часто встречаются мелкие ракушки пизидиум. Наибольшая плотность пизидиум наблюдается в июне, после чего она резко снижается за счет выедания этого моллюска рыбой. Вследствие своей светлой окраски пизидиум хорошо заметны и заглатываются рыбами; перевариванию они подвергаются медленно: в пищевом комке можно часто обнаружить множество пустых, но цельных раковин.

Нами наблюдалась смена бионтов серозеленого ила в различное время года. В июне 1952 г. средняя биомасса достигала 28,3 кг/га, из которых 80,6% составляли тендипедиды, 15,8% — олигохеты, 1% — моллюски; остальные формы — незначительный процент. В июле произошел массовый вылет тендипедид, и в августе биомасса ила резко снизилась до 8,52 кг/га. В октябре вновь наблюдалось увеличение биомассы до 18,15 кг/га.

Зимние исследования 1954 г. показали, что в феврале биомасса серозеленого ила значительно выше, чем в литоральной зоне, составляя 42,7 кг/га по сравнению с 21,2 кг/га в литорали. Это объясняется миграцией бионтов из мелководий, которые промерзают до дна на расстоянии 100 м от берега. Однако полоса промерзания неравномерна, у истока и устья реки наблюдаются полыньи.

В апреле, когда лед становится тоньше и температура воды несколько повышается, наблюдается уже частичная миграция бентофауны в зону литорали. Плотность бионтов в литорали на грубодетритной гиттии повышается до 506 организмов на 1 м² при биомассе 31,41 кг/га, в то время как серозеленый ил обедняется: плотность бионтов его составляет 353 организма на 1 м² при биомассе 25,7 кг/га. Обогащение фауны литорали озера происходит с апреля, биомасса продолжает оставаться здесь высокой до наступления ледостава.

От изменения температуры воды зависят сезонные изменения в составе населения дна. При сравнении средней летней биомассы дна Миккельского озера за три года были получены различные показатели, которые объясняются метеорологическими условиями, развитием зоны зарослей и целым рядом других факторов (рис. 1).

Низкие показатели биомассы в июле и августе 1952 г. объясняются дружным, массовым вылетом имаго насекомых вследствие теплой и сухой погоды. В эти же месяцы в 1953 г. биомасса была значительно выше, чем в предыдущий год. Вылет насекомых был прерван летними дождями, а позже, то есть в июле, происходил в небольших количествах. Личинки насекомых на последних стадиях метаморфоза частично зимовали. Похолодание и дожди явились препятствием, которое затянуло период вылета. Благоприятные метеорологические условия и сильное развитие зарослей макрофитов в 1954 г. приводят к высоким показателям биомассы.

Условия для обитания донной фауны в Миккельском озере в отдельных участках различны. Северо-западный участок побережья характеризуется более низкими значениями pH, более низким содержанием кислорода и повышенной гумификацией, что объясняется заболаченностью этого берега и большими торфяными отложениями в районе

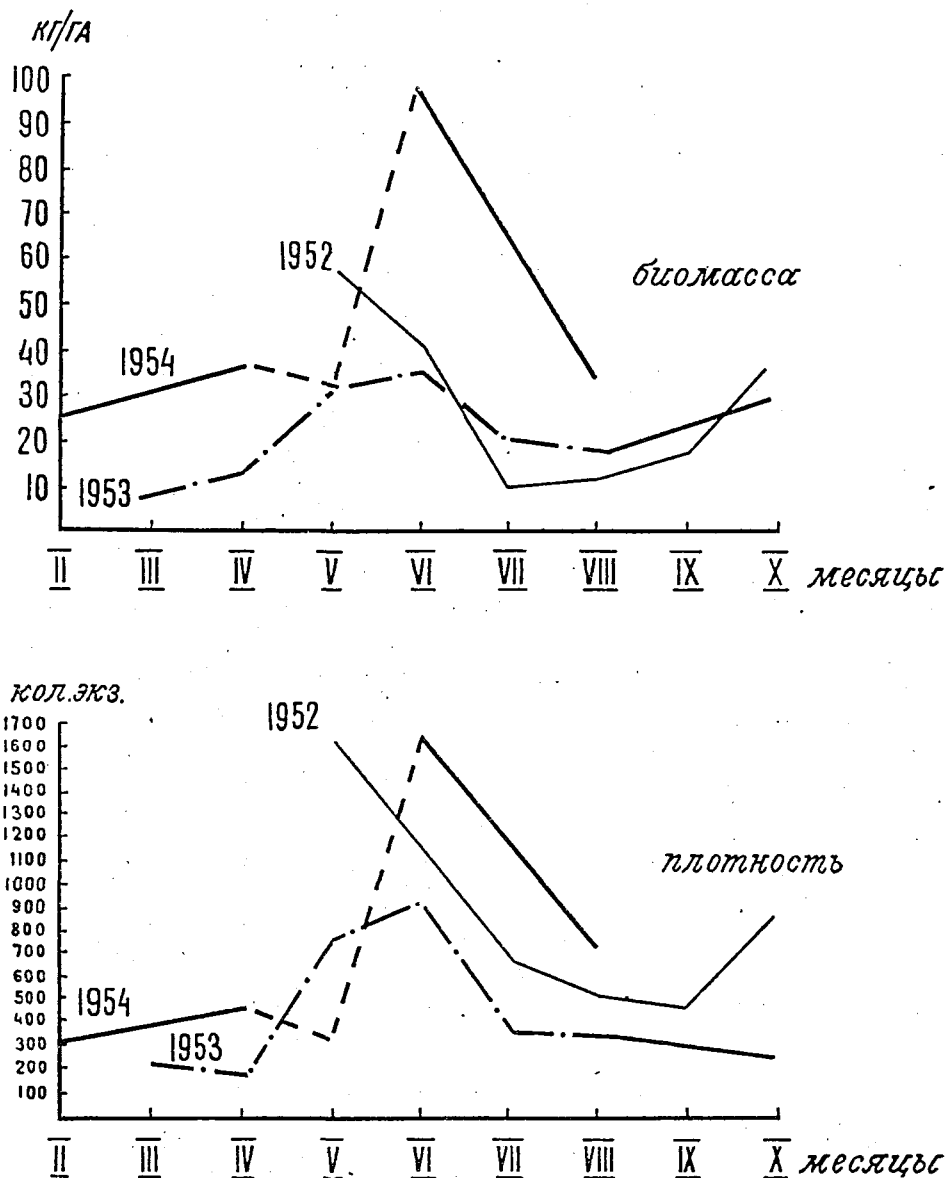


Рис. 1. Показатели средней биомассы (кг/га) и плотности бионтов (колич. экз. на 1 м²) Микельского озера в разные годы.

ручья Пограноя. Фауна дна вблизи ручья Пограноя, воды которого сильно гумифицированы, представлена в основном тендипедами, которые нетребовательны к кислороду; однако численность их невелика.

Средняя биомасса за 1953 г. в районе ручья Пограноя составила всего 9 кг/га; ведущее место принадлежало тендипедам — 7,5 кг/га; олигохеты, ракушки пизидиум и личинки Heleidae заняли небольшое место. Средняя плотность бионтов здесь равнялась 195 особям на 1 м², причем на первом месте стояли также тендипеды — 120 особей на 1 м², затем пизидиум — 42, олигохеты — 22, личинки двукрылых — 11 особей.

Фауна дна района ручья Пограноя очень бедна как в видовом, так и в количественном отношении. Кислые болотные воды ограничивают здесь в первую очередь развитие моллюсков.

По сравнению с коричневой водой Пограноя ручей Сулгуоя несет бесцветную, но тоже бедную кислородом воду. Однако средняя биомасса в период открытой воды за 1953 г. здесь была значительно выше, чем в районе ручья Пограноя, и достигала $33,3 \text{ кг/га}$ при плотности 496 бионтов на 1 м^2 . Первое место по удельному весу в биомассе дна принадлежит моллюскам (*Radix ovata*, *Pisidium*, *Sphaerium*); на втором месте стоят тендипедиды.

Видовой состав донной фауны района ручья Сулгуоя несколько богаче и насчитывает уже 6 форм. Высокие показатели биомассы объясняются присутствием моллюсков. Личинки вислоккрылых, двукрылых и олигохеты представлены в незначительном количестве.

Малая численность бионтов и бедность бентоса в видовом отношении свойственна северо-западному побережью вблизи ручьев Сулгуоя и Пограноя. На расстоянии 500 м от них в сторону озера влияние гуминовых вод не сказывается, вода уже озерная, и фауна беспозвоночных заметно обогащается.

Район мыса Хопуннёкка, богатый зарослями, ограждающими его от прибоя, имеет биомассу $26,9 \text{ кг/га}$ при средней плотности 775 бионтов на 1 м^2 . Большой удельный вес имеют олигохеты, пиявки и нематоды ($10,9 \text{ кг/га}$), которые рыбами не употребляются в пищу и могут быть отнесены к некормному бентосу. Тендипедиды занимают второе место, затем пизидиум. Появляется водяной ослик. По численности преобладают тендипедиды (409 особей на 1 м^2).

Совершенно другая картина наблюдается на восточном побережье Миккельского озера, где расположены пахотные земли. Летом этот берег озера характеризуется высоким содержанием кислорода, фосфора и азота, величина рН выше, чем в других участках. Однако это относится лишь к истоку или устью рек, прибрежные же участки озера от устья ручья Каскеноя до р. Матчелицы, лишенные зарослей высшей водной растительности и открытые прибою, характеризуются бедностью донной фауны. Здесь преобладают мелкие тендипедиды, на долю которых приходится $10,1 \text{ кг/га}$ при биомассе данного участка в $12,46 \text{ кг/га}$. Из моллюсков преобладают затворки. Редкие поросли *Sparganium* у самого берега не могут служить защитой от прибоя, поэтому целый ряд форм, свойственных затишной литорали, здесь отсутствует. Средняя плотность бионтов на 1 м^2 достигает всего 378 особей.

Наиболее богатыми для нагула рыбы следует считать районы: исток р. Миккельской, участок у деревни Лахты и устье р. Матчелицы. Густые заросли широкой полосой окаймляют эти участки, сила прибоя здесь совершенно не сказывается, имеется обилие корма — все это привлекает массу пищевых для рыб бионтов. Вблизи устья р. Матчелицы летняя биомасса на отдельных станциях доходит до $16,5 \text{ г/м}^2$. Фауна дна насчитывает до 12 форм.

Несмотря на то, что большой удельный вес составляют олигохеты, нематоды и пиявки, на долю кормового бентоса приходится 25 кг/га . Богато представлены здесь моллюски: *L. stagnalis*, *R. ovata*, мелкие катушки, затворки, сфериум и пизидиум. Средняя биомасса этого участка достигает $46,5 \text{ кг/га}$ при плотности 669 организмов на 1 м^2 . Как и по всему озеру, здесь численно берут перевес тендипедиды.

Зимой в озере ощущается дефицит кислорода, и наиболее богатым кислородом следует считать в зимний период участок вблизи устья р. Матчелицы.

Река Матчелица, густо поросшая макрофитами, дает высокие показатели кормового бентоса (54 кг/га). Особого развития достигают здесь моллюски. Средняя плотность бионтов в период открытой воды равняется 2012 особям на 1 м² (май — октябрь 1953 г.).

Исток р. Миккельской, как и участок, связанный с р. Матчелицей, характеризуется развитием олигохет и тендипедид. Моллюски и личинки насекомых играют меньшую роль. На 1 м² площади дна насчитывается до 969 организмов при биомассе 3,2 г/м². В мае 1953 г. на этом участке наблюдалась биомасса в 89,6 кг/га при плотности 2223 бионта на 1 м².

Середина озера, почти лишенная зарослей (за исключением отдельных пятен рдестов), может быть названа областью тендипедид, которые дают 16,6 кг/га при биомассе 17,7 кг/га. Олигохеты, нематоды, личинки двукрылых составляют ничтожно малую часть бентофауны. При невысокой плотности (206 экз. на 1 м²) на долю тендипедид приходится 185. Среди тендипедид доминируют крупные личинки *T. f. l. semireductus*, которые, как уже указывалось, в пищу рыбами употребляются редко. Следовательно, участок открытой от зарослей воды не отличается высокой кормностью (рис. 2).

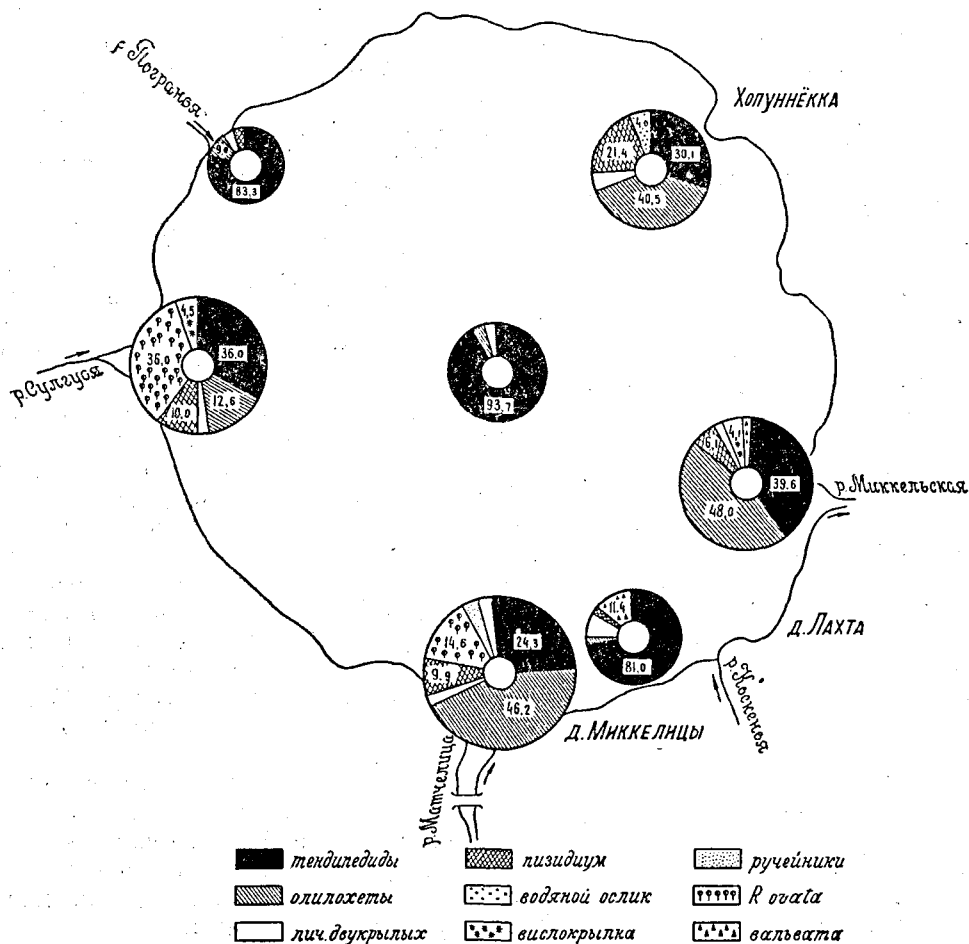


Рис. 2. Биомасса дна в различных участках Миккельского озера в период открытой воды (май — октябрь 1953 г.).

Основной группой бентоса донной фауны Миккельского озера являются *T. semireductus*, которые составляют значительную часть биомассы дна и приурочены главным образом к открытой части озера.

Кормовой зоной для рыб служат зарослевые защитные участки, где рыбы-бентософаги находят достаточно корма. Высокая плотность донного населения и значительная биомасса зарослевой литоральной зоны в летнее время делают ее ценной в рыбохозяйственном отношении.

В зимний период, когда наблюдается промерзание литорали и миграция ее обитателей на более глубокие участки, рыбы питаются здесь в малом количестве.

С развитием зарослей фауна Миккельского озера обогатится еще больше, и оно сможет служить не только нерестовым, но и нагульным водоемом для крупного леща.

2. КРОШНОЗЕРО

Донная фауна Крошнозера в отличие от Миккельского озера богата не столько в видовом, сколько в количественном отношении. Здесь представлены те же бионты, но в Крошнозере хаоборус получает свое максимальное развитие, особенно в южной части озера. В небольшом количестве отмечен гаммарус.

Состав бентоса и его распределение в различное время года в Крошнозере отличаются от Миккельского озера. Ввиду слабого развития литорали (глубины до 1 м занимают всего 8,4% площади Крошнозера), незначительных зарослей, сосредоточенных в истоке реки и в губах озера, бентофауна глубин значительно богаче. Об этом свидетельствуют как плотность бионтов, так и биомасса на различных глубинах.

Так, в зоне глубин свыше 6 м средняя плотность в октябре достигает 7698 особей на 1 м², в то время как на глубине 0,3 м она равна 986. Максимальная плотность бионтов (2150) наблюдается в июне на мелководье, но к осени заметно падает (рис. 3).

В летний период (июнь—август) на глубине 0,3 м в фауне явно преобладают олигохеты, прочие бионты представлены очень бедно. С глубины выше 3 м наблюдается превосходство тендипедид. На глубине более 6 м в различные месяцы доминирует та или иная группа бентоса. Например, в июне 42,9% плотности бионтов составляют личинки хаоборуса; в июле главная роль в фауне дна на этой глубине принадлежит тендипедам и олигохетам; в августе, аналогично июню, перевес имеют личинки коретры (рис. 3).

Глубоководная зона отличается от мелководной не только численностью бионтов, но и высокими показателями биомассы, что объясняется присутствием крупных личинок *T. semireductus* на серозеленых илах (средний вес личинки наблюдался от 25 до 38 мг).

В июне 1953 г. на глубине 0,3 м биомасса равнялась 172,1 кг/га площади дна, в то время как биомасса в глубоководной части доходила до 394,6 кг/га. В июле после вылета имаго насекомых наблюдается общее снижение биомассы по всему водоему: в мелководье — до 72,7 кг/га, на глубине 6—11 м — до 146,9 кг/га (рис. 4).

В Крошнозере, как и во всех озерах Карелии, имеет место осенняя миграция форм бентоса из верхней литорали в нижние горизонты (октябрь), а также весенняя миграция бионтов из глубины в литораль (апрель).

По биономическому характеру Крошнозеро, согласно классификации С. В. Герда (1949), относится к тендипединовой группе озер, в которых руководящей формой бентоса являются *T. semireductus*. Эти

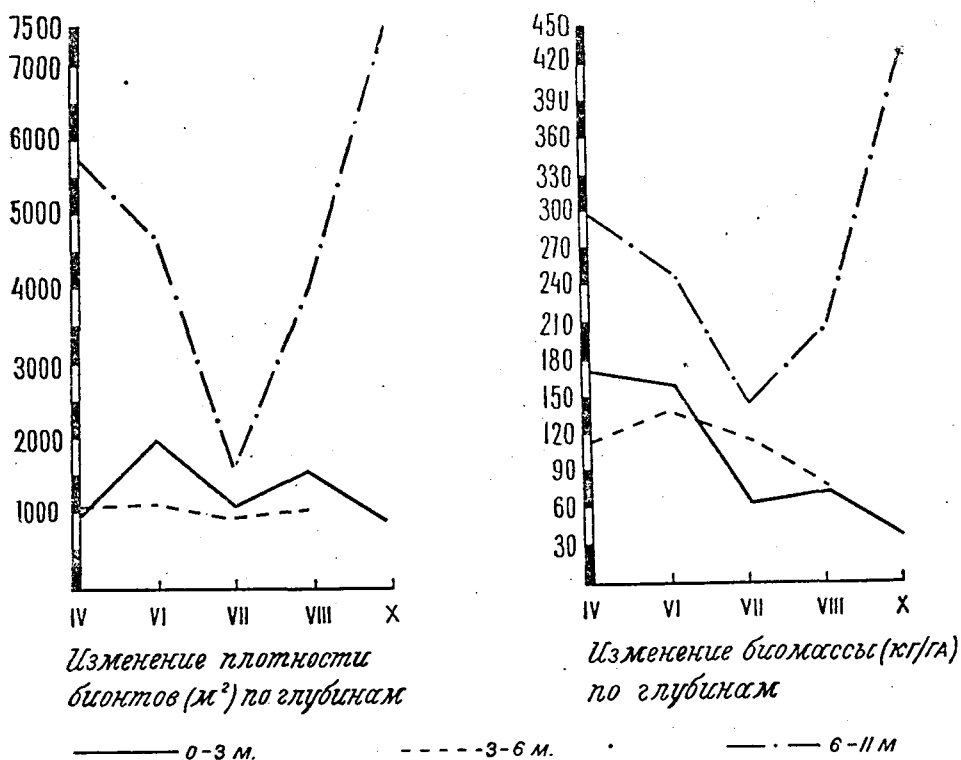


Рис. 3. Изменение плотности бионтов (m^2) и биомассы ($кг/га$) Крошнозера по глубинам.

крупные личинки в летней биомассе за 1954 г. составляли 80,6%. Несмотря на то, что значительный процент в донной фауне приходится на *T. semireductus* (*Procladius*, *Tanytarsus* и др. отмечены реже), в питании рыб они не играют большой роли, хотя встречались чаще, чем у рыб Миккельского озера. Их можно встретить в пище ерша, леща (только зимой) и окуня.

Для тендинеиновых озер характерно ничтожное развитие, а иногда и полное отсутствие олигохет, в то время как в бентофауне Крошнозера олигохеты занимают большое место. В июне 1954 г. олигохеты составляли здесь 39,2% биомассы, плотность их достигала 865 экз. на $1 m^2$.

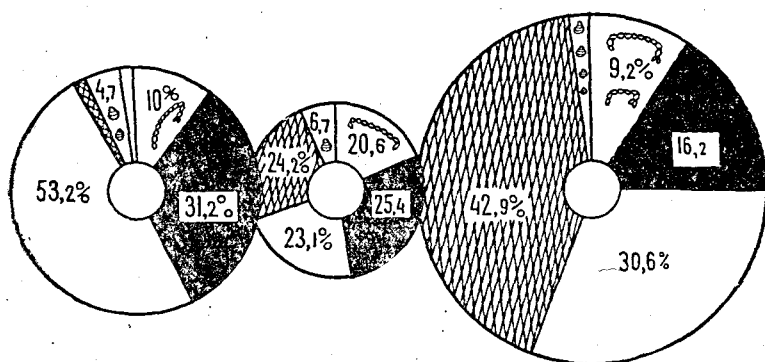
Значительная роль в фауне Крошнозера принадлежит коретре, которая занимает глубоководные участки. В октябре 1953 г. ее насчитывалось до 2763 экз. на $1 m^2$ при глубине свыше 6 м. Сильного развития коретра достигает в более глубоководной южной части озера. Резкой разницы в химизме воды южной и северной частей озера нет.

Обилие коретры позволило проследить вылет комаров и выход молоди. В марте 1954 г. на последних стадиях метаморфоза средний вес коретры достигал 3,8 мг при плотности 1989 особей на m^2 . К середине июня численность коретры упала, что объясняется начавшимся вылетом комаров. В конце июня появились молодые формы весом до 1,3 мг, при этом количество их значительно увеличилось. В июле и августе при росте личинок сократилась их численность, что вызвано поеданием коретры рыбой: в июне средняя плотность личинок коретры

составила 466 организмов на 1 м², в июле — только 133. В большом количестве личинки коретры отмечены в летнее время в пище окуня.

Из моллюсков наиболее часто в пище рыб встречаются ракушки пизидиум. Максимальная плотность их и минимальный вес объясняются выходом молоди, что было отмечено в мае — июне, когда средняя плотность пизидиум достигала 305 ракушек на 1 м², а средний вес молоди — 0,2—0,3 мг, в то время как крупные экземпляры имеют вес до 6,9 мг. В связи с выеданием рыбами плотность пизидиум падает до 48.

Как видно из приведенных примеров, развитие молоди пизидиум и коретры происходит в мае — июне; интенсивность питания рыб в летнее время сказывается на плотности бионтов.



0-3М

3-6М

6-11М

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ



Isomiriductus



n.p. Tendipedidae



Oligochaeta



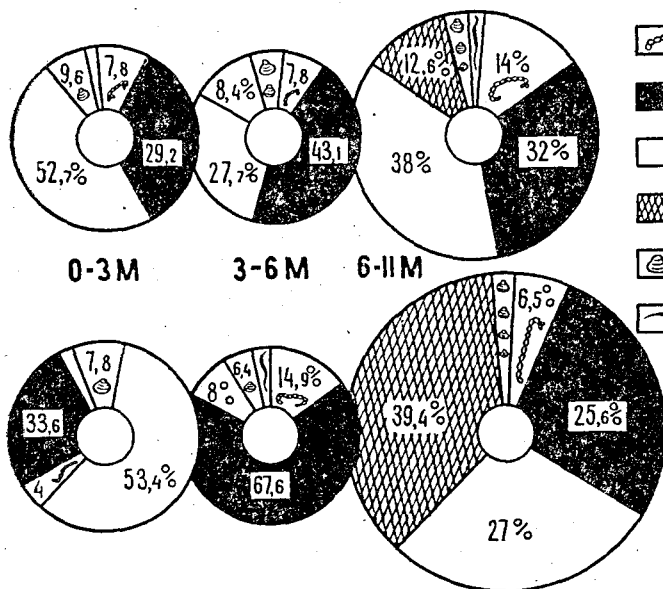
Chaoborus



Pisidium



прочие



0-3М

3-6М

6-11М

Рис. 4. Соотношение групп бентоса Крошнозера в плотности (на м²) в связи с глубиной.

Богатая в количественном отношении фауна дна Крошнозера не отличается большим разнообразием видов, однако значительная часть их составляет высококормный и средnekормный бентос. Крошнозеро относится к прекрасным нагульным водоемам, где не только рыбы-бентософаги находят себе достаточно корма, но и хищники долгое время питаются донными организмами (окунь — до 9 лет).

Среди водоемов южной Карелии Крошнозеро выделяется высокими показателями биомассы дна. В этом отношении Миккельское озеро уступает ему во много раз. В 1948 г. максимальная величина биомассы в Крошнозере достигала 695 кг/га площади дна при количестве особей, доходившем до 16 200 экз. на 1 м². Минимальная величина биомассы составляла не менее 98 кг/га (Александров, 1951). По данным М. Б. Зборовской (1948), средняя биомасса Крошнозера для летнего периода 1947 г. была равна 156,7 кг/га.

За исследуемый период (1952—1954 гг.) максимальная биомасса, по нашим данным, наблюдалась в марте 1954 г. и составляла 468,8 кг/га при плотности бионтов 5810 на 1 м². Значительная часть бионтов (309,3 кг/га) приходится на *T. semireductus*. Средняя годовая биомасса за 1953 г. равнялась 143,9 кг/га, что редко отмечается для карельских озер.

По высоким показателям биомассы дна и кормности почти всего бентоса Крошнозеро может считаться нагульным водоемом для рыб не только самого озера, но и ближайших водоемов.

Мало используемые и составляющие значительный процент биомассы *T. semireductus* могут послужить прекрасным кормом для сазана, которого можно ввести в Крошнозеро.

3. ПИТАНИЕ РЫБ-БЕНТОСОФАГОВ

Лещ. Нами определялось питание леща не только Миккельского озера, но также Шотозера и Крошнозера, откуда лещ шел на нерест. В мае и июне 1952 г. мережа была поставлена устьем по течению р. Миккельской, что дало возможность собирать материал по шотозерскому стаду леща, идущему на нерест.

Основной пищей поднимающемуся шотозерскому лещу служили личинки симулид, которые в р. Миккельской получают массовое развитие. На втором месте по частоте встречаемости стоит детрит и личинки насекомых (ручейников, поденок, тендипедид). Кишечники леща хорошего наполнения. При питании симулидами средний индекс наполнения доходит до 120. Отмечено, что у шотозерского леща, идущего на нерест, личинки мошек и детрит служат пищей лишь до 8—9 лет. С 9 лет у этого леща отмечены в питании главным образом личинки насекомых, однако индекс наполнения гораздо ниже. До 9 лет шотозерский лещ питается более интенсивно, чем старше. Это вызвано тем, что для нерестового леща (в Карелии лещ созревает к 8—9 годам) характерна пониженная активность питания.

Самки и самцы леща на первых стадиях развития половых продуктов, а также ювенильные лещи питаются более интенсивно по сравнению с лещом V и VI стадий зрелости половых продуктов. Заметна разница даже в том, что самки и самцы одной стадии развития относятся различно к тому или иному корму. Например, у самцов стадии I—II виден перевес в пище ручейников и детрита, однако сохраняется главная роль куколок и личинок симулид. Самки в пищевом рационе помимо симулид, ручейников и детрита имеют ракушки пизидиум и тендипедид.

Интенсивность питания леща в реке возрастает в связи с прогреванием воды (табл. 1).

Таблица 1

Средний индекс наполнения у леща в связи с изменением температуры воды

Пол	май (+6,5°)	июнь (+16,9°)
юв.	66,5	109,0
♀ ♀	71,2	113,9
♂ ♂	80,6	164,1

Осенью лещ питается в реке личинками насекомых, детрит в пище отсутствует. Покатный лещ имел кишечник слабого наполнения, так как в холодное время лещ питается меньше.

В самом озере характер питания леща несколько иной. Пищевыми компонентами служат тендипедиды, ручейники, водяной ослик, пизидиум, детрит. По частоте встречаемости первое место занимают тендипедиды и детрит, затем пизидиум.

Наибольшая активность миккельского леща отмечена в августе (данные 1952 г.) при средней температуре воды 16,5°. В связи с похолоданием воздуха и охлаждением водоема в сентябре (средняя температура воды 10,3°) и в октябре (средняя температура воды 2,1°) индекс наполнения резко сокращается: с 84,5 в августе до 43,5 — в сентябре и 7,5 — в октябре. Понижение температуры воды снижает общую жизнедеятельность рыбы, а следовательно, и ее поисковую способность. В летнее время число пищевых компонентов гораздо больше. К осени оно уменьшается. Зимой лещ питается очень мало. По наблюдениям В. Я. Никитинского (1929), в центральных водоемах качественный состав пищи леща также сильно меняется во времени.

На характере питания сказывается возраст леща. На ранних этапах развития лещ питается планктоном, мелкие формы тендипедид появляются на первом году жизни леща. У леща 2—4 лет к придонному планктону в значительной степени прибавляются личинки тендипедид, ручейников, детрит. У леща 5—6 лет наблюдается более активное питание, в пище заметно преобладают тендипедиды над детритом, придонные формы планктона встречаются единично.

Выяснено, что при переходе на питание личинками насекомых лещ растет быстро, что было отмечено нами у 5- и 7-леток. В пище леща 7—8 лет большой вес имеют пизидиум, возрастает значение личинок ручейников, однако тендипедиды остаются основной пищей. Старшая возрастная группа (свыше 9 лет) выделяется крупными и более грубыми пищевыми компонентами. Личинки ручейников, водяной ослик, пизидиум, вальвата, прудовики несколько снижают роль тендипедид и детрита. Среди иловых частиц пищевого комка леща в массовом количестве отмечены придонные планктонные формы, как например *Leydigia*, *Alona*, *Alonella*.

Как показывают данные обработки большого материала, с возрастом леща увеличивается видовой состав пищи: в 2—4 года насчитывается до 5 компонентов, в 9 лет и старше у леща их отмечено до 9.

Значительная роль детрита в пище миккельского леща объясняется, вероятно, тем, что на поверхности дна, в непосредственной близости над ним, существует своеобразная микрозона, где организмы микро-

бентоса достигают значительной концентрации. Лещ, питаясь мелкими донными формами этой зоны, заглатывает вместе с ними и частицы ила.

На ранних стадиях развития миккельский лещ является монофагом, на более поздних стадиях — полифагом. Согласно данным Г. В. Никольского (1949), обеспеченность пищи леща будет меньше на старших возрастах. Отсюда можно сделать вывод, что молодь леща Миккельского озера лучше обеспечена кормом.

Что касается питания леща в связи с созреванием половых продуктов, то можно отметить, что молодые неполовозрелые формы питаются более интенсивно, чем половозрелые. По мере созревания половых продуктов активность в питании леща несколько падает. Так, у ювенильных форм средний индекс наполнения равен 95,3, у самок стадии II—III — 70 (табл. 2).

Таблица 2

Изменение индекса наполнения в связи со стадией зрелости половых гонад у самок миккельского леща

Стадии зрелости половых продуктов			
II—III	IV	V	VI—II
70	31,2	25	32

Самки с текучей икрой питаются очень мало и редко. По интенсивности питания первое место занимают ювенильные формы, затем взрослые самцы и самки.

Миккельский лещ (мелкий лещ) питается в основном донными кладоцерами и тендипедидами, заглатывая при этом массу детрита. Крошнозерский лещ подобно миккельскому лещу питается тендипедидами, заглатывая детрит, донных кладоцер, мелких нематод. Здесь также наблюдается различие в пищевом спектре в летнее и зимнее время.

Летом пища леща в видовом отношении более разнообразна; отмечены тендипедида, ручейники, макрофиты, иногда личинки стрекоз. До 64,5% пищи крошнозерского леща составляют детрит и придонный планктон.

Осенью и зимой в пище леща обнаружены только тендипедида и детрит, причем роль тендипедид возрастает в холодное время: в октябре личинки тендипедид составили 60%, в апреле — 95% пищи. Как редкое явление в Карелии следует отметить питание леща в Крошнозере зимой крупными личинками *T. semireductus*, которые были отмечены у лещей весом свыше 1 кг.

За счет увеличения числа пищевых компонентов и большой интенсивности питания в летнее время у леща отмечен высокий индекс наполнения: если в апреле он был равен 16,9, то в июле — 51,7. В одной из проб найден гаммарус.

Характер пищи леща с возрастом изменяется. У леща в 2—4 года пища состоит из детрита с богатой фауной придонного планктона, тендипедида играют незначительную роль. В возрасте 5—6 лет число пищевых компонентов заметно увеличивается, основное значение приобретают тендипедида, однако среди них можно встретить крупных личинок стрекоз и остатки высшей водной растительности (редко).

По мере роста леща в его пище значительно возрастает роль тендипедид. По частоте встречаемости тендипедида составляли в возрасте 1—4 лет 10,5%, в возрасте 5—6 лет — 45%, 7—8 лет — 52%, 9 лет и старше — 58%.

Одновременно снижается значимость детрита в питании леща. Так, в младшей возрастной группе на детрит с донными кладоцерами приходится 46,5%, у леща в 5—6 лет — 13%, в более старшем возрасте — только 7%.

Пизидиум в пище крошнозерского леща отмечен редко. Можно сказать, что лещ Крошнозера питается преимущественно тендипедидами, заглатывая детрит. Сравнивая пищевой спектр леща и ерша, можно убедиться в том, что тендипеды являются основным кормом как для ценной рыбы — леща, так и для малоценной рыбы — ерша.

Характерно отметить, что у леща в различных водоемах Карелии и за ее пределами наблюдается разнообразное питание.

Лещу Нюкозера свойственно питание тендипедидами, в несколько меньшей степени — моллюсками (вальвата, катушки, сфериум, пизидиум). Излюбленной пищей леща Гимольского озера служат личинки ручейников и мелкие ракушки пизидиум, с 8 лет у этого леща в пище преобладают тендипеды. Существенную роль в питании сямозерского леща играют двустворчатые моллюски; личинки ручейников, поденок, тендипедид встречены реже. Из тендипедидной фауны Сямозера лещ использует мелкие зеленые формы верхних слоев ила: *Procladius* и *Orthocladiinae*. Среди иловых частиц как у сямозерского леща, так и у миккельского можно найти массу сильно переваренных хидорид, цельные *Alona*, *Leydigia*, *Alonella*, *Eurycercus*.

Питание миккельского леща бентофауной указывает на то, что в озере для него достаточно корма, учитывая, что взрослый лещ сюда приходит только на нерест. Здесь не наблюдается такой картины, как в озере Туусула, где взрослый лещ из-за недостатка пищи вынужден переходить на питание планктоном (Järnefelt, 1921).

Во многих озерах Финляндии, бедных кормами, лещ всю жизнь должен удовлетворяться, как „вынужденным“ питанием, планктоном (Valle, 1934).

В Псковском и Чудском озерах лещ во всех возрастных группах питается преимущественно животными организмами: моллюсками, ракообразными и насекомыми. Водяные насекомые в пище леща представлены главным образом личинками *Chironomus* (Домрачев, 1929).

В озерах центральной полосы лещ питается тендипедидами, причем большое значение имеют крупные личинки *Tendipes*.

В озерах Карелии (Гимольское, Сямозеро, Нюкозеро, Миккельское) *T. semireductus* и *T. plumosus* в пище леща, как правило, отмечены очень редко или вовсе отсутствуют.

Явное преобладание детрита и придонного кладоцерного планктона в пище леща Миккельского озера объясняется доступностью этого корма для младших возрастных групп. Более взрослый лещ питается моллюсками и личинками насекомых.

Питание леща обследованных нами водоемов характеризуется следующими особенностями:

- 1) питание миккельского и крошнозерского леща находится в прямой связи с температурой воды: при прогревании водоема интенсивность питания возрастает и увеличивается число пищевых компонентов, при похолодании лещ питается меньше;

- 2) лещ Миккельского озера и Крошнозера в раннем возрасте имеет больший индекс наполнения, чем его старшие возрастные группы;

- 3) в связи с ростом леща увеличивается число пищевых компонентов, изменяется характер питания;

- 4) основным кормом леща озер Миккельского и Крошнозера является детрит с обильным населением придонного слоя и мелкие тендипеды;

5) по мере созревания половых продуктов активность в питании леща несколько снижается. Во время нереста лещ почти не питается;

6) главная пища леща в р. Миккельской состоит из личинок симулид, причем лещ, идущий из Шотозера, имеет более наполненный пищеварительный тракт, чем покатный лещ.

Ерш. Ерш, питающийся в самые ранние стадии своего развития зоопланктоном, является типичным бентософагом.

В Миккельском озере ерш питается главным образом тендипедами, однако *T. semireductus*, дающий высокий показатель биомассы дна, в пище ерша встречается очень редко.

У миккельского ерша наблюдается полное соответствие интенсивности питания с максимальным развитием донной фауны. Ранним летом, когда перед вылетом имаго насекомых в озере наблюдается высокая биомасса дна, ерш питается усиленно. То же было отмечено и в момент возрастания биомассы за счет роста личинок новой генерации.

Пищеварительный тракт ерша всегда хорошего наполнения. Пищевой спектр его не остается стабильным. В мае в пище ерша было отмечено всего 5 компонентов, в июне — уже 10, однако доминирующая роль все время принадлежит тендипедам. В октябре пища ерша однообразная и состоит преимущественно из тендипедид и ракушек лизидиум.

В пищевом спектре ерша можно отметить разницу в различные периоды его роста. Неполовозрелые ерши почти в равной степени питаются ручейниками и тендипедами, которые составляют около 60% всей пищи, другие бионты представлены в меньшей степени. Высокий индекс наполнения у ювенильных форм объясняется присутствием большого количества песка от разрушенных домиков *Leptoceridae* и *Limnophilidae*.

В связи с созреванием половых продуктов ерша возрастает роль тендипедид в его пище. В пищевом рационе самцов тендипедида составляют 64,6%, одновременно увеличивается содержание детрита с придонным кладоцерным планктоном, ручейники играют незначительную роль.

Ракушки лизидиум отмечены только у самок и самцов, а водяные ослики чаще характерны для неполовозрелых ершей. Половину пищи самок ерша составляют тендипедида, значительный процент приходится на детрит. Личинки ручейников чаще отмечены у самок, чем у самцов.

Что касается линейных размеров, то у ершей, имеющих длину тела (по *ad*) 21—50 мм, высокий индекс наполнения объясняется большим количеством ручейников и их домиков. Крупные ерши (*ad* свыше 50 мм) питаются преимущественно тендипедами, и средний индекс наполнения в этом случае ниже.

В питании различных возрастных групп ерша имеются свои отличия: до 7 лет в пище ерша тендипедида составляют до 68,5%; у ершей в 2—3 года ручейники имеют больший вес, чем в старших возрастных группах; роль лизидиум как пищевого компонента возрастает с 4—5 лет; с 4 лет в пище ерша появляются водяные ослики, значимость которых с возрастом ерша увеличивается; крупные личинки *Sialis* обнаружены в старшей возрастной группе ершей (с 8 лет).

Главной и основной пищей ерша Миккельского озера служат мелкие зеленые тендипедида. Возможно, что переход ерша на питание тендипедами объясняется отходом более крупных ершей вглубь.

У ерша отмечена высокая поисковая способность, что приводит к мнению о существовании конкуренции в питании ерша и леща при локальном совпадении пастбищ и сходстве их пищевых спектров; у леща в таких случаях наблюдается плохой, голодающий экстерьер.

В условиях Миккельского озера говорить о резко выраженной конкуренции в питании ерша и леща нельзя, так как взрослый лещ здесь не держится по ряду причин, не связанных с кормом.

Крошнозерский ерш питается различными бентическими организмами, но предпочитает тендипедид. В пищевой рацион крошнозерского ерша входят тендипедида, детрит с кладоцерным планктоном, ручейники, водяной ослик, вислоккрылки, пизидиум. В одном случае был найден гаммарус. Как и в Миккельском озере, пища крошнозерского ерша становится разнообразнее в связи с прогревом водоема и развитием в нем жизни. Если в мае ерш питается почти одними тендипедами, то в летние месяцы при доминирующем положении последних появляются новые формы.

В раннем возрасте ерш в Крошнозере питается личинками тендипедид, заглатывая детрит. После 5 лет ерш переходит на питание уже крупными бентическими формами: личинками ручейников, вислоккрылок, водяными осликами.

По мере роста у ерша, как и у всех рыб, возрастает число пищевых компонентов, изменяется также и интенсивность питания. При одинаковом пищевом спектре ерша 2—4 и 4—5 лет отчетливо выявляется наибольшая активность в питании более старших возрастных групп. У половозрелых ершей интенсивность питания выше, чем у ювенильных форм, причем самки питаются более активно, чем самцы.

Сравнивая питание миккельского и крошнозерского ерша, можно отметить, что: 1) в обоих озерах основную пищу ерша составляют личинки мелких зеленых тендипедид; 2) в связи с прогреванием водоема пища ерша становится разнообразней, богаче; 3) в октябре ерш в обоих озерах переходит на питание главным образом тендипедами.

В Миккельском озере личинки ручейников и водяной ослик в отдельные месяцы имеют большой удельный вес в пище ерша. В Крошнозере они такого значения уже не имеют. В одно и то же время ерш обоих озер питается различными формами бентоса, однако преобладающей группой всегда остаются тендипедида.

Плотва. Пища плотвы Миккельского озера состоит в основном из водорослевого обрастания с богатым пищевым фондом микрофауны. Следует отметить, что растительные организмы в составе перифитона преобладают над животными. Здесь в большом количестве можно встретить *Fragilaria*, *Tabellaria*, *Pinnularia*, в несколько меньшем количестве *Pediastrum*, *Scenodesmus*, *Melosira*, *Sphaeronostoc*, *Cosmarium*, *Closterium*. Из зоопланктона довольно часто отмечены *Alona* и *Sida*.

В зависимости от того, с каких макрофитов был перифитон, в пище плотвы преобладают растительные или животные формы. В перифитоне плавающих листьев кубышки, кувшинки, плавающего рдеста и водяной гречихи явно преобладают животные формы. На стеблях тростника, хвоща, камыша перифитон носит растительный характер. Довольно часто в обрастаниях находим мелких тендипедид, нематод, олигохет.

Помимо обрастаний пищей плотве служат личинки ручейников, пизидиум, вальвата, молодь *Radix ovata*, тендипедида, детрит, поденки. Доминирующее положение среди ручейников в пище плотвы занимают *Phryganea striata*, число которых в ее кишечнике доходит до 15. Из зоопланктона отмечены *Cyclops*, *Bosmina*, *Alona*, *Sida*.

До 3-летнего возраста миккельская плотва питается исключительно водорослевым обрастанием, после 3 лет добавляются ручейники. В 6 лет и старше у плотвы наблюдается более разнообразная пища; но все бионты, отмеченные в пище плотвы, относятся к зарослевым формам. Иногда в пищевом комке плотвы встречаются листья рдеста и шиль-

ницы. Тендипедида плотвой употребляются очень редко. Ил является препятствием, ослабляющим возможность конкуренции плотвы с лещом.

Как и у других рыб, у плотвы отмечена сезонная динамика питания. В мае, когда еще слабо развита зона зарослей макрофитов, у плотвы средний индекс наполнения был равен 45, в июне — 107. Появляются такие новые компоненты, как личинки стрекоз и поденок (до 72 экз. *Ordella horaria* в кишечнике). Перифитон с богатой фауной и обильными диатомовыми в июне занимает ведущую роль в пище плотвы. К июлю средний индекс наполнения (136,3) возрастает за счет появления в пищевом рационе плотвы макрофитов и ручейников.

Осеннее питание плотвы носит несколько иной характер, чем летом. Макрофиты уже не встречаются, а водяной ослик, вальвата и личинки ручейников отмечаются довольно часто.

Свойственные плотве низкая пищевая активность и широкая пищевая пластичность указывают на то, что плотва избегает конкуренции в питании и использует в качестве пищи те организмы, которые не потребляются другими рыбами. По пищевому спектру плотвы можно судить о том, какие группы животных менее всего служат пищей для других рыб. В случае интродукции в водоем какого-либо нового вида плотва не будет оказывать ему сопротивления, а займет свободную нишу.

Составной частью пищи миккельской плотвы на протяжении всей ее жизни являются фауна и флора водорослевых обрастаний.

У миккельской плотвы, как и у плотвы Гимольского озера, в младших возрастных группах отмечена растительная пища. В отличие от гимольской плотвы, у которой из ручейников чаще встречаются *Molanna palpata*, для миккельской плотвы характерны *Phryganea striata*.

В Нюкозере растительная пища у плотвы составляла 67%, а ручейники — 33%. В пищевом спектре тикшезерской плотвы ручейники составляли 66,7%, макрофиты — 10,3%, *Radix ovata* — 5,1%, фитопланктон — 5,1%; остальные формы встречаются спорадически. Из ручейников преобладают *Leptoceridae* и *Limnophilidae*.

В Энгозере ручейники также являются основной пищей плотвы (97%), лишь незначительная часть приходится на кладоцерный хитин. Макрофиты в пище энгозерской плотвы отсутствуют из-за очень слабого их развития в озере.

И. И. Грезе (1953) указывает, что для сибирской плотвы в олиготрофных водоемах характерно преимущественно растительное питание (фитопланктон и макрофиты), в евтрофных — зообентос.

В Глубоком озере взрослая плотва не столько бентософаг, сколько потребитель обрастаний и планктона. Потребление большого количества водорослей начинается здесь у плотвы с самого раннего возраста (Кривобок, 1952).

В Карелии растительная пища у плотвы отмечена в водоемах с признаками евтрофии; зообентос в пище плотвы чаще встречается в олиготрофных озерах (Тикшезеро) или озерах, бедных макрофитами (Крошнозеро).

Состав пищи и степень интенсивности питания плотвы Миккельского озера зависит от места ее обитания (табл. 3).

На участках с зарослями макрофитов, достигающими максимального развития, плотва находит больше корма (средний индекс наполнения превышает 120). На середине озера, где отсутствуют береговые формы бентоса и заросли представлены отдельными пятнами рдестов, плотва питается исключительно перифитоном.

Таблица 3

Питание плотвы в различных районах Миккельского озера
(частный индекс наполнения)

Пищевые компоненты	Исток реки Миккель- ской	Река Матче- лица—ручей Сулгуоя	У деревни Лакты	Район мыса Холун- нёкка	Середина озера
Ручейники	40,4	33,0	2,3	21,5	—
Valvata	9,4	—	—	—	—
Pisidium	5,5	12,0	—	—	—
Radix. ovata	—	18,0	22,1	1,3	—
Макрофиты	12,2	—	—	10,9	—
Иловые частицы с кла- доцерным хитином . .	14,8	27,2	36,0	75,0	—
Перифитон	—	30,5	13,0	15,0	60
Общий индекс наполне- ния	82,3	120,7	73,4	123,7	60

Состав пищи плотвы настолько разнообразен в различных водоемах, что ее можно считать то растительной (Нюкозеро), то бентосоядной (Тикшезеро, Энгозеро).

В Крошнозере основным кормом для плотвы служит детрит с богатой фауной придонного планктона. По мере развития зарослей макрофитов, которые отмечены в истоке р. Матчелицы и в отдельных заливах, пища крошнозерской плотвы обогащается личинками ручейников, тендипедидами, водяными осликами, хаоборусом, перифитоном, моллюсками. Среди иловых частиц пищевого комка плотвы можно найти мелкие тендипеды, олигохеты, нематоды, кладоцерный хитин, фитопланктон.

Плотва Крошнозера, не достигшая половой зрелости, питается более интенсивно. Средний индекс наполнения у ювенильных форм 103, у самцов — 87, у самок — 71. У самок пища более разнообразна и насчитывает до 9 форм. По мере созревания половых продуктов активность питания крошнозерской плотвы снижается: у плотвы в стадии половой зрелости II—III средний индекс наполнения равен 66, после нереста плотва начинает усиленно питаться, и индекс наполнения возрастает до 102.

Питание плотвы двух соседних озер, Миккельского и Крошнозера, отличается тем, что миккельская плотва потребляет в основном водорослевое обрастание, листья макрофитов, а затем уже ручейников; у крошнозерской плотвы на первое место выступает детрит с придонным планктоном. Различие в питании объясняется тем, что в Крошнозере зона зарослей очень бедна и приурочена лишь к отдельным заливам, литораль развита слабо, в то время как в Миккельском озере густые заросли макрофитов опоясывают все берега, где плотва находит себе обильный корм.

Окунь. Окунь Миккельского озера, как и в других водоемах, на ранних стадиях развития питается планктоном. Чисто планктонное питание свойственно личинкам окуня, у сеголеток встречаются уже мелкие тендипеды, с возраста 1+ наряду с планктонными формами встречаются бентические (ручейники, тендипеды, поденки, водяные ослики). На третьем году жизни в пище окуня в незначительном количестве

появляется рыба; из зоопланктона отмечены *Bosmina*, *Leptodora*, *Sida*, *Eurycercus*, *Bythotrephes*, *Chydorus*. Еще на 3 году жизни планктон играет большую роль в питании окуня.

На питание только одной рыбой миккельский окунь переходит после 7 лет. Поздний переход окуня на хищничество доказывает обеспеченность его бентосным кормом. В самом младшем возрасте в пище окуня отмечен только планктон, в 2—3 года насчитывается 9 компонентов, у окуня в возрасте 4—5 лет — 15 видов бионтов. Среди донных форм в пище окуня преобладают ручейники и тендипедиды.

Пищевой спектр миккельского окуня сходен с окунем Гимольского озера. В обоих случаях в пище виден явный перевес ручейников. Переход с планктонного питания на бентосное и с бентосного на хищное в обоих озерах у окуня происходит почти одинаково. Из рыб пищей окуню служат как мальки, так и взрослые формы плотвы, ерша, окуня. В значительной степени окунь питается своими собратьями. Отмечены случаи заглатывания икры рыбы вместе с субстратом.

Неполовозрелый миккельский окунь отличается однообразием пищи, небольшим числом ее компонентов. Самки на ранних стадиях развития половых желез питаются интенсивно, в их пище отмечено до 13 различных форм бентоса с преобладанием тендипедид и ручейников.

По мере созревания икры пища у окуня в видовом отношении несколько обедняется. То же явление наблюдается и у самцов: в пище их чаще отмечены остатки макрофитов, число пищевых форм только 7. Самцы III стадии зрелости гонад питаются тендипедами, значительный процент пищи составляют донные кладоцеры и поденки. У самцов V—VI стадии зрелости гонад доминируют ручейники.

Крошнозерский окунь является в основном потребителем тендипедид, которые составляют до 64% его пищи. Другие формы бентофауны отмечены в меньшем количестве. По мере роста окуня хищничество в питании его занимает все большее место. Так, в питании окуня в 2—3 года рыба составляла 5%, в 4—5 лет — 7%, в 6—9 лет — 20%. Только после 10 лет крошнозерский окунь становится исключительно хищником. Довольно часто у окуня Крошнозера можно отметить крупных личинок *T. semifreductus*, однако мелкие зеленые формы личинок комаров превалируют над крупными. Окунь в течение долгого периода жизни может считаться конкурентом в питании леща, потребляя корм последнего.

У крошнозерского окуня в разное время года наблюдается различное потребление тех или иных компонентов. Наблюдения показали, что сразу после ледохода, когда водоем еще не прогрелся и жизнь в литорали начинает только развиваться, пища окуня бедна. В мае отмечено всего лишь 5 форм. По частоте встречаемости значительный процент составляют тендипедиды. Средний индекс наполнения в мае равен 78. В июне, когда появляется масса бионтов и окунь находит себе обильный корм, число пищевых компонентов доходит до 10. Если в мае преобладают личинки тендипедид, то в июне перевес берут их куколки. В пищевом рационе окуня появляются зарослевые формы: личинки ручейников, стрекоз, прудовики.

В июле после вылета имаго многих форм насекомых водоем обедняется донной фауной, и это сказывается на питании окуня. Содержание тендипедид в его пище несколько уменьшается, но возрастает роль детрита, рыбы и личинок хаборус. Сокращение численности хаборус в июле объясняется массовым потреблением его окунем.

Окунь Миккельского озера и Крошнозера в течение долгого времени является потребителем бентоса, лишь в старших возрастных груп-

пах (около 10 лет) он становится типичным хищником. Обилие корма в озерах дает возможность окуню долгое время оставаться бентософагом. В северном озере Карелии—Тикшезере излюбленным кормом окуня являются сиги и ряпушка, которые составляют около 70% его пищи. С 6 лет окунь Тикшезера переходит исключительно на хищное питание. Ранний переход окуня на хищничество вызван бедностью бентофауны озера. У окуня Ньюкозера на бентос в пище приходится 91%, хищничество развито слабо.

Окунь Энгозера также рано начинает питаться рыбой, которая в его пищевом рационе составляет 83%. Из бентоса отмечены ручейники, понтопорея, мизиды. В озерах, где донная фауна бедна и не обеспечивает кормом рыб-бентософагов, окунь рано переходит на хищное питание, что наблюдается в Тикшезере и Энгозере.

Сиг. Потребителем бентоса в обоих озерах является сиг. В Миккельское озеро заходит шуйский сиг — *Coregonus lavaretus lavaretoides* n. schuensis. Пищей этому сигу в Миккельском озере служат личинки ручейников *Limnophilidae* вместе с их домиками, *Ordella horaria*, реже — жуки.

В Крошнозере отмечены две формы сегов — *Coregonus lavaretus lavaretoides* n. schuensis и *C. lavaretus karelicus* (typ.). Первый сиг в основном питается личинками *Chaoborus*; среди пищевых компонентов второго сего можно отметить личинок ручейников, пизидиум, водяных клещей, тендипедид (материал по питанию сегов относится главным образом к июлю — августу).

В северных озерах, где бентос богат реликтами, сии питаются *Mysis* и *Pontoporeia* (Тикшезеро). В Миккельском озере пищей сигу служат ручейники из сем. *Limnophilidae* и поденки, например, *Ordella horaria*.

Язь. На основании небольшого материала по питанию миккельского язя можно считать, что язь в р. Миккельской питается преимущественно личинками мошек, в меньшей степени он поедает водяных осликов и ручейников.

Изучение кормовых ресурсов озер Миккельского и Крошнозера дает основание для следующих выводов:

1. Миккельское озеро является нерестилищем карповых рыб и главным образом леща, который приходит сюда на нерест из Крошнозера и Шотозера. Заросли макрофитов, площадь которых с каждым годом увеличивается, служат местом кормежки рыб и субстратом для выметанной икры.

Лещ в Миккельском озере обеспечен кормом, учитывая, что взрослый лещ здесь не держится. Молодь леща находит корм в виде детрита с обилием придонного планктона и личинок насекомых, в основном тендипедид.

Для большей обеспеченности кормом крупного леща, который не сразу скатывается после нереста из Миккельского озера, необходим отлов ерша, в значительной степени конкурирующего с лещом в питании. Это даст возможность и туводному лещу питаться в значительной степени бентосом, что положительно скажется на его росте.

2. Крошнозеро представляет собой нагульный водоем. Обилие корма в нем приводит к тому, что хищники (в основном окунь) долгое время являются потребителями бентоса. Крупные личинки *T. semifredactus*, составляющие основную группу бентофауны и придающие биомассе высокие показатели, рыбами используются недостаточно. Можно рекомендовать введение в Крошнозеро сазана из средней полосы Союза, так как попытки акклиматизации южного сазана не дали результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Александров Б. М. 1951. О биомассе донной фауны в озерах южной части Карело-Финской ССР. Труды Карело-Финского отделения ВНИОРХ, т. III. Петрозаводск.

Герд С. В. 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Госиздат КФССР. Петрозаводск.

Грезе И. И. 1953. О некоторых закономерностях в питании сибирской плотвы. Труды Томского гос. университета им. Куйбышева, т. 125. Томск.

Домрачев П. Ф. 1929. Питание и темп роста леща в Псковском и Чудском озерах. Изв. Отд. прикл. ихтиологии ГИОА, т. IX, в. 3.

Зборовская М. Б. 1948. Озеро Крошнозеро и перспективы его хозяйственного освоения. Тезисы доклада на III научной сессии Гос. университета КФССР. Петрозаводск.

Кривобок М. Н. 1952. Использование пищи молодью некоторых рыб. Доклад по биологии, системат. и питанию рыб, по химии моря и сетеконсервированию. Пищепромиздат, в. 1.

Никитинский В. Я. 1929. Питание некоторых озерных рыб в нерестовый период. Русск. гидробиол. журнал, т. VIII, 6—7.

Никольский Г. В. 1949. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Новая серия, LIV, 1.

Järnefelt H. 1921. Untersuchungen über die Fische und ihre Nahrung im Tuusulasee. Helsingfors.

Valle K. I. 1934. Suomen kalat. Helsingissä.
