

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ОЗЕРОВЕДЕНИЯ

---

# ОЗЕРО КУБЕНСКОЕ

---

ЧАСТЬ  
3  
ЗООЛОГИЯ

865331

ВОЛОГОДСКАЯ  
областная библиотека  
им. А. В. Бабушкина



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЛЕНИНГРАД — 1977

## ВВЕДЕНИЕ

Озера Кубенское, Воже и Лача, расположенные на Северо-Западе европейской части СССР, могут быть использованы как естественные источники для пополнения вод р. Волги, в бассейне которой интенсивное развитие промышленности, сельского хозяйства и увеличение населения влечут за собой рост потребления чистой пресной воды. Научное обоснование проекта переброски вод северных водоемов в бассейн Волги потребовало современных знаний об озерах Лача, Воже и прежде всего Кубенском. В этой связи перед Институтом озероведения АН СССР была поставлена задача комплексно изучить эти озера с тем, чтобы полученные данные могли быть положены в основу разработки мероприятий по комплексному использованию озер в народном хозяйстве. Кроме того, Институту озероведения было поручено составление прогнозов ожидаемых изменений гидрохимического и гидробиологического режимов озер Кубенского, Воже и Лача после осуществления переброски части их стока в р. Волгу. С этой целью была создана комплексная Вологодско-Архангельская экспедиция, проводившая свои исследования в 1972-1974 гг.

Сбор полевого материала осуществлялся различными способами, основным из которых являлись комплексные рейсы, проводившиеся по заранее разработанной сетке станций, охватывавшей всю акваторию озера. В них принимали участие гидрологи, гидрохимики и биологи. Отдельные элементы режима озера были изучены во время специализированных рейсов. Суточные станции позволили получить представление о краткосрочных изменениях, а постоянно действовавшие в течение экспедиционного периода актинометрический, водомерный, оснащенный самописцем уровня, и другие посты давали возможность проследить долгосрочные изменения различных сторон режима водоема.

Итогом обработки и анализа полевых и литературных материалов является коллективная монография „Озеро Кубенское“ в трех частях. Первая часть посвящена характеристике метеорологических особенностей района исследований Вологодско-Архангельской экспедиции и гидрологического режима озера. Во второй части монографии освещены особенности гидрохимического режима, охарактеризованы донные отложения, изложены особенности формирования

различных растительных сообществ — фитопланктона, водорослей обрастаний и высших водных растений, динамика развития и продуктивность этих сообществ. Большое внимание уделено бактериальному населению водной толщи и донных отложений, строению донных диатомовых комплексов и палинологии донных отложений.

В настоящую, третью часть монографии, вошли главы, касающиеся зоокомпонентов экосистемы оз. Кубенского. В создании этой книги помимо сотрудников Института озероведения приняли участие ученые Зоологического института АН СССР Н.А. Акакова, И.А. Рубцов, сотрудник Института биологии внутренних вод АН СССР И.К. Ривьер и сотрудник Вологодского педагогического института В.Г. Лебедев. Завершает монографию прогноз ожидаемых качественных изменений в озерах после осуществления переброски их вод в бассейн р. Волги.

Коллектив Вологодско-Архангельской экспедиции был бы благодарен читателям за отзывы и критические замечания, которые просим направлять по адресу: 197046, Ленинград, Петровская набережная 4, Институт озероведения АН СССР.

## Г л а в а 1

### ЗООПЛАНКТОН ОЗ. КУБЕНСКОГО<sup>1</sup>

Общие черты оз. Кубенского как экологической системы определяются следующими показателями: это крупный мелководный водоем с частично зарегулированным водным режимом (площадь - 400 км<sup>2</sup>, средняя глубина - 2.5 м, максимальная - 4.5 м; плотина в истоке р. Сухоны, регулирующая уровненный режим озера, построена в 1834 г.), большой водообменностью (годовой показатель 4), высокой амплитудой сезонных колебаний уровня (в среднем 3.4 м), большой площадью временного затопления (около 70% от минимальной площади озера в марте месяце), четко выраженным годовым ходом гидрологических и биологических процессов, интенсивно развитыми зарослями макрофитов (30% площади озера) и средним уровнем биологической продуктивности.

По географической классификации озер Л.П. Шубаева (1966), оз. Кубенское относится к ильменскому классу (Селигер-Ильменского типа), к которому принадлежат также озера Ильмень, Белое, Лача, Воже и Псковско-Чудское. Озера этого класса образовались в зоне аккумуляции ледниковых наносов в областях моренно-равнинного рельефа. Котловины их большие, плоские, береговая линия простая, акватория единая, овальной или вытянутой формы, берега низкие. По другим признакам, дополняющим классификацию Л.П. Шубаева, в составе этого класса можно выделить следующие группы: а) озера с большим водообменом (больше 1), высокими сезонными колебаниями уровня и большой площадью временного затопления (озера Ильмень, Кубенское, Лача, Воже) и б) озера с малым водообменом (меньше 1) и невысокими сезонными колебаниями уровней (озера Белое, Псковско-Чудское). В составе первой группы правомерно выделить озера с большой зарастаемостью макрофитами (озера Лача, Кубенское, Воже) и с малой зарастаемостью (озеро Ильмень).

<sup>1</sup>

Глава написана И.И. Николаевым

## 1. 1. Изученность биологии оз. Кубенского

Сведения по биологии этого водоема в литературе чрезвычайно скучны. Некоторые из них изложены в работе И.С. Титенкова (1955), где наряду с довольно подробной характеристикой рыб и рыбного промысла приведены ограниченные по объему гидробиологические данные, в том числе о планктоне, полученные в результате экспедиционных исследований Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и рыбного хозяйства в 1950–1951 г. По определениям Е.И. Киселевой, в фитопланктоне летом доминировали диатомовые (*Melosira italica*) и синезеленые водоросли (виды *Anabaena* и *Microcystis aeruginosa*). В зоопланктоне преобладали копеподы над кладоцерами (первых было до 80–100%). Заметную роль играли коловратки (*Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Trichocerca cylindrica*, *Asplanchna*). Личинки дрейссены в зоопланктоне не указаны, хотя по определению М.Б. Стругача, этот вид в зообентосе оз. Кубенского тогда присутствовал. Численность зоопланктона (включая коловраток) достигала 5.5–32.2 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Биомасса кормового (для рыб) зоопланктона, составляющая летом от 0.95 до 1.08 г/м<sup>3</sup>, зимой понижалась до 0.004–0.6 г/м<sup>3</sup>. В северной и особенно в южной частях озера зоопланктон был значительно беднее.

З.Н. Чирковой и Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1971) опубликованы результаты исследований микробентоса этого водоема. В его составе преобладали циклопы, а также нематоды, остракоды, гарпактициды и придонные кладоцеры. Биомасса микробентоса оз. Кубенского, равная 1.29 г/м<sup>2</sup>, почти вдвое превышала таковую оз. Белого, исследованного авторами в том же 1955 г.

В сентябре 1958 г. Ф.Д. Мордухай-Болтовским были предприняты поиски в оз. Кубенском представителя каспийской фауны — мизиды *Paramysis ullskyi* Czern., широко распространившейся по Волге и ее притокам (в 1955 г. уже до Череповца и выше). В опубликованной им статье (Мордухай-Болтовской, 1960) указывается, что *P. ullskyi* в оз. Кубенском не найдена. Отмечается отсутствие и *Mysis oculata* var. *relicta* Loven. По мнению автора, условия оз. Кубенского (мелководного и сильно прогреваемого летом) непригодны для жизни данного вида (с чем мы полностью согласны) и потому упоминание финским гидробиологом Свеном Сегерстреле ( *Segerströle*, 1957) о наличии *Mysis oculata* var. *relicta* в данном водоеме Ф.Д. Мордухай-Болтовской резонно считает основанным на ошибочной информации.

## 1. 2. Исследование зоопланктона в 1972–1974 гг. (Задачи, методы и исходные материалы)

Зоопланктон изучался в летний сезон 1972 г. (июнь–сентябрь) и в весенне–летне–осенний сезоны 1973–1974 гг. (май–сентябрь). Параллельно в небольшом объеме и по специальной программе в

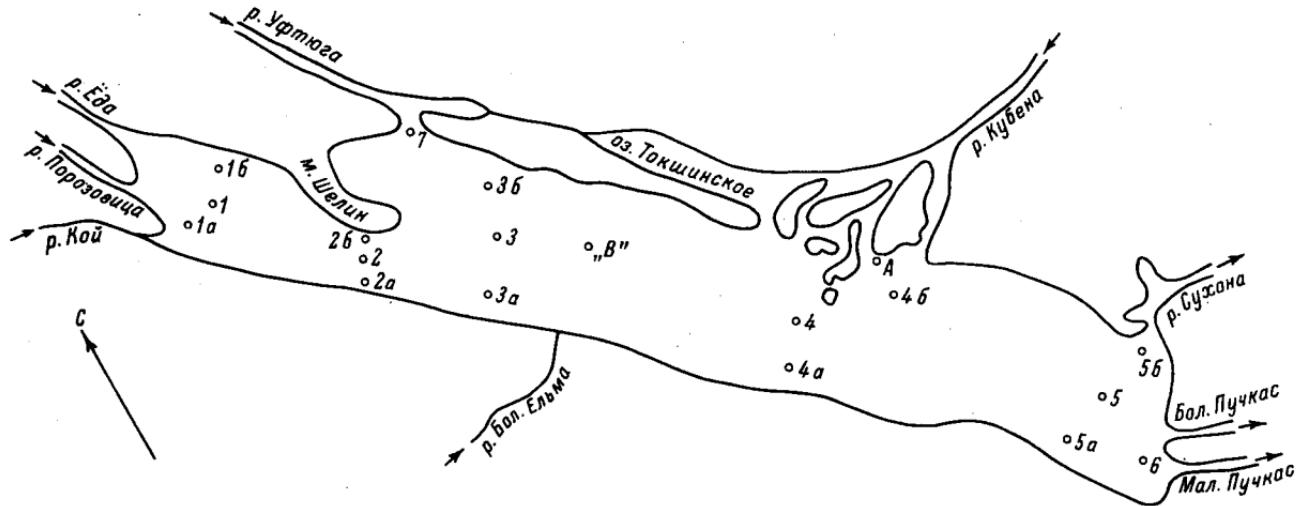


Рис. 1. Схема расположения станций.

первой половине августа 1973 и 1974 гг. были выполнены исследования фито- и зоопланктона сотрудниками Института биологии внутренних вод АН СССР под руководством И.К. Ривье<sup>2</sup>, результаты которых (в основном по макроzoопланктону) публикуются в настоящей книге (гл. 2).

Задача наших исследований состояла в изучении видового состава зоопланктона, его распределении (в основном по сезонам) и продуктивности. Помимо традиционно изучаемых относительно крупноразмерных организмов зоопланктона („сетного зоопланктона“), значительное внимание было уделено микроzoопланктону – простейшим и мелким коловраткам.

Для учета планктонных ракообразных и крупных коловраток применялась малая сеть Джеди из сита № 57 и батометр Руттнера с последующим процеживанием воды через ту же сеть. Для изучения микроzoопланктона (простейшие и мелкие коловратки) пользовались батометром с последующей фильтрацией воды через микрофильтр № 6 („предварительный“). В отфильтрованной пробе организмы просчитывались в живом состоянии под бинокуляром.

Для изучения пространственного распространения зоопланктона материал собирался по сетке станции во время сезонных съемок (рис. 1). Характеристика изменений зоопланктона во времени составлена в основном по материалам двух опорных станций, из которых одна (основная) находилась примерно в центральной части озера (ст. 4), другая – в мелководной части, в зоне зарослей. Пробы на станциях отбирались или тотально с охватом всего столба воды, или по двум горизонтам – 0–2 м и дно–2 м. На нескольких станциях были взяты более дробные серии проб по вертикали.

Для расчета биомассы зоопланктона определены индивидуальные веса массовых видов ракообразных и коловраток. Производства определена физиологическим методом (Винберг, 1966, 1968).

Из двух основных биотопов озера – открытой акватории и зоны зарослей – более подробно изучен первый. Некоторые исследования выполнены в нижнем течении основного притока – р. Кубены, которая в фазу высокого стояния уровня – с мая по август включительно – на расстоянии 5 км от устья (до восточной окраины д. Чернышово) представляет собой в сущности залив озера.

### 1.3. Видовой состав и сезонные комплексы

Приведенный ниже список видового состава зоопланктона оз. Кубенского, обнаруженного в период наших исследований, несмотря на значительное число видов, нельзя считать исчерпывающим. Наиболее реально выявлен состав основного биотопа – центрального

<sup>2</sup> В этих исследованиях в 1973 г. принимала участие также сотрудница АН ЛитовССР С.И. Мажейкайте.

плёса, свободного от растительности. Здесь пробелы возможны лишь в составе придонных видов (в частности, придонных циклопов). Не учитывались также малохарактерные для зоопланктона виды, хотя некоторые из них в определенный период времени встречаются в планктоне в значительном числе. Из этой категории заслуживают внимания клещи, о составе и количественной характеристики которых в августовском зоопланктоне приведены сведения в статье И.К. Ривье (гл. 2). Менее подробно изучен состав зоопланктона второго биотопа озера — зарослей.

По сравнению с другими озерами Северо-Запада в оз. Кубенском детальное освещено микрозоопланктон. Более подробный список простейших опубликован лишь для Онежского озера (Мажейкайте, 1972), а коловраток — для Ладожского (Скориков, 1910) и для р. Невы (Кутикова, 1968). Суммарный же видовой состав микрозоопланктона данного водоема выявлен более подробно по сравнению с любым другим водоемом Северо-Запада, кроме Ладожского озера, однако видовой состав протозойного планктона для Ладоги приведен лишь в работе А.С. Скорикова (1910), опубликованной 65 лет <sup>3</sup> назад, и этот список в настоящее время нуждается в уточнении.

В целом современная фауна зоопланктона оз. Кубенского, в которой выявлено уже 152 вида, представлена основным озерным комплексом планктона водоемов Северо-Запада европейской части СССР, типичным для значительных по размеру, но мелководных озер и водохранилищ этого края.

Выполненные исследования позволяют представить сезонные комплексы зоопланктона для периода с первой декады мая (сразу после освобождения озера ото льда) по конец сентября, что, по классификации биологических сезонов И.И. Николаева (1971), охватывает вторую фазу весны, весь летний сезон и начальную фазу осеннего сезона. В этот период в составе и биологии ракообразных отмечены изменения, характерные и для других неглубоких водоемов Северо-Запада, хорошо прослеженные на оз. Глубоком Московской обл. (Щербаков, 1967), оз. Красном (Андроникова, 1971), Рыбинском водохранилище (Монаков, 1972).

Более подробное изучение микрозоопланктона позволило существенно детализировать сезонные комплексы, изменения состава и численности коловраток и простейших. Поскольку в литературе

<sup>3</sup> Не пригоден для сопоставления и очень большой список коловраток Ладожского озера, приведенный в работе Р.С. Деньгиной и М.Ф. Соколовой (1968), так как в нем, как показали исследования последних лет (И.И. Николаев, данные не опубликованы), содержится много видов, не свойственных планктону не только открытого озера, но и его заливов; в то же время не приведены некоторые массовые виды Ладожского озера или его больших заливов, как, например, *Thylothrocha monopus*, *Polyarthra luminosa*.

## СПИСОК ВИДОВ

### PROTOSTOMIA

#### CILIATA

- Отр. Holotrichia  
*Amphileptus tracheliooides* Zach.  
*Askenasia faurei* Kahl  
*Askenasia* sp.  
*Coleps hirtus* var. *lacustris* Faure-Fr.  
*C. hirtus* var. *minor* Kahl  
*Cyclotrichium limneticum* Kahl  
*C. viride* Gajew.  
*Didinium balbianii* Fabre-Dom.  
*D. nasutum* O.F. Müller  
*Enchelys pupa* Schew.  
*Holophrya nigricans* Lauterb.  
*Lacrymaria pupula* O.F. Müller  
*Lacrymaria* sp.  
*Lembadion lucens* (Maskell)  
*Mesodinium acarus* Stein  
*Nassula aurea* Ehrb.  
*N. picta* Penard  
*Paramecium caudatum* Ehrb.  
*Paradileptus conicus* Wenrich  
*Spathidium spathula* O.F. Müller  
*Stokesia vernalis* (Wang)  
*Teuthophrys trisulca* Ch. et B.  
*Urotricha pelagica* Kahl  
*Holotricha* sp.

- Отр. Spirotrichia  
*Bursaridium pseudobursaria* Faure-Fr.  
*Caenomorpha* sp.  
*Codonella* sp.  
*Condylostoma vorticella* Ehrb.  
*Euplotes* sp.  
*Halteria* sp.  
*Hypotrichidium conicum* Ilow.  
*Metopus* sp.

- Paruroleptus caudatus* Stokes  
*Stentor polymorphus* O.F. Müller  
*S. roeseli* Ehrb.  
*Stichotricha aculeata* Wrzes.  
*Strombidium viride* Stein  
*S. viride* f. *pelagica* Kahl  
*S. mirabile* Penard  
*Strombilidium velox* Faure-Fr.  
*Strongylidium lanceolatum* Kowal.  
*Tintinnidium fluviatile* Stein  
*T. fluviatile* f. *cylindrica* Gajew.  
*T. pusillum* Entz  
*Tintinnopsis cratera* Hada  
Отр. Peritrichia  
*Epistylis diaptomi* Faure-Fr.  
*E. rotans* Svec  
*Carchesium pectinatum* Zach.  
*Vorticella anabaena* Still.  
*V. sphaerica* d'Udekem  
*V. similis* Stokes  
*V. mayeri* Faure-Fr.  
SARCODINA  
Отр. Testacea  
*Diffugia limnetica* Lev.  
*Diffugia* sp.  
ROTATORIA  
Отр. Brachionida  
*Brachionus calyciflorus* Pall.  
*Keratella cochlearis* (Gosse)  
*K. cochlearis macracantha* (Lauterb.)  
*K. cochlearis tecta* (Gosse)  
*K. quadrata* (O.F. Müller)  
*K. hiemalis* Carlin  
*Notholca squamula* (O.F. Müller)  
*N. acuminata* (Ehrb.)

<i>N. foliacea</i> (Ehrb.)	<i>S. longipes</i> Gosse
<i>N. cinetura</i> Skor.	<i>S. pectinata</i> Ehrb.
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellic.)	<i>S. gyrina</i> Hood
<i>Anureopsis fissa</i> (Gosse)	<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)
<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrb.)	<i>Ploesoma truncatum</i> (Lev.)
Cem. <b>Euchlanidae</b>	<i>P. lenticulare</i> Herrick
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrb.	<i>Polyarthra dolichoptera</i>
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	Idels.
Cem. <b>Notommatidae</b>	<i>P. remata</i> Skor.
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrb.)	<i>P. euryptera</i> Wierz,
Cem. <b>Trichocercidae</b>	<i>P. luminosa</i> Kutikova
<i>Trichocerca tenuior</i> (Gosse)	<i>P. longiremis</i> Carlin
<i>T. porcellus</i> (Gosse)	Cem. <b>Filiniidae</b>
<i>T. rousseleti</i> (Voigt)	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrb.)
<i>T. cylindrica</i> (Imhof)	<i>F. terminalis</i> (Plate)
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierz. et Zach.)	<i>F. maior</i> (Colditz)
<i>T. pusilla</i> (Lauterb.)	Cem. <b>Hexarthridae</b>
<i>T. similis</i> (Wierz.)	<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszn.)
<i>T. musculus</i> (Hauer)	Cem. <b>Conochiliidae</b>
<i>T. ratus</i> (Müller)	<i>Conochilus unicornis</i> Rouss.
<i>T. longiseta</i> (Schrank)	<i>C. hypoprepis</i> (Schrank)
Cem. <b>Asplanchnidae</b>	Cem. <b>Collothecidae</b>
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	<i>Collotheca pelagica</i> (Rouss.)
<i>A. herricki</i> de Guerne	<i>C. mutabilis</i> (Huds.)
Cem. <b>Gastropodidae</b>	<b>C R U S T A C E A</b>
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty	<b>CLADOCERA</b>
<i>A. saltans</i> Bartsch.	Cem. <b>Sididae</b>
<i>A. minima</i> Hofsten	<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)
<i>Chromogaster ovalis</i> (Bergendal)	<i>Limnoides frontosa</i> Sars
<i>Gastropus stylifer</i> Imhof	<i>Doaphanosoma brachyurum</i> (Levin)
<i>Postclausa minor</i> (Rouss.)	Cem. <b>Daphniidae</b>
<i>P. hyptopus</i> (Ehrb.)	<i>Daphnia cucullata</i> Sars
Cem. <b>Synchaetidae</b>	<i>D. longispina</i> O.F. Müller
<i>Synchaeta tremula</i> (O.F. Müller)	<i>D. cristata</i> Sars
<i>S. grandis</i> Zach.	<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)
<i>S. oblonga</i> Ehrb.	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars
<i>S. stylata</i> Wierz.	
<i>S. kitina</i> Rouss.	

<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller)	Cem.	Temoridae
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)		<i>Heterocope appendiculata</i> Sars
Cem. Bosminidae		
<i>Bosmina coregoni</i> Baird		
<i>B. coregoni gibbera</i> (Schoedler)		
<i>B. longispina</i> (Leyd.)		
Cem. Chydoridae		
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)		
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)		
<i>Alona affinis</i> Leyd.		
<i>A. quadrangularis</i> Müller		
Cem. Polyphemidae		
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)		
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leyd.		
Cem. Leptodoridae		
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)		
COPEPODA		
Cem. Cyclopoidae		
<i>Macrocylops albidus</i> (Jur.)		
<i>Cyclops strenuus</i> Fisch.		
<i>C. kolensis</i> Lilljeb.		
<i>C. vicinus</i> Uljanin		
<i>Acantocyclops viridis</i> (Jur.)		
<i>A. vernalis</i> (Fisch.)		
<i>Microcyclops bicolor</i> (Sars)		
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus		
<i>M. oithonoides</i> Sars		
<i>M. crassus</i> (Fisch.)		
Cem. Diaptomidae		
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)		
<i>E. graciloides</i> (Lilljeb.)		

сезонные циклы этих групп освещены слабо, данные по ним представим несколько подробнее.

Весенний (холодноводный) планктон полнее был исследован в 1974 г. При первом отборе проб 7 V, когда озеро еще не полностью освободилось ото льда, зоопланктон был чрезвычайно беден: встречены отдельные экземпляры коловраток и ракообразных, которые обычны в зимнем планктоне озер (*Polyarthra dolichoptera*, *Keratella cochlearis* var. *macracantha*, *Stokesia vernalis*, *Strombidium* sp., *Kellicottia longispina*).

Представляется весьма правдоподобным, что причиной исключительной бедности ранневесеннего планктона в озере Кубенском является вытеснение в этот период (в основном в апреле) озерной воды талыми водами притоков, что по совокупности гидрологических критерии доказывается А.И. Тихомировым и А.Н. Егоровым (Озеро Кубенское, ч. I, 1977).

Более выраженный весенний аспект с преобладанием холодноводных видов отмечен в последней декаде мая при температуре воды от 6 до 8°. В это время обнаружен характерный холодноводный комплекс видов, которые в летнем планктоне при температуре выше 15° (18°) отсутствовали.

#### CRUSTACEA

*Cyclops strenuus*  
*C. kolensis*

#### ROTATORIA

*Notholca acuminata*  
*N. squamula*  
*N. foliacea*  
*N. labis*  
*Filinia terminalis*  
*F. major*  
*Keratella hiemalis*  
*K. cochlearis* var.  
macracantha

*Polyarthra dolichoptera*  
*Synchaeta pectinata*

#### PROTOZOA

*Stokesia vernalis*  
*Amphileptus tracheliooides*  
*Marituga pelagica* (?)  
*Cyclotrichium viride*  
*C. limneticum*  
*Didinium nasutum*  
*Lembadion lucens*  
*Teuthophrys trisulca*  
*Bursaridium pseudo-bursaria*.

Почти все виды этого комплекса в других водоемах отмечаются и в зимнем планктоне <sup>4</sup>, но наибольшей численности они везде достигают весной при температуре воды от 4-6 до 8-10°, которую и нужно считать их температурным оптимумом.

В составе весеннего планктона присутствует также значительное количество эвритермных видов с оптимумом температуры около

<sup>4</sup> В оз. Кубенском зимой исследований зоопланктона не проводилось.

15–20<sup>0</sup>; максимальной численности они достигают в тот или иной период летнего сезона и о них будет речь в следующем разделе. Из ракообразных для весеннего планктона характерны *Cyclops strenuus* и *C. kolensis*. Оба вида встречались весьма разреженно, но исключительно в этом сезоне.

Для холодноводного комплекса коловраток характерен таксон *Notholca*. Представители этого рода наиболее разнообразны в больших глубоких озерах, в частности в Байкале, в котором Л.А. Кутиковой (1970) обнаружены эндемичные виды. Не является неожиданным значительное разнообразие видов *Notholca* в Ладожском озере, где нами найден даже один „байкальский эндемик“ (Николаев, 1975) – *Notholca rectospina*. Присутствие же 4 видов этого рода в планктоне мелководного оз. Кубенского было некоторой неожиданностью. Однако этот факт нельзя связывать с какой-либо лимнологической особенностью данного водоема. Отсутствие этой группы в списках видов даже наиболее изученных водоемов, таких как оз. Красное, оз. Глубокое (Московской обл.) и Рыбинское водохранилище, является лишь доказательством того, что традиционные методы изучения зоопланктона с применением планктонной сети для мелкоразмерных видов (в том числе для большинства видов коловраток) непригодны.

Ни один из этих видов не отличался большой численностью. Чаще других встречались *N. squamula* и *N. acuminata*, но численность каждого из них не превышала 3–4 экз. в литре. Однако следует учесть, что исследования весеннего планктона выполнены лишь в 1974 г., да и они были краткосрочными. Из других холодноводных коловраток чаще встречалась *Synchaeta pectinata*. Эта крупная коловратка на некоторых станциях была отмечена в количестве до 12 экз. в литре.

В составе простейших встречены почти все виды холодноводного комплекса, отмеченные С.И. Мажейкайте (1972) для Онежского озера (нуждается в уточнении присутствие *Maritula pelagica*). Характерен „гигантизм“ холодноводных инфузорий. В этом комплексе, если не считать некоторых видов *Stentor*, встречающихся и в летнем планктоне, представлены самые крупноразмерные виды. Наиболее характерны из них *Amphileptus*, *Stokesia*, *Cyclotrichium*, *Teuthophrys* и *Bursaridium*. При температуре воды 6–10<sup>0</sup> они регулярно встречались в планктоне, при повышении же температуры до 12–15<sup>0</sup> исчезали, а в сентябре при охлаждении воды до 15<sup>0</sup> первые два вида вновь появлялись. Из более мелкоразмерных видов в весеннем планктоне преобладали *Didinium nasutum*, *Didinium* sp., *Strombidium mirabile*, *Urotricha* sp., *Vorticella pelagica*.

Происходящие весной изменения в составе ракообразных носили не столь ярко выраженный характер, как в других неглубоких водоемах, о чем свидетельствуют данные более детальных сезонных наблюдений, например, на оз. Красном (Андроникова, 1971) и Рыбинском водохранилище (Монаков, 1972). Популяции холодноводных

видов — *Cyclops strenuus* и *C. kolensis* — в оз. Кубенском очень малочисленны; в планктоне единичные особи встречены при температуре воды до 10°. При прогреве воды до 12–15° (в начале июня) оба вида полностью мигрировали в пелаген. Популяция наиболее обычного вида летнего планктона — *Mesocyclops leuckarti* — закончила миграцию из пелагена в пелагиаль при прогреве воды до 8–10°. Характерно, что в условиях спокойной погоды 22–26 V 1974 г. этот вид был распространен только в центральном плёсе озера над иловой зоной. После шторма 27 V он рассредоточился по всему озеру.

В летнем зоопланктоне по отношению к термическому фактору выделяются два комплекса: эвритеческий и тепловодно-стенотермный. Первый из них по численности видов и их продукционной роли является основным в зоопланктоне данного водоема (как и в других водоемах Северо-Запада СССР). Почти все виды этого комплекса присутствуют в планктоне со второй половины мая до конца осени (а некоторые виды и зимой) при температуре воды от 1–3° (зимой) до 22–25° (летом), но зона термического оптимума находится в пределах от 12 до 20 (22)°.

Ниже приведен список основных видов летнего эвритеческого комплекса.

#### COPEPODA

*Eudiaptomus gracilis*  
*Heterocope appendiculata*  
*Mesocyclops leuckarti*  
*M. oithonoides*

#### CLADOCERA

*Daphnia cuculata*  
*D. longispina*  
*D. cristata*  
*Bosmina coregoni*  
*B. longispina*  
*Limnoides frontosa*  
*Ceriodaphnia pulchella*  
*Chydorus sphaericus*  
*Polyphemus pediculus*  
*Leptodora kindtii*  
*Bythotrephes longimanus*

#### PROTOZOA

*Tintinnidium pusillum*  
*T. fluviatile*  
*Tintinnopsis cratera*

*Strombilidium velox*  
*Mesodinium sp. (acarus?)*  
*Strombidium viride f. pelagica*  
*Stichotricha aculeata*  
*Stentor roeseli*  
*Epistylis rotans*  
*Halteria sp.*  
*Enchelys pupa (?)*  
*Coleps hirtus*  
*Stichotricha aculeata*  
*Strombidium sp.*

#### ROTATORIA

*Keratella cochlearis*  
*Kellicottia longispina*  
*Asplanchna priodonta*  
*Ascomorpha ecaudis*  
*Gastropus stylifer*  
*Chromogaster ovalis*  
*Euchlanis dilatata*  
*Trichocerca rousseleti*  
*T. porcellus*  
*T. tenuior*

<i>Synchaeta tremula</i>	<i>P. longiremis</i>
<i>S. stylata</i>	<i>P. luminosa</i>
<i>S. oblonga</i>	<i>Conochilus unicornis</i>
<i>S. longipes</i>	<i>C. hippocrepis</i>
<i>Polyarthra euryptera</i>	<i>Strombidium mirabile</i>
<i>P. remata</i>	<i>Askenasia</i> sp.

Тепловодно-стенотермный комплекс представлен меньшим числом видов, которые лишь в середине лета, в условиях максимального прогрева воды, играют существенную роль в планктоне. Эти виды появляются в планктоне при прогреве воды до 15-17°, но максимальной численности достигают лишь при температуре выше 20°.

Этот комплекс представлен нижеследующими основными видами.

#### CRUSTACEA

*Brachionus calyciflorus*  
*Keratella cochlearis* var.  
tecta.

*Diaphanosoma brachium*

#### PROTOZOA

*Daphnia cuculata*  
(*Bosmina coregoni* var.  
gibbera)

*Diflugia limnetica*  
*Vorticella anabaena*  
*Mesodinium acarus*  
*Carchesium pectinatum*

#### ROTATORIA

#### MOLLUSCA (LARVAE)

*Anuraeopsis fissa*

*Dreissena polymorpha*.

*Pompholyx sulcata*

*Trichocerca similis* (bi-  
rostus)

*Hexarthra intermedia*

Тепловодный комплекс в жаркое лето 1972 г. был хорошо выражен на протяжении июля и первой половины августа, а в 1973 и 1974 гг. – лишь в первые две декады июля. Некоторые виды этого комплекса обитают в основном в открытой части озера (*Diaphanosoma*, *Pompholyx*, *Trichocerca*, велигеры *Dreissena*), другие – в прибрежной зоне, преимущественно в зарослях (*Anureopsis*, *Hexarthra*, *Brachionus*). Лишь несколько из перечисленных видов встречались единично, большинство же в период максимального прогрева воды кратковременно достигали высокой (*Diaphanosoma*, *Trichocerca*) или очень высокой численности (*Anureopsis*, *Keratella cochlearis* var. *tecta*).

Все виды тепловодного комплекса имеют более широкое географическое распространение в южном направлении – до субтропиков и тропиков включительно; для некоторых из них оз. Кубенское является северной границей ареала. Судя по литературным данным, зона температурного оптимума видов этого комплекса находится около 25-28 (30)°, что лежит за пределами термических показа-

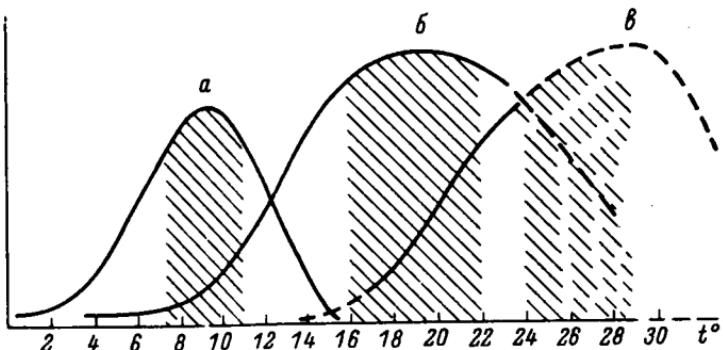


Рис. 2. Основные экологические комплексы по термическому фактору.

а - холодноводный степотермный (весенний); б - умеренно тепловодный эвритеческий (летне-осенний); в - тепловодный степотермный (летний).

Штриховкой обозначены зоны максимальной численности.

телей оз. Кубенского, если не считать случаев кратковременного прогрева воды в редкие по климатическим условиям годы (например, 1972 г.) до температуры 26-28°.

В общем виде система распределения экологических комплексов зоопланктона относительно термического фактора и по сезонам года представлена на рис. 2.

#### 1.4. Динамика численности экологических комплексов и популяций и некоторые факторы, ее определяющие

В общем ходе сезонных изменений продуктивности, величин биомассы и численности зоопланктона оз. Кубенского нет аномалий в отличие от других внутренних водоемов умеренной зоны: показатели максимальные летом (июнь-август) и минимальные зимой (декабрь-март) быстро меняются в некоторые месяцы переходных сезонов. Соответствуют установленным закономерностям и межгодовые колебания продуктивности зоопланктона, которые для водоемов средних широт обусловлены в основном флюктуациями термических условий (Николаев, 1968, 1972; Андроникова, 1971; Федорова, 1973; и др.).

Представляют интерес явления краткосрочной динамики численности популяций и их совокупностей. В результате дробного (по времени) отбора проб и относительно полного учета состава и численности зоопланктона (включая микрозоопланктон) выявлены некоторые связи краткосрочных колебаний численности отдельных популяций со следующими факторами: термическим, трофическим, мутностью воды (механическая взвесь) и паразитами. В некоторых зонах низовья р. Кубены (которое, как уже отмечалось, летом

представляет собой залив озера) обнаруживается влияние антропогенного органического загрязнения воды, о чем будет сказано отдельно.

Рассмотрим вначале действие термического и трофического факторов. Сведения по термике, бактериопланктону и фитопланктонау заимствованы из ранее опубликованных работ (Озеро Кубенское, ч. I, 1977; Озеро Кубенское, ч. II, 1977).

Температурный фактор в анализе сезонных циклов популяций и экологических комплексов является одним из важнейших, хотя его действие не всегда проявляется непосредственно. Последнее наиболее очевидно, когда температура воды достигает критических для популяции значений. Фактором более непосредственного действия на продуктивность популяций является пищевая обеспеченность, но его влияние устанавливается значительно труднее. Здесь можно говорить о тенденциях изменения продуктивности популяции в связи с изменениями концентрации ее потенциальных пищевых объектов. Однако последние далеко не для всех видов зоопланктона установлены, к тому же они могут быть неодинаковыми в разных водоемах. Рассмотрим действие обоих факторов на численность некоторых популяций и комплексов в последовательности основных сезонных изменений.

Для весеннего планктона, как уже отмечалось, весьма характерен комплекс холодноводных степнотермных видов коловраток и инфузорий. Наибольшее видовое разнообразие и максимальная численность этого комплекса отмечены при температуре воды от 6 до 10 (12)<sup>0</sup>. Эту температуру и можно принять в качестве оптимальной для комплекса в целом. Насколько можно судить по литературным данным, в приведенный диапазон температур укладываются оптимальные значения этого фактора и для отдельных представителей комплекса, установленные разными авторами на разных водоемах. Например, по Циммерманну (Zimmermann, 1954), в Швейцарском озере Семпхерзее максимальное размножение *Keratella hiemalis* наблюдалось при температуре 8-11<sup>0</sup>, *Filinia terminalis* - при 8-9<sup>0</sup> и *Polyarthra dolichoptera* - при 9-14<sup>0</sup>. В оз. Кубенском численность популяций этого комплекса была незначительной: по 1-5 экз./л у видов *Notholca*, *Filinia terminalis* и *Keratella hiemalis*, по 5-12 экз./л - у *Polyarthra dolichoptera* и *Synchaeta pectinalis*. Трудно сказать, какие факторы ограничивали обилие перечисленных видов в озере. Температурные условия весной 1974 г. можно признать для этого комплекса благоприятными, поскольку вода в мае прогревалась очень медленно и на протяжении всего месяца температура держалась на уровне 5-12<sup>0</sup>, т.е. в пределах оптимума для соответствующих видов. О кормовых условиях этих видов в данном водоеме сведений недостаточно. Из литературы известно, что питание этой группы коловраток мало изучено, но все авторы указывают на преимущественное потребление ими мелких водорослей и дретрита. Из водорослей чаще других используются криптомонады.

На это указывают Л.А. Эрман (1962) и Циммерманн (Zimmermann, 1974) в отношении *Polyarthra dolichoptera*, Циммерманн (Zimmermann, 1974) – в отношении *Filinia longiseta* и Пуррио (цит. по: Zimmermann, 1974) – в отношении *Synchaeta pectinata*.

Предпочтительное потребление ранневесенними коловратками мелких криптомонад находится в соответствии с повышенной продуктивностью этих водорослей весной. Последнее отмечается почти для всех водоемов умеренной зоны, на которых выполнены детальные исследования фитопланктона в годовом цикле. Из водоемов Северо-Запада СССР подобное явление отмечает И.С. Трифонова, (1975) для оз. Красного (Карельский перешеек). В оз. Кубенском криптомонады и другие мелкие водоросли также были представлены в весеннем планктона (Озеро Кубенское, ч. II, 1977), хотя популяции их были немногочисленны. Возможно, этот фактор и был одним из лимитирующих продуктивность холодноводных коловраток в данном водоеме.

В составе холодноводных (весенних) простейших представлены как тонкие фильтраторы (*Stokesia vernalis*, *Marituga pelagica*), так и хищники (*Didinium nasutum*, *Teuthophrys*).

Для большинства холодноводных инфузорий характерно наличие зоохлорелл (*Stokesia*, *Amphileptus*, *Cyclotrichium*, *Strongylidium*, *Bursellopsis*). Это явление наблюдается и в других водоемах. В летнем зоопланктоне количество инфузорий с зоохлореллами значительно меньше. Трудно сказать, чем это вызвано, но невольно напрашивается связь повышенного содержания водорослей в инфузориях весной с максимальным содержанием в этот сезон хлорофилла у планкtonных водорослей (Трифонова, 1975; и др.). Характерно, что соответствующие популяции появляются в планктоне без зоохлорелл, но потом очень скоро (явно до пика численности популяции) они становятся густо „нафаршированными“ ярко-зелеными водорослями. На это явление впервые обратила внимание С.И. Мажейкайте (1972), исследуя протозойный планктон Онежского озера. Тесная связь целого комплекса холодноводных инфузорий в весеннем планктоне с протококковыми водорослями (с образованием зоохлорелл) несомненно имеет трофическую основу. Распространенность мелких хлорелл в весеннем планктоне отмечалась рядом авторов для самых различных водоемов. Встречались эти водоросли и в планктоне оз. Кубенского, но, к сожалению, количественно они не определены.

Значение термики и трофических условий проявилось также в динамике численности мелких коловраток в летний сезон. Рассмотрим это на материалах 1973 г. за период с 20 мая по 20 июля. В это время в таксоцене коловраток (сообществе организмов данной таксономической группы) преобладали *Keratella cochlearis*, *Synchaeta oblonga*, *Polyarthra vulgaris*, *Trichocerca*, *Kellicottia longispina*. Их суммарная

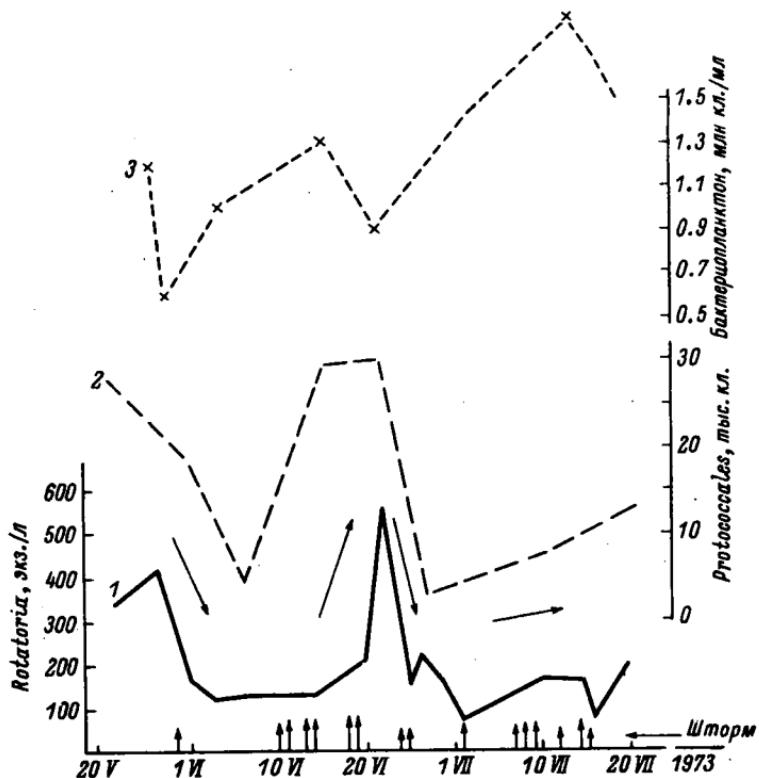


Рис. 3. Динамика численности мелких коловраток (1) (фильтраторов), протококковых водорослей (2) и бактериопланктона (3).

численность составляла не менее 85% общей численности коловраток. Хотя соотношение численности отдельных видов в течение периода исследований значительно менялось, но представляется правомерным рассматривать колебания численности таксоцена в целом, поскольку перечисленные виды относятся к одной экологической группе (эвритермных, или умеренно-тепловодных видов) и все они питаются бактериями, мелкими водорослями и детритом (Naumann, 1923; Gossler, 1950; Эрман, 1962; Zimmermann, 1974).

В конце весны и первой половине лета 1973 г. в численности мелких коловраток отмечены два больших пика и две депрессии (рис. 3). Эти изменения происходили при следующих термических и кормовых условиях. В fazu первого подъема численности (в третьей декаде мая) наблюдался интенсивный прогрев воды: с 15 по 18 V среднесуточная температура воды повысилась с 10 до 14.8° и в течение 5 дней (до 24 V) держалась на уровне 13.5-14.5°, а в дневные часы достигала 18°. В это время или на 1-2 дня позднее отмечена повышенная плотность бактериопланктона

(0.9 млн кл./л у поверхности и 1.5 млн кл./л – у дна) и фитопланктона, в том числе наиболее потребляемых коловратками мелких протококковых водорослей (28 тыс. кл./л). Следовательно, можно говорить о том, что майский пик численности мелких коловраток образовался в период благоприятных термических и пищевых условий для соответствующих популяций.

В последующий период произошло резкое снижение численности коловраток, чему способствовали понижение температуры воды и понижение концентрации бактериопланктона и фитопланктона, в том числе мелких протококковых водорослей. Температура воды понизилась до 12–13°, а 26 и 27 V даже до 11.4 и 11.8°, соответственно; концентрация бактериопланктона (средняя для водной толщи) 29 V была 0.6 млн кл./л против 1.2 млн кл./л 22 V; концентрация всего фитопланктона понизилась в два раза, а протококковых водорослей – 28 тыс. кл./л, отмеченных 22 V, до 19.7 тыс. кл./л – 29 V.

Похолодание продолжалось недолго: к 1 VI температура воды вновь повысилась до 15.4°, а к 10 VI она достигла 19° (к 16 VI поднялась до 20.4°). Однако активизация биологических процессов в эту фазу явно „отставала“ от темпа прогрева воды. Плотность бактериопланктона 6 VI повысилась лишь до 1 млн кл./л, причем у поверхности она была еще на уровне периода депрессии – 0.7 млн кл./л. Заметно повысилась плотность бактериопланктона лишь к 15 VI, достигнув у поверхности воды 1.3 млн кл./л. Численность фитопланктона 6 VI была минимальной (как общая, так и протококковых), и только к 15 VI она существенно повысилась: общая численность до 300 тыс. кл./л, а протококковых – до 30 000 кл./л. Еще позднее произошло повышение продуктивности коловраток, пик численности которых был только 21–22 VI. Но даже в эти дни общая численность тонких фильтраторов – брахионид и синхетид – была не очень высокой (150–200 экз./л). На понижение численности коловраток (особенно семейств брахионид и синхетид) в период благоприятных термических и кормовых условий могли повлиять два других фактора: повышенная концентрация взвеси (в том числе минеральной) в результате штормов и (или) усиленное выедание этих организмов хищниками. В отношении последнего убедительными доказательствами не располагаем, а ветровая деятельность в этот период действительно была весьма активной: среднесуточная скорость ветра в течение трех дней была 6 м/сек. (11, 13 и 14 VI) и двух дней – 7 м/сек. (18 и 19 VI).

Ухудшение трофических условий и интенсивное выедание хищниками, по-видимому, было основной причиной резкого снижения численности коловраток в конце июня – 24–30 VI. Температурные и ветровые условия в это время были вполне благоприятными – температура в пределах 17–22°, среднесуточная скорость ветра 1–4 м/сек. По бактериопланкtonу данные за это время отсутствовали, по численности же фитопланктона 27 VI отмечена довольно резкая депрессия (общая численность до 190 тыс. кл./л. а прото-

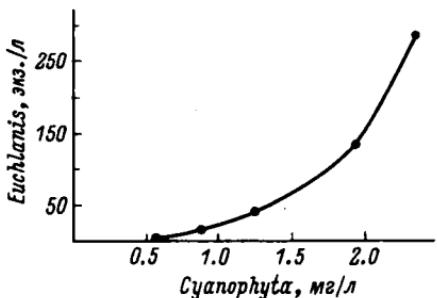


Рис. 4. Связь численности коловратки *Euchlanis dilatata* и продуктивности синезеленых водорослей.

кокковых – до 2700 кл./л). Поскольку численность протококковых в этот период была самой низкой с мая месяца, похоже, что этот фактор и был основным в резком спаде численности коловраток в конце июня. С этим согласуется и тот факт, что низкий уровень численности коловраток и протококковых удерживался до середины июля.

Значение трофического фактора прояснилось и у некоторых видовых популяций. Особенно четко это было выражено у коловратки *Euchlanis dilatata*. Как указывается в литературе, массовое появление этого вида в планктоне озер обычно приходится на конец лета – начало осени и нередко связывается с интенсивной вегетацией синезеленых водорослей или с началом их отмирания. Такое явление мы наблюдали в 1970, 1973, 1974 и 1975 гг. в заливах Ладожского озера, а в 1967, 1968 и 1973 гг. – Онежского. Подобное наблюдалось и в оз. Кубенском.

В качестве примера рассмотрим одну ситуацию летом 1972 г. Устойчивая солнечная погода на протяжении почти всего августа способствовала усилению вегетации синезеленых, биомасса которых, по данным Н.А. Сенатской (Озеро Кубенское, ч. II, 1977), к 20 VIII превысила 2 мг/л. В это время наблюдался кратковременный, но резко выраженный пик численности *Euchlanis dilatata*: 19 VIII – 280 экз./л, 20–21 VIII – 100 экз./л, но к 24 VIII численность сократилась до 12 экз./л. Связь динамики численности *Euchlanis* с биомассой синезеленых водорослей в июле–августе 1972 г. хорошо иллюстрирует рис. 4. В составе синезеленых водорослей в этот период преобладали виды анабена (преимущественно *A. lemmermanni*), обросшие инфузорией *Vorticella anabaena*.

Трофическая связь с определенными видами фитопланктона обнаружена и у коловраток *Tylotrocha monopus*, *Gastropus stylifer* и *Ascomorpha volvocina*. Все три вида встречались преимущественно или исключительно в присутствии водоросли *Urolenopsis americana*. Первый из них (*Tylotrocha*) в планктонных списках опубликованных работ по другим водоемам приводится крайне редко, между тем, по нашим данным (с применением микрофильтрации и обработки живого материала), в водоемах Северо-Запада он широко распространен (озера Белое, Онежское,

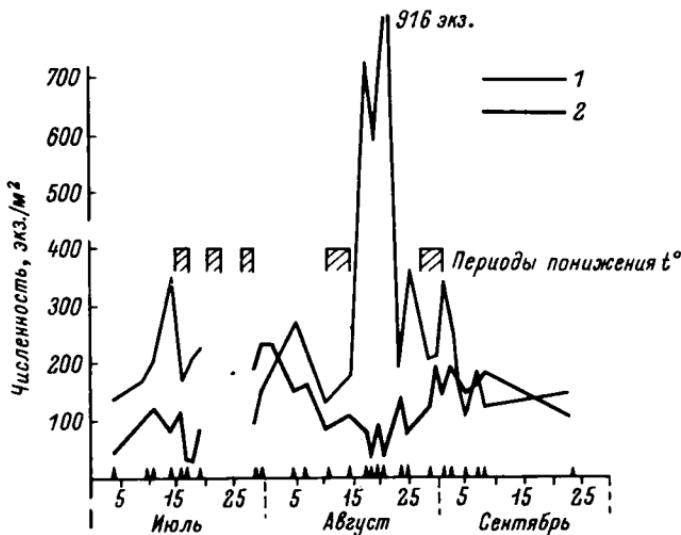


Рис. 5. Колебания численности колювраток (1) и ракообразных (2) летом 1972 г.

Ладожское). В некоторых заливах повышенной трофии (например, в Волховской губе Ладожского озера) численность этой колювратки иногда достигает 200–400 экз./л, но во всех случаях, как и в оз. Кубенском, она встречается только в присутствии водоросли *Uroglenopsis*, причем отдельные особи нередко бывают прикреплены к колонии водоросли или находятся внутри колонии (иногда на одной колонии бывает по 2–3 и даже 4 экземпляра колювраток). В оз. Кубенском этот вид в июне 1974 г. встречался в количестве 30–40 экз./л. Явно повышенная численность в присутствии *Uroglenopsis* наблюдалась также у *Gastropus* и *Ascomorphella*, однако непосредственная связь этих колювраток с колониями водоросли выражена слабее, чем у *Tylotrocha*.

Четко проявляется трофический фактор в зонах повышенной сапробности воды, но эти явления рассмотрим в следующем разделе.

Есть основание полагать, что трофические условия, в частности конкуренция за пищевые ресурсы, определяют и ту особую форму динамики численности сообщества, которую можно именовать противофазно-колебательной системой двух популяций или даже двух крупных таксоценов. Последнее на оз. Кубенском наблюдалось в таксоценах ракообразных и колювраток. На рис. 5 сопоставлены краткосрочные флюктуации численности этих таксоценов в 1972 и 1973 гг. по материалам детальных наблюдений. Количество разнонаправленных отклонений в 1972 г. составило 19 из 26 (73%), а в 1973 г. – 11 из 17 (65%), причем особенно резкие отклонения почти все разнонаправленные. Явление разнофазности колеба-

ний численности планктонных коловраток и ракообразных отмечалось рядом авторов для самых разных водоемов.

Однако разнофазность колебания численности обеих групп зоопланктона отнюдь не свидетельствует об их соразмерности, тем не менее сопряженность колебаний не вызывает сомнений. В составе коловраток летом 1972 и 1973 гг. по численности преобладали мелкие синхеты (*Synchaeta kitina*, *S. oblonga*), полиартры (*Polyarthra vulgaris*, *P. remata*) и трихоцерки (*Trichocerca roussetti*, *T. tenuior*, *T. sp.*) – все это тонкие фильтраторы. В составе ракообразных преобладали кладоцеры (*Daphnia cuculata*, *Diaphanosoma*, *Bosmina*) и ранние стадии циклопов – преимущественно личинки и копеподиты (*Mesocyclops leuckartii*) и в небольшом количестве диаптомиды (*Eudiaptomus*). Подавляющее преобладание в обоих таксоценах организмов одного типа питания – фильтраторов, которые по численности в каждом таксоцене составляли не менее 90%, позволяет предполагать, что разнофазность колебаний этих групп зоопланктона определяется пищевой конкуренцией. Для некоторых массовых представителей обоих таксоценов доказана пищевая избирательность к очень мелким компонентам – в пределах от 1 до нескольких миcron. Например, по Гливичу (Gliwicz, 1969) коловратки и мелкие кладоцеры наиболее интенсивно отфильтровывают частицы диаметром меньше 2 мкм, более крупные кладоцеры потребляют частицы размером 1–5 мкм, даже такие крупные фильтраторы, как диаптомиды, отфильтровывают частицы (и организмы) диаметром 4–12 мкм. Автор показал, что в целом планктонное сообщество в эвтрофных озерах более интенсивно потребляет частицы диаметром 3 мкм, в олиготрофных – несколько более крупные.

Давно установлено, что тонкие фильтраторы – от простейших до кладоцер – способны питаться бактериями, мелкими водорослями и детритом. Меньше ясности в преобладающем составе пищи отдельных групп фильтраторов. В отношении коловраток большинство авторов отмечает существенную или преобладающую роль в рационе мелких водорослей. Эта мысль с некоторой осторожностью высказана, в частности, А.А. Эрман (1962) в итоговой работе по питанию коловраток.

По питанию кладоцер разными авторами выполнены значительные экспериментальные исследования, на основе которых сложилось мнение о преимущественной роли бактерий в рационе этой группы. Однако последнее не всегда подтверждается наблюдениями в природе. Например, А.В. Монаков (1972) в обзорной работе по зоопланктону Рыбинского водохранилища по этому вопросу пишет следующее: „Учитывая, что основным источником питания массовых видов фильтраторов (кладоцер, – И.Н.) служат бактерии и детрит (Мордухай-Болтовской, 1963; Луферова и Монаков, 1966), можно предположить наличие прямой связи между численностью бактерий и обилием зоопланктона. Тем не менее подобная корреляция не была выявлена ни в специальных съемках по распределению (Мона-

ков и Семенова, 1966), ни в многолетних наблюдениях над сезонной динамикой планктона на постоянных станциях" (с. 181).

Не обнаружено прямой связи между динамикой численности бактерий и фильтраторов-кладоцер и нами в оз. Кубенском. Более того, некоторые косвенные данные указывают на более крупную роль в питании кладоцер-фильтраторов мелких водорослей. Если это в дальнейших исследованиях подтвердится, то разнофазность колебаний численности кладоцер и коловраток, представляющая несомненно распространенное явление в лимническом планктоне, найдет простое и естественное объяснение на основе конкуренции за пищу, именно за мелкие водоросли, как предпочтительный кормовой ресурс той и другой группы.

Аналогом обсуждаемой системы, т.е. продукционно-колебательных отношений двух таксономических групп (таксоценов) на основе их конкуренции за пищу, может служить давно доказанная пищевая конкуренция между двумя крупными растительными сообществами водоемов: водорослями фитопланктона и высшими водными растениями.

Конкурентными отношениями можно объяснить и сезонные расхождения в годовом цикле продуктивности коловраток и ракообразных: первые, как правило, в водоемах средних широт дают максимум численности весной и осенью, вторые (за счет кладоцер) — летом. Температурный фактор в данном случае не объясняет явления, так как в каждом из этих таксоценов имеются и холодноводные и тепловодные виды. В тех случаях, когда популяции кладоцер и (или) коловраток обеспечены пищей, даже "тиpичные летние" виды, как *Daphnia*, могут интенсивно размножаться в зимних условиях — подо льдом. Такое явление наблюдается, например, в Ивано-Арахлейских озерах в районе Читы (Горлачев, 1970). В литературе имеются указания на более высокую конкурентоспособность кладоцер в борьбе за кормовые ресурсы против коловраток (что хорошо согласуется с обычно наблюдавшейся депрессией последних летом, в период массового развития кладоцер). Но колебания численности кладоцер, по-видимому, более подвержены прессу хищников. Основным потребителем их являются планктоноядные рыбы, но нельзя недооценивать и хищных беспозвоночных. Например, для одного из водохранилищ Панамского перешейка Гливиц и Бесядка (Gliwicz and Blesiadka, 1975) установили интенсивное выедание кладоцер (*Daphnosa brachirum*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Bosmina longirostris*) водными гидрокаринами. При этом в периоды понижения численности кладоцер они отмечали увеличение популяций коловраток и наоборот. Такая ситуация вполне реальна и для условий оз. Кубенского, если учесть огромную численность в этом водоеме гидрокарин (гл. 2) и четко выраженные противофазные колебания численности кладоцер и коловраток в летний сезон.

Из других факторов, лимитирующих размножение кладоцер и коловраток в больших мелководных водоемах, каким является оз. Кубенское, вероятно, существенным является содержание мине-

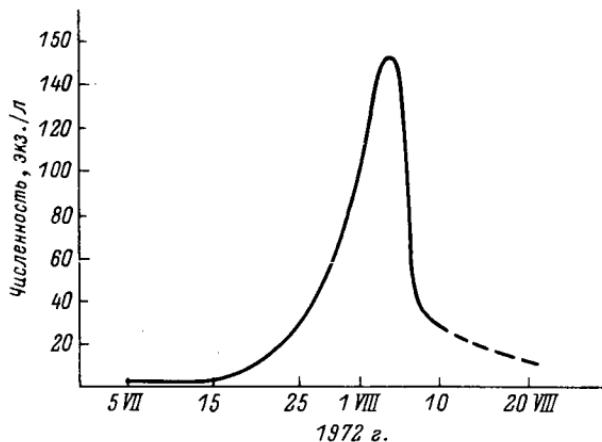


Рис. 6. Краткосрочное изменение численности *Chydorus sphaericus*.

ральной взвеси в воде. В отношении клацоцер значение этого фактора убедительно показано Е.Ф. Мануйловой (1956). Имеется основание признать еще большую чувствительность к этому фактору мелких коловраток. Наблюдения на оз. Кубенском показывают явно выраженную связь краткосрочной ритмики численности коловраток с ветровыми условиями: численность возрастает в тихую погоду и резко падает сразу после штормов, когда в этом мелководном озере за счет взмучивания донных отложений количество взвеси, в том числе минеральной, сильно возрастает. Выразительная ситуация наблюдалась в августе 1972 г. С начала месяца до 12 VIII стояла тихая солнечная погода (средняя скорость ветра 2-3 м/сек. и лишь в нескольких случаях — при 8 сроках наблюдений в сутки — она достигала 7-8 м/сек.). 12-14 VIII произошло усиление ветра до 10-12 м/сек., после чего был возврат к антициклональной погоде до 24 VIII. В течение первой и третьей пятидневок месяца наблюдалось быстрое повышение численности коловраток, достигшее максимума 18-21 VIII. Преобладала *Synchaeta kitina*, численность которой была 18 VIII — 400, а 21 VIII — 418 экз./л. Сразу после шторма, продолжавшегося 23-го и часть дня 24 VIII, когда ветер достигал 10-14 м/сек., численность этого вида сократилась почти в 20 раз (вместо 418 экз./л — 24). Численность всех коловраток за 4 дня сократилась в 5 раз (с 916 до 180 экз./л).

Подобных краткосрочных перепадов численности отдельных популяций в связи с переменой безветренной погоды на штормовую на протяжении трех летних сезонов наблюдалось несколько. В такие ситуации особенно резко колебалась численность тонких фильтраторов — коловраток и инфузорий, однако в ряде случаев

очень резкие колебания численности наблюдались и у кладоцер. Характерным примером этого может служить колебание численности *Chydorus sphaericus* (рис.6).

Особым и очень мало изученным фактором колебаний численности планкtonных популяций являются инвазии паразитов. О значении этого фактора мы можем говорить вполне определенно лишь применительно к *Daphnia cuculata*, являющейся одним из основных видов зоопланктона оз. Кубенского, но с большими колебаниями численности. Летом 1972 г. наблюдалась массовая гибель этого вида, чему предшествовали следующие условия. Повышение численности дафний началось 17-18 VII по окончании очень знойного периода, во время которого (10-15 VII) температура воды повышалась до 26-28°. После штиля наблюдалось некоторое похолодание и температура понизилась 17 VII до 23°, а 19 и 20 VII - до 22°. После небольшого повышения температуры 21 VII до 22.5° в последней декаде месяца произошли еще два резких перепада ее: 22-23 VII произошло понижение температуры до 16.5°, затем она повысилась 24-25 VII до 20-21° и вновь понизилась 28-29 VII до 17.5°. Последние два понижения температуры сопровождались ветрами. Все это способствовало интенсивному перемешиванию воды и, очевидно, обогащению водной толщи биогенами. Поэтому, когда начался новый период устойчивой антициклональной погоды и температура воды повысилась до 20° и более (с 31 VII по 11 VIII), произошло бурное развитие фитопланктона. Уже 4 VIII отмечалось интенсивное „цветение воды“. Интенсивное развитие водорослей, а также, по-видимому, обогащение водной толщи (предшествующий период ветренной погоды) бактериальной микрофлорой дна и придонного слоя воды, при благоприятных термических условиях, способствовали весьма интенсивному размножению *Daphnia cuculata*. Численность ее 2 VIII достигла предельного за сезон уровня - 128 экз./л, но через 3 дня она понизилась до 100, а еще через день (7 VIII) - до 10-12 экз./л. В этот день наблюдалась массовая гибель дафний. У поверхности воды численность мертвых особей достигала 354 экз./л. Многие погибшие особи были поражены грибком и похоже, что непосредственной причиной гибели популяций была грибковая инвазия.

Массовая гибель некоторых ракообразных от грибковых паразитов в литературе отмечена для ряда водоемов, причем во всех случаях это наблюдалось летом при высокой температуре воды. По Валлину (Vallin, 1951) и нашим наблюдениям в 1952-1961 гг., в Балтийском море в годы с очень жарким летом не раз наблюдалась массовая гибель *Eurytemora* в результате поражения ее грибком из сапролегниевых - *Leptolegnia*. В Черном Море неоднократно наблюдалась массовая гибель ветвистоусого рака *Penilia* от грибка (Зелезинская, 1912). В Байкале грибковая эпизоотия наблюдалась у *Epischura*.

Во время гибели популяции *Daphnia cuculata* от грибковой инвазии в оз. Кубенском температура воды не была очень

высокой – 20–21°, но следует учесть, что этому предшествовала очень жаркая погода в июле, когда среднесуточная температура повышалась до 25–26° (вторая декада месяца).

### 1.5. Пространственное распределение зоопланктона и очаги сапробных зон

Хотя детальные исследования в этом направлении не велись, некоторые черты распределения вполне определились и могут представить общий интерес. Это, в частности, относится к распределению зоопланктона в пределах водной толщи.

Суточные серии вертикальных ловов планктона в летний сезон не выявили четких вертикальных миграций массовых популяций (как это наблюдается во всех более глубоких водоемах), однако и равномерного распределения популяций в толще воды не наблюдалось. Во многих случаях максимальная численность зоопланктона была у поверхности и в средней части водной толщи – на глубине 2±0.25 м. В условиях тихой погоды на этом горизонте почти всегда наблюдался максимум численности коловраток, а у дна – их минимум (табл. 1). Связь с факторами здесь не очень ясна. В распределении фитопланктона, по Н.С. Сенатской (Озеро Кубенское, ч. II, 1977), заметных изменений на данном горизонте не обнаруживается. На глубине 1.7–2 м располагался компенсационный пункт фотосинтеза, но это едва ли может влиять на распределение коловраток. Наиболее выражена специфика этого горизонта в системе течений. По данным А.Н. Охлопковой (Озеро Кубенское, ч. I, 1977) на глубине 2 м в оз. Кубенском наблюдается течение, направленное обратно по отношению к поверхностному (противотечение), со скоростью 3–15, в отдельных случаях – до 30–40 см/сек. Опускание планкточных организмов в некоторые часы суток в горизонт противотечений отмечалось в литературе, в частности по Рыбинскому водохранилищу (Бакастов и Литвинов, 1971). Явление это рассматривается как адаптация организмов к удержанию популяций в определенном месте водоема: в один период суток они перемещаются по-поверхностным течением в одном направлении, а в другой период в горизонте противотечения – в противоположном направлении. В этой связи закономерно, что наибольшая концентрация в промежуточном горизонте наблюдается у мелких планктеров (коловраток), обладающих очень слабым самостоятельным движением. Минимальную численность коловраток у дна (как днем, так и ночью) можно объяснить их повышенной чувствительностью к взвесям в воде, о чем была речь выше.

В распределении планкточных ракообразных отмечены максимумы как в промежуточном слое, так и у поверхности. Но у некоторых видов (чаще у босмин) в дневное время наблюдался максимум численности у дна. При исследовании микрозообентоса Т.Д. Слепухиной (гл. 3, наст. изд.) на некоторых станциях летом были отмечены повышенные концентрации циклопов в пелагене. Например,

Таблица 1

Вертикальное распределение ракообразных и коловраток (экз./л)  
21-22 июля 1972 г. на ст. 4

Горизонт, м	В 13 час.		В 18 час.		В 22 час.		В 10 час.	
	Crusta- cea	Rotato- ria	Crusta- cea	Rotato- ria	Crusta- cea	Rotato- ria	Crusta- cea	Rotato- ria
0-0.5	84	218	112	382	84	320	112	344
2-2.5	74	526	84	464	156	368	128	570
3.5-4	44	104	62	252	120	256	116	348

на ст. 1 5 VII 1973 г. их численность достигала 7712 экз./м<sup>2</sup> и 18 VII 1974 г. - 2740 экз./м<sup>2</sup>, на ст. 2 18 VII 1974 г. - 14 000 экз./м<sup>2</sup>.

Концентраций каких-либо популяций у самой поверхности воды, в зоне поверхностной пленки (с образованием нейстонных скоплений), которые в конце летнего сезона четко проявляются в глубоких озерах (Николаев, 1972), в оз. Кубенском не обнаружено.

В горизонтальном распределении выделяются две основные зоны: лимническая и зарослево-литоральная. По оценке И.М. Распопова (Озеро Кубенское, ч. II, 1977), зона зарослей в данном водоеме занимает 30% площади озера. Как и в других водоемах, зарослевому планктону свойствен довольно специфический и в целом наиболее разнообразный по видовому составу комплекс, отличающийся также и повышенной продуктивностью. В зарослевом эфопланктоне выделяются два основных комплекса видов: специфический, характерный только для данного биотопа, и неспецифический (лимнический), распространенный по всему озеру и более характерный для лимнического биотопа.

Для сугубо зарослевого комплекса, как и в других водоемах, характерно большое разнообразие клаудоцер и циклопид. Немало здесь и характерных представите-

лей микропланктона – коловраток и простейших, но видовое разнообразие последних не так резко выделяется по отношению к составу лимнического планктона, как у перечисленных групп ракообразных.

Интересно отметить, что при большем видовом разнообразии зарослевого зоопланктона относительно большую роль, по сравнению с лимническим планкtonом, в нем играют хищники. Особенно разнообразен здесь состав циклопид. Хотя нами детально зарослевый планктон не исследован, все же в этом биотопе в летний сезон обнаружено 9 видов циклопид, в то время как в открытом озере регулярно встречались лишь 4 вида. В зарослях Рыбинского водохранилища А.В. Монаковым (1968) в результате детального изучения фауны копепод выявлено 26 видов и разновидностей циклопов, причем некоторые из них были весьма многочисленны. Большое разнообразие видов хищного зоопланктона в зарослях и их повышенную продуктивность здесь, по-видимому, можно объяснить большей доступностью жертв в этом биотопе по сравнению с биотопом открытой воды.

В зарослевой зоне больше представлены и элементы прудового планктона (*Ceriodaphnia*, *Brachionus* и др.), которые почти в чистом виде встречались в небольших полуизолированных лагунах, особенно характерных в дельте р. Кубены.

Особым биотопом мелководной зоны являются участки, загрязненные бытовыми стоками и (или) древесиной. Такие участки наиболее характерны для предустьевой части р. Кубены. Так, у районного центра Устье-Кубенское (около пристани) пробы планктона неизменно отражали повышенную сапробность воды. Здесь очень многочисленны были, например, *Codonella cratera* (до 4200 экз./л), *Tintinnidium pusillum* (до 3380 экз./л). Очень высокая концентрация коловратки *Synchaeta stylata* наблюдалась ниже поселка Высоковская Запань, в местах с большим скоплением сплавного леса (табл. 2).

Концентрация зоопланктона, представленного здесь всего лишь 1-3 видами, была в 10-15 раз выше средней концентрации последнего в открытой части оз. Кубенского в соответствующие месяцы и в 3-5 раз выше максимальной для озера.

Горизонтальное распределение зоопланктона в целом (общей численности и биомассы) в пределах озера во всех съемках не было однородным, однако и четких закономерностей распределения не установлено. В некоторые съемки резко повышенная концентрация зоопланктона наблюдалась в самой средней части озера (ст. 6), как например в июле 1972 г., но в другие месяцы (август 1972 г.) здесь же концентрация была ниже средней (рис. 7).

Не отмечено закономерных различий в горизонтальном распределении (в пределах открытой части озера) и видовых популяций планктона. Исключение составляют велигеры *Dreissena*, встречавшиеся по всему озеру, но с наибольшей концентрацией в июле-августе в северной части. Очевидно, это объяс-

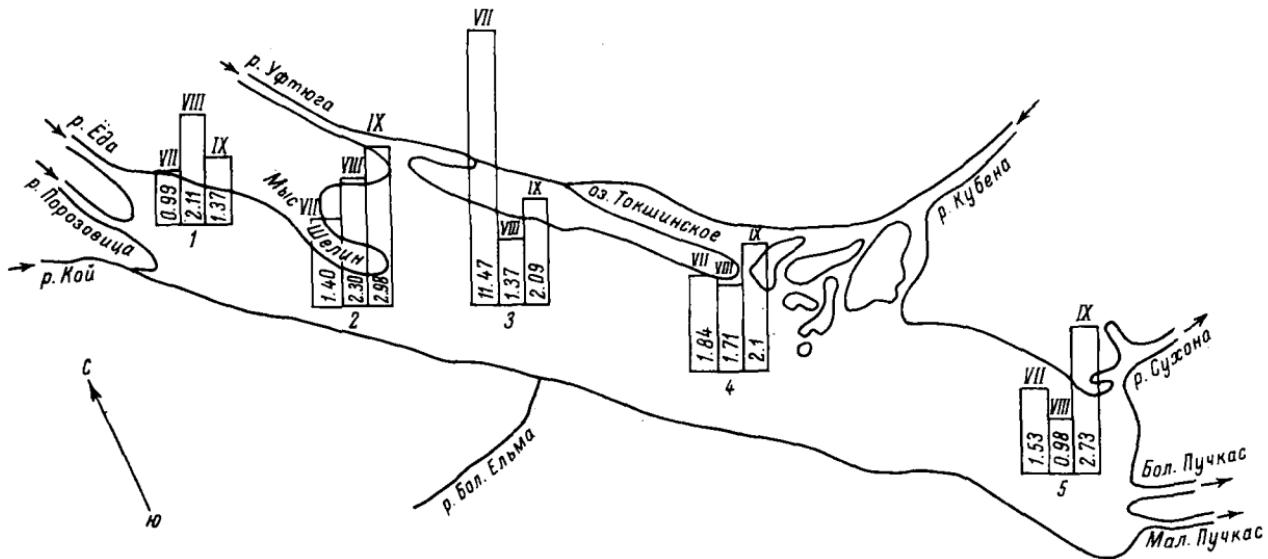


Рис. 7. Распределение биомассы зоопланктона по данным ежемесячных съемок в 1972 г., на основных станциях озера.

Т а б л и ц а 2

Численность (экз./л) массовых инфузорий и коловраток  
в верхнем слое (0-40 см) двух сапробных зон  
в низовье р. Кубены

Число месяца	Место взятия пробы	Codonella cratera	Tintinnidium pusillum	Synchaeta stylata
1973 г.				
24	У пос. Устье-Кубенское	1600	180	1110
25	Там же	3600	3380	760
26	--	4200	520	150
1974 г.				
28	У пос. Высоковская	-	-	3010
29	Запань	-	-	3400
	Там же	-	-	

няется тем, что *Dreissena* проникла в данный водоем недавно и не вполне адаптировалась за пределами своего плацдарма в районе устья р. Порозовицы.

### 1.6. Сравнительно-лимнологическая характеристика зоопланктона оз. Кубенского

Наши исследования зоопланктона оз. Кубенского нельзя признать достаточно детальными, и лишь по некоторым показателям их результаты можно уверенно сравнивать с соответствующими данными по другим водоемам. Впрочем, ограничения сопоставлений не в меньшей мере определяются пробелами знаний об этом сообществе и по другим озерам и водохранилищам центра и Северо-Запада СССР. Имеется немало публикаций, в которых хорошо освещается какой-либо отдельный вопрос состава, распределения или продуктивности зоопланктона конкретного водоема, но нет среди них таких, в которых все основные свойства этого сообщества и составляющих его массовых популяций были бы рассмотрены с равнозначной компетентностью. Например, А.П. Щербаковым (1967) для озера Глубокого (Московской обл.) дана довольно целостная характеристика состава и экологии массовых видов зоопланктона и продуктивность всего сообщества, но в очень кратком виде, причем микропланктон (в том числе мелкие коловратки) был исследован явно слабее остального состава. В работах П.Г. Петровича (1968 и др.), Г.Г. Винберга и др. (1971) даны состав, количественная характеристика (по массовым видам) за многие годы и рассчитана продуктив-

ность сообщества нескольких озер Белоруссии, но в них нет сведений о простейших и недостаточно освещен литоральный планктон. Примерно то же можно сказать об исследованиях И.Н. Андрониковой (1971) по зоопланктону оз. Красного на Карельском перешейке.

М.И. Сахаровой (1973) очень обстоятельно изучены сезонные миграции циклопид в Учинском водохранилище. С.И. Мажейкайте (1972, 1975) детально исследовала протозойный планктон Онежского озера. Можно было бы привести еще ряд работ, в которых обстоятельно освещены отдельные вопросы экологии или продуктивности зоопланктона конкретного водоема.

В отношении состава, экологии отдельных популяций, распределения, динамики численности и общей продуктивности сообщества зоопланктона наиболее изученным в настоящее время водоемом на Северо-Западе СССР можно считать Рыбинское водохранилище, собранные данные о зоопланктоне которого приведены в работе А.В. Монакова (1972). Учитывая это, а также значительное лимнологическое сходство и географическую близость оз. Кубенского и Рыбинского водохранилища, сопоставим некоторые результаты наших исследований с данными о зоопланктоне последнего.

Видовой состав основного лимнического биотопа обоих водоемов очень сходен. Ракообразные по составу несколько разнообразнее в Рыбинском водохранилище, в частности за счет двух видов — *Eurytemora* (*E. velox* и *E. lacustris*), которые в оз. Кубенском не обнаружены. Не встречен здесь и *Holopedium gibberum*, имеющийся в планктоне Рыбинского водохранилища. Состав кладоцер почти идентичен, но количественное соотношение популяций различно: в Кубенском преобладают *Daphnia cuculata*, а в Рыбинском — *D. longispina*.

Большие различия обнаруживаются в видовом составе литорального планктона, но это, по-видимому, следует отнести за счет разной степени изученности данного биотопа. Например, в основном, за счет лучшей изученности литорали А.В. Монаковым (1968) только среди циклопид выявлен в Рыбинском водохранилище 21 вид, в то время как в оз. Кубенском обнаружено (пока) лишь 10 видов, но все они общие и для Рыбинского водохранилища.

Состав микропланктона — простейших и мелких коловраток — при общем большом сходстве массовых видов более разнообразен в оз. Кубенском. В последнем эта фракция зоопланктона изучалась детальнее.

Сказались и методические различия в сборе и обработке проб. Например, по коловраткам Рыбинского водохранилища опубликовано несколько работ, но все они основаны на материалах сетного планктона. Поэтому не удивительно, что в сводном списке видов этого водоема отсутствуют весьма обычные в оз. Кубенском представители семейства *Gastropidae* (*Gastropus*, *Postclausa*, *Ascomorpha*), а также *Anureopsis fissa*, *Tylotrocha monopus* и ряд других мелких коловраток. Все эти виды в сетных пробах встречаются очень редко, и только применение микро-

фильтров и определение организмов в живом виде позволило нам установить широкую распространенность их в водах не только оз. Кубенского, но и всех других водоемов, планктон которых нами изучался в последние годы (Онежское, Ладожское и Белое озера).

Немало специальных исследований экологии и распределения отдельных популяций и групп зоопланктона выполнено на Рыбинском водохранилище, которые на оз. Кубенском еще предстоит сделать. Это прежде всего относится к исследованиям пищевых взаимоотношений планктонных ракообразных. На этом водоеме более детально выявлена и краткосрочная динамика численности популяций и таксономических групп в зависимости от ветрового перемешивания воды. Но в Рыбинском водохранилище недостаточно изучен состав простейших. В работе Э.Д. Мордухай-Болтовской (1965) приведено лишь 24 вида, причем все они нами встречены и в оз. Кубенском. Вероятно, и все: другие 36 видов, найденные в планктоне оз. Кубенского, будут обнаружены в Рыбинском водохранилище.

Следовательно, при сопоставлении видового состава зоопланктона оз. Кубенского и Рыбинского водохранилища можно сделать три общих вывода:

1) разная степень изученности не позволяет сопоставить общий видовой состав ни по одному из биотопов;

2) в более сопоставимом по степени изученности лимническом комплексе ракообразных обнаруживается очень большое сходство состава – руководящие виды идентичны. Различия несущественны, но вполне отражают лимнологическую специфику сравниваемых водоемов; в планктоне Рыбинского водохранилища представлены, а в оз. Кубенском отсутствуют некоторые виды, характерные для крупных и более глубоких водоемов, – это *Eurytemora lacustris*, *E. velox*, а также *Holopedium gibberum*.

3) при идентичности основного состава лимнических ракообразных наблюдаются разные количественные соотношения отдельных видов: например, в таксоцене *Cladocera* в оз. Кубенском преобладают *Daphnia cuculata*, а в Рыбинском водохранилище – *D. longispina*.

Разная степень изученности ограничивает сопоставление зоопланктона и по экологии сообщества. Самые общие черты экологии и распределения, конечно, в обоих водоемах сходны, степень же сходства и различий в деталях в настоящее время можно отмечать лишь с осторожностью. Представляется достаточно правдоподобным указать на следующее.

1. В оз. Кубенском литоральный планктон отграничен от лимнического не так четко, как в Рыбинском водохранилище, что вполне объяснимо значительно большей относительной протяженностью литорали в первом водоеме (только площадь биотопа зарослей в оз. Кубенском занимает 30%, против около 1% в Рыбинском водохранилище).

2. Локализация в центре водоема весеннего комплекса зоопланктона более четко выражена в Рыбинском водохранилище.

3. Экологические комплексы по отношению к температуре воды (холодноводный, тепловодный и эвритеческий) в планктоне Рыбинского водохранилища более контрастно выражены в таксоцене ракообразных, а в оз. Кубенском – в таксоценах коловраток и инфузорий.

По уровню продуктивности зоопланктона оз. Кубенского, как будет показано далее, мало отличается от такового Рыбинского водохранилища.

### 1.7. Продуктивность зоопланктона оз. Кубенского

Продуктивность оз. Кубенского рассчитана по материалам за май–сентябрь 1973 г. и май–сентябрь (с пропуском в июле) 1974 г. Биомасса основных видов определена по индивидуальным весам соответствующих популяций данного водоема. Продукция рассчитана физиологическим методом (Винберг, 1966, 1968).<sup>5</sup> Полученные результаты представлены в таблицах 3 и 4. Представляет интерес сопоставить продуктивность зоопланктона оз. Кубенского с таковой других водоемов Северо-Запада европейской части СССР, в том числе евтрофных озер Дривяты (Винберг, 1970), Ильмень (Степанова, 1971, 1974) и мезотрофного оз. Красного (Андроникова и др., 1973), а также Рыбинского водохранилища (Владимирова, 1974). В табл. 5 соответствующие данные приведены в величинах килокалорий (ккал) на единицу поверхности озера за вегетационный период. Последний для всех сравниваемых водоемов принят за 6 месяцев – с мая по октябрь. Хотя по оз. Кубенскому показатели за вегетационный сезон получены путем некоторой интерполяции (не было исследований в октябре 1973 г., в августе и октябре 1974 г.), но зато по этому водоему выполнены двухлетние наблюдения в месяцы наиболее интенсивного продукционного процесса, что существенно повышает достоверность средних показателей продуктивности за вегетационный период в целом.

Представляется несколько неожиданным, что продукция мирного (растительноядного) зоопланктона оз. Кубенского за вегетационный сезон, равная 51 ккал. на 1 м<sup>2</sup>, оказалась значительно ниже таковой не только евтрофного оз. Дривяты (151 ккал.), но и мезотрофного оз. Красного (98 ккал.). Тем более удивляет столь же низкая продукция явно евтрофного оз. Ильмень (36 ккал.). Существенны различия также в отношениях продуктивности хищного зоопланктона к таковой мирного. Соответствующие величины располагаются в таком порядке: оз. Ильмень – 1:2; литораль оз. Красного – 1:3.6; оз. Дривяты – 1:4; оз. Кубенское – 1:6.4; оз. Красное (пелагиаль) – 1:7.3. Различия последнего ряда показателей представляются вполне закономерными, если учесть те

<sup>5</sup> Автор приносит благодарность И.Н. Андрониковой за ценные консультации и помошь при расчете продукции.

Таблица 3

Численность ( $N$ , тыс. экз./м<sup>2</sup>), биомасса ( $B$ , г/м<sup>2</sup>) и продукция ( $P$ ,

Вид	Май			Июнь		
	N	B	P	N	B	P
	Rotato					
<i>Asplanchna priodonta</i>	18,8	0,376	347,6	4,4	0,088	192,5
<i>Keratella quadrata</i> ...	9,6	0,004	68,2	-	-	-
<i>R. cochlearis</i> .....	112,4	0,028	286,0	62,8	0,016	152,0
<i>Kellicottia longispina</i>	96,4	0,024	153,2	62,0	0,016	151,2
<i>Polyarthra</i> sp. .....	74,8	0,024	144,7	24,8	0,008	72,6
Итого .....	312,0	0,456	999,7	154,0	0,128	568,6
	Cladoc					
<i>Limnosida frontosa</i> ...	-	-	-	0,8	0,094	187,5
<i>Diaphanosoma bra-</i> <i>chyrum</i> .....	2,4	0,050	54,0	0,4	0,008	13,6
<i>Daphnia cristata</i> .....	0,8	0,030	49,8	0,8	0,030	75,7
<i>D. cuculata</i> .....	10,4	0,843	1189,0	25,6	2,074	4447,0
<i>Bosmina coregoni</i> .....	79,2	1,346	2591,0	51,6	0,877	2564,0
<i>Chydorus sphaericus</i>	5,2	0,036	115,4	6,8	0,048	229,0
<i>Leptodora kindti</i> .....	-	-	-	1,0	0,670	944,8
Итого .....	98,0	2,304	3999,0	87,2	3,801	8256,0
	Cope					
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	-	-	-	0,01	0,008	47,6
<i>Eudiaptomus</i> sp. (copepodиты) .....	1,6	0,048	54,0	2,4	0,072	128,0
<i>Heterocope appendi-</i> <i>culata</i> .....	4,4	0,720	514,3	2,0	0,328	355,2
<i>Cyclops vicinus</i> (copepodиты) .....	-	-	-	-	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	3,6	0,060	181,6	2,4	0,040	311,0
<i>M. oithonoides</i> .....	6,8	0,056	296,0	3,2	0,024	209,0
<i>M. sp.</i> (copepodиты старш.)	19,2	0,134	376,4	24,4	0,172	727,0
<i>M. sp.</i> (copepodиты младш.)	47,2	0,328	925,4	17,4	0,124	518,3
<i>Nauplii</i> .....	108,8	0,544	1638,0	84,0	0,420	1921,0
Итого .....	191,0	1,890	3985,0	136,0	1,188	4217,0
Рацион хищников .....						
Численность общая ( $N$ ) ...	601,8		5586	377		12453
Биомасса общая ( $B$ ) .....		4,650			5,107	
Продукция мирных популя- ций ( $P_M$ ) .....			7970			10567
Продукция хищных популя- ций ( $P_X$ ) .....			1013			2476
Продукция чистая ( $P$ ) .....			3397			476
$P_M / P_X$ .....			7,9			4,7

кал./м<sup>2</sup> мес.) зоопланктона оз. Кубенского на ст. 4 в мае-сентябре 1973 г.

Июль			Август			Сентябрь		
N	B	P	N	B	P	N	B	P
ria								
8,0	0,160	370,0	0,88	0,014	38,4	0,88	0,014	25,0
-	-	-	-	-	-	0,88	0,01	2,2
2,1	0,001	6,0	-	-	-	-	-	-
2,7	0,001	7,8	0,88	0,001	2,1	-	-	-
9,9	0,003	34,5	0,88	0,001	2,4	-	-	-
22,7	0,165	418,3	2,64	0,014	42,9	1,76	0,014	27,2
era								
3,0	0,354	865,2	-	-	-	7,1	0,838	1095,5
5,1	0,107	216,0	2,2	0,260	515,8	8,0	0,168	181,5
2,1	0,080	244,6	14,2	0,540	1344,7	-	-	-
23,4	1,895	5000,0	6,5	0,526	1129,0	9,7	0,786	1109,0
7,9	0,134	483,0	3,1	0,053	154,0	24,8	0,422	811,0
66,0	0,462	2741,0	24,8	0,174	837,0	19,5	0,136	438,0
0,90	0,600	1044,0	0,6	0,469	661,3	0,4	0,290	392,0
108,4	3,632	10593,8	51,5	2,022	4641,8	69,1	2,350	3899,0
poda								
0,66	0,045	165,0	2,65	0,186	117,0	3,5	0,248	49,9
4,2	0,126	276,0	0,85	0,025	45,0	2,6	0,080	91,5
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	0,88	0,098	97,0	2,6	0,295	92,0
1,75	0,032	182,0	1,8	0,031	13,0	20,3	0,347	92,0
1,8	0,015	112,0	0,9	0,007	36,7	-	-	-
15,9	0,111	583,0	1,7	0,012	50,5	16,6	0,116	325,4
7,8	0,054	286,0	7,6	0,053	226,3	14,4	0,101	282,3
10,8	0,054	304,0	6,2	0,031	142,0	14,1	0,071	212,0
41,9	0,417	1908,0	22,58	0,443	727,5	74,9	1,258	1145,0
		9572			3975			4460
169	4,14		77,2		146,0		4,132	
		10920			4681			4430
		2000			872			829
		4348			1581			789
		5,0			5,4			5,3
								M= 5,6

Таблица 4

Численность ( $N$  - тыс. экз./ $m^2$ ), биомасса ( $B$ ,  $g/m^2$ ) и продукция ( $P$ , кал./ $m^2$ ·мес.) зоопланктона оз. Кубенского на ст. 4 в мае-сентябре 1974 г.

Виды	Май			Июнь			Июль			Сентябрь		
	N	B	P	N	B	P	N	B	P	N	B	P
<b>Rotatoria</b>												
<i>Asplanchna prio-donta</i> .....	7.9	0,190	237.0	7.0	0,140	197.0	1.8	0,036	62.0	5.4	0,108	186
<i>Keratella quadrata</i>	9.6	0,004	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>K. cochlearis</i> .....	2.4	0,001	3.8	1.0	0,0005	1.4	-	-	-	2.0	0,001	3.4
<i>Kellicottia longis-pina</i> .....	96.4	0,024	153.4	7.8	0,002	18.0	0.7	0,001	2.0	-	-	-
<i>Polyarthra</i> sp. .....	7.3	0,002	14.0	8.0	0,003	16.0	4.0	0,010	8.0	6.2	0,002	13.0
Итого .....	123.4	0,221	880.6	23.3	0,145	232.4	6.5	0,47	72.0	13.6	0,112	2024.4
<b>Cladocera</b>												
<i>Limnoida frontosa</i>	0.52	0,061	80.2	-	-	-	6.4	0,755	1846.0	3.5	0,413	540.0
<i>Diaphanosoma bra-chyurum</i> .....	-	-	-	-	-	-	1.1	0,023	46.0	14.7	0,309	333.0
<i>Daphnia cristata</i> ....	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.5	0,095	156.0
<i>D. cuculata</i> .....	0.4	0,032	46.0	9.6	0,778	1667.0	72.0	5,832	15386.0	39.0	3,159	4459.0
<i>Bosmina coregoni</i> ..	5.3	0,090	173.0	28.5	0,484	1416.0	30.1	0,512	1840.0	12.3	0,209	402.3
<i>Chydorus sphaericus</i> .....	0.2	0,001	4.3	3.2	0,022	107.3	13.1	0,092	544.0	9.7	0,068	215.4
<i>Leptodora kindtii</i> ....	0.016	0,011	9.9	0.525	0,352	496.0	1.05	0,704	922.0	0.5	0,350	490.0
Итого .....	6.43	0,195	313.4	41.8	1.636	3686.3	122.7	7.214	20654.0	81.7	4,253	6595.4

Copepoda

<i>Mesocyclops leuckarti</i> .....	0.6	0.012	30.2	0.4	0.008	46.8	9.6	0.164	532.0	15.9	0.270	150.0
<i>M. oithonoides</i> .....	-	-	-	4.0	0.032	260.0	8.1	0.064	504.0	3.5	0.028	17.5
<i>M. sp.</i> (copepodites старш.) .....	-	-	-	-	-	-	100.0	0.750	3600.0	28.2	0.197	553.0
<i>M. sp.</i> (copepodites младш.) .....	18.4	0.132	361.0	19.5	0.640	2725.0	93.0	1.650	3469.0	28.2	0.197	553.0
<i>Cyclops vicinus</i> ....	0.3	0.011	39.0	4.4	0.167	487.0	0.2	0.009	27.2	-	-	-
<i>Eudiaetomus gracilis</i> .....	0.2	0.014	20.0	0.4	0.028	153.0	2.2	0.152	550.0	6.2	0.434	98.0
<i>E. sp.</i> (copepodites) ...	0.94	0.028	33.0	1.4	0.042	75.0	1.4	0.042	92.0	2.7	0.081	95.1
<i>Heterocope appendiculata</i> .....	-	-	-	0.6	0.260	130.0	1.12	0.416	244.0	-	-	-
Nauplii .....	7.5	0.036	113.0	141.0	0.685	322.0	28.6	0.143	804.2	34.0	0.168	506.0
Итого .....	27.94	0.233	579.2	171.1	1.602	4073.8	244.22	2.34	9822.4	118.7	1.375	1972.6
Рацион хищников .....												
Численность общая ( <i>N</i> )	158.0		1455			15613			23069			5592
Биомасса общая ( <i>B</i> ) ...		0.8		236.2			373.42			8.77		
Продукция мирных популяций ( <i>P<sub>M</sub></i> ) .....			1026		3.38			10.3			6.02	
Продукция хищных популяций ( <i>P<sub>X</sub></i> ) .....						7381			26377			7660
Продукция чистая ( <i>P</i> )			316			1129			4161			1120
<i>P<sub>M</sub></i> / <i>P<sub>X</sub></i>			113			2897			7469			3188
			4.0			6.5			6.4			6.9

Таблица 5

Продуктивность трофических групп зоопланктона (в ккал./м<sup>2</sup>, за вегетационный период) оз. Кубенского и других водоемов Северо-Запада СССР

Водоем	Био- масса, г/м <sup>2</sup>	Продуктивность		$P_M/P_X$	Источник
		мирных ( $P_M$ )	хищных ( $P_X$ )		
Оз. Кубенское	4.5	51*	8.2	6.4	Собственные данные
Оз. Красное: литораль	4.3	26	7.3	3.6	Андроникова, и др., 1973
профундаль	11.1	165	23.4	7.0	
Оз. Дривяты	10	120	31	4.0	Винберг, 1970
Оз. Нарочь	4.6	55.4	19.5	2.8	Винберг и др., 1971
Оз. Мястро	10.1	116.7	44.6	2.6	Там же
Оз. Баторин	10	138	53.8	2.6	— " —
Оз. Ильмень	—	36	18	1.2	Степанова, 1971, 1974
Рыбинское вдхр.	—	66	8.7	7.5	Владимирова, 1974

лимнологические особенности сравниваемых водоемов (и отдельных зон в одном из них), которые имеют отношение к важнейшему условию продуктивности хищной популяции – доступности жертвы для нее. Доступность эта определяется в основном плотностью популяций жертвы. По-видимому, имеет значение также и глубина водоема (зоны), определяющая границы вертикальных миграций и временных рассредоточений популяций.

В высокопродуктивном и мелководном оз. Ильмень продукция мирного зоопланктона оказалась меньше рациона обитающего там хищного зоопланктона и последний (рацион хищников), очевидно, восполняется растительной и бактериальной пищей. Следовательно, в производственном плане зоопланктон в данной экосистеме в основном работает „сам на себя“. Доступной для следующего трофического уровня – для рыб – продукция зоопланктона остается очень мало – это в основном продукция хищных популяций. Подобная ситуация в

\* Рассчитано как среднее за 2 года при допущении, что показатели в августе 1974 г. соответствовали таковым за август 1973 г., а в октябре обоих лет были меньше сентябрьских на 20%.

не менее напряженной форме должна существовать и в мелководных зонах озер, особенно в зарослевой лitorали.

Высокая удельная продуктивность хищного зоопланктона в мелководных озерах и в лitorали глубоководных озер хорошо согласуется и с эколого-эволюционным процессом соответствующих экосистем в направлении видового разнообразия хищников. Факт повышенного видового разнообразия хищного зоопланктона в мелководных озерах и в лitorали глубоководных водоемов в гидробиологии давно установлен и мы ссылаемся лишь на мнение В.М. Рылова о распределении хищных циклопов: „наиболее богато представлены Cyclopidae в мелких, богатых водной растительностью водоемах” (Рылов, 1948, с. 88) и далее: „в озерах огромное большинство видов Cyclopidae свойственно лitorали и отчасти сублиторали, и только очень немногие виды проникают в профундаль” (там же, с. 90). В отношении же распределения каланоида, представленных в основном мирными популяциями, тот же автор пишет об исключительном преобладании их в пелагической зоне больших озер (Рылов, 1930).

Большое потребление мирных популяций хищниками давно установлено не только в пелагических, но и в донных сообществах. По Ф.Д. Мордухай-Болтовскому (1965), хищные беспозвоночные в некоторых биотопах потребляют мирных беспозвоночных бентоса в несколько раз больше, чем их потребляют рыбы. Следовательно, в оценке продуктивности сообществ водных беспозвоночных и кормовой базы для рыб в соответствующих водоемах показатели продуктивности хищных беспозвоночных приобретают первостепенное значение.

## Л и т е р а т у р а

- Андроникова И.Н., Драбкова Н.Г., Кузьменко К.Н. и др. Продукция основных сообществ оз. Красного и его биотический баланс. – В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 5-19.
- Бакастов С.С., Литвинов А.С. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона. – Тр. ИБВВ, 1971, вып. 22 (25), с. 217-223.
- Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. – Успехи современной биологии, т. 61, вып. 2, 1966, с. 274-293.
- Винберг Г.Г., Бабицкий В.А., Гаврилов С.И., и др. Биологическая продуктивность озер разного типа. – В кн.: Биологическая продуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 5-33.
- Винберг Г.Г. Общие особенности экологической системы оз. Дривяты. – В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного

- озера. Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 1970, т. 15, с. 185-195.
- Владимирова Т.М. Продукция зоопланктона Рыбинского водохранилища. - Тр. ИБВВ, 1974, вып. 25 (28), с. 37-42.
- Горлачев В.П. Сезонная структура и межгодовые изменения зоопланктона некоторых Иваново-Арахлейских озер. - Зап. Байкальск. фил. ВГО, 1972, вып. 80, с. 63-96.
- Деньгина Р.С., Соколова М.Ф. О видовом составе зоопланктона Ладожского озера. - В кн.: Биологические ресурсы Ладожского озера. Л., 1968, с. 117-130.
- Зеленинская Л.М. К изучению грибковых инфекций морских *Penilia*. - Гидробиол. журн., 1972, т. VIII, № 4, с. 85-87.
- Кутикова Л.А. Возможность использования коловраток в биологической оценке воды. - Тр. ЗИН, 1968, т. 45, с. 193-201.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970, 742 с.
- Мажекайте С.И. Планктонные простейшие Онежского озера. - В кн.: Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972, с. 40-125.
- Мажекайте С.И. Микроzoопланктон лitorали Онежского озера. - В кн.: Лitorальная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 160-169.
- Манурова Е.Ф. Об условиях массового развития ветвистоусых раков. - Тр. биол. ст. "Борок", 1956, вып. 2, с. 89-107.
- Методы определения продукции водных животных. Под ред. Г.Г. Винберга. Минск, 1968, 243 с.
- Монаков А.В. Fauna циклопид прибрежной части Рыбинского водохранилища. - Тр. ИБВВ, 1968, вып. 17 (20), с. 33-40.
- Монаков А.В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища. - В кн.: Рыбинское водохранилище. Л., 1972, с. 176-193.
- Монаков А.В., Семенова Л.М. Горизонтальное распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище по данным синхронных съемок. - Тр. ИБВВ, 1966, вып. 12 (15), с. 56-68.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища. - Тр. ИБВВ, 1965, вып. 8 (11), с. 3-11.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. О распространении в бассейне Волги *Paramysis ullskyi* Czern. (Crustacea, Mysidacea). Бюлл. Ин-та биологии водохр., № 6, 1960, с. 14-17.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Итоги работ по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных. - Тр. ИБВВ, 1965, вып. 9 (12), с. 48-78.
- Николаев И.И. Некоторые черты климатической детерминации биологических процессов в водоемах Северо-Запада

- Европы. – В кн.: Гидробиологические и ихтиологические исследования внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1968, с. 24–30.
- Николаев И.И. Очерк структуры и формирования годового лимнологического цикла водоемов умеренной зоны. – В кн.: „Озера Карельского перешейка. Л., 1971, с. 5–34.
- Николаев И.И. Нейстон Онежского и Ладожского озер. – В кн.: Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972, с. 262–269.
- Николаев И.И. Сезонные изменения в сообществах беспозвоночных лitorальной и лимнической зон Онежского озера в связи с горизонтальными миграциями массовых популяций. – В кн.: Лitorальная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 211–219.
- Николаев И.И. Озеро как экологическая система. – В кн.: Гидрология озер и водохранилищ. Ч. I. М., 1975, с. 73–87.
- Озеро Кубенское. Ч. I. Л., 1977. 308 с.
- Озеро Кубенское. Ч. II. Л., 1977. 220 с.
- Петрович П.Г. Биомасса и продукция зоопланктона разнотипных озер Нарочь, Мястро и Баторин по многолетним наблюдениям. – В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968, с. 173–184.
- Рылов В.М. Пресноводные Calanoida СССР. – В кн.: Определитель организмов пресных вод СССР, вып. 1. Л., 1930, 288 с.
- Рылов В.М. Cyclopoidae пресных вод. – В кн.: Fauna СССР. Т. 3. Ракообразные. Вып. 3. М.–Л., 1948, 319 с.
- Сахарова М.И. Донная фаза в жизненных циклах массовых видов пелагических циклопов Учинского водохранилища. – В кн.: Комплексное исследование водохранилищ. М., 1973, с. 122–130.
- Скориков А.С. Зоологические исследования ладожской воды как питьевой. СПб., 1910. 123 с.
- Степанова Л.А. Продукция массовых форм планктонных ракообразных оз. Ильмень. – Гидробиол. журн., 1971, т. 8, вып. 6, с. 19–30.
- Степанова Л.А. Зоопланктон оз. Ильмень и его продукция (по данным за 1968–1970 гг.). – Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 86, с. 41–45.
- Титенков И.С. Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 111–140.
- Трифонова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер центральной части Карельского перешейка. Автореф. канд. дис. Л., 1975, 20 с.
- Федорова Л.С. Сезонные и годовые колебания биомассы зоопланктона в озерах Алтайского края. – В кн.: Водоемы Сибири и перспективы их использования. Томск, 1971, с. 170–171.

- Чиркова З.Н., Мордухай-Болтовской Ф.Д. О микробентосе озер Белое, Кубенское и системы Северо-Двинского канала. - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 63-81.
- Шербаков А.П. Озеро Глубокое. М., 1967. 379 с.
- Шубаев Л.П. Опыт географической классификации озер. - Учен. зап. Лен. Гос. пед. ин-та им. Герцена, 1966, т. 289, с. 36-45.
- Эрман Л.А. Об использовании трофических ресурсов водоемов планктонными коловратками. - Бюлл. МОИП, 1962, т. 67, вып. 4, с. 32-37.
- Gliwicz Z.M. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with various trophic characteristics. - Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol., 1969, 17 (3), p. 159-165.
- Gliwicz Z.M. a Biessadka, E. Pelagic Water Mites (Hydracarina) and their Effect on the Plankton Community in a Neotropical Man-Made Lake. - Arch. Hydrobiol. 76, H. 1. 1975.
- Gossler O. Funktionsanalysen am Räderorgan von Rotatorien durch optische Verlangsamung. - Öst. Zool., 1950, 7, 2, S. 568-584.
- Naumann E. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplankton. II (Copepoden und Rotatorien). - Lunds Univ. Arsskr. (N. F.), 1923, 19, S. 3-17.
- Pejler B. Regional-ecological studies of Swedish freshwater zooplankton. - Zool. Bidr. Fr. Uppsala, 1965, Bd. 36/4, p. 407-515.
- Segersströle S. On the immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory. - Sic. Sci. Fennica, Commentat. Biol., 1957, vol. 16, 117 p.
- Vaillain Sten. Plankton mortality in the Northern Baltic caused by a parasitic water mould. - Rep. Jnst. Freshwaters Res. Drottningsholm. 1951, 32, p. 139-148.
- Zimmermann C. Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees, mit spezieller Berücksichtigung der Brachioniden und der Ernährungsfrage. - Schweiz. Zeitschr. für Hydrologie; 1974, 36, 2, S. 205-300.

## Г л а в а 2.

### О МАКРОЗООПЛАНКТОНЕ ОЗ. КУБЕНСКОГО В АВГУСТЕ 1973 И 1974 ГГ.<sup>1</sup>

Пробы зоопланктона оз. Кубенского были собраны 10-11 августа 1973 г. и 10-13 августа 1974 г., в 1973 г. на озере проделано 6 станций, в 1974 г. - 13 и одна суточная. Материал собирался планктобатометром „Борок“ объемом 10 л, лов производился у дна, у поверхности и на глубинах около 1 м; 50 л воды процеживалось через сеть Джеди. На каждой станции отбирались качественные пробы, в которых определялся видовой состав зоопланктона, а также размерная и возрастная структура популяций отдельных видов. На суточной станции изучались особенности вертикальных суточных миграций *Bythotrephes* в мелководном водоеме. На каждой станции производился лов этого вида большой сетью Джеди (диаметром 80 см) для более точного определения его численности. Всего собрано и обработано около 100 проб.

Для определения биомассы и численности животных обработка проб в лабораторных условиях производилась по общепринятой методике.

Летний зоопланктон озера представлен главным образом ракообразными, среди которых значительно преобладают ветвистоусые. В августе 1973 и 1974 гг. обнаружено: *Cladocera* - 14 видов, *Copepoda* - 6 видов, *Rotatoria* - 7 видов. По всему озеру средняя численность этих групп составляла: *Rotatoria* - 6.2 тыс. экз./м<sup>3</sup>; *Copepoda* - 9.1 тыс. экз./м<sup>3</sup>; *Cladocera* - 37.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Кроме того, в планктоне озера присутствуют водяные клещи - *Halacaridae* и велигеры дрейссены.

Средняя численность *Halacaridae* по озеру составляла около 72 тыс. экз./м<sup>3</sup>, достигая на отдельных станциях 335 тыс. экз./м<sup>3</sup> (в районе острова Спас Каменный). Личинки дрейссены встречались по всему озеру, составляя около 2 тыс. экз./м<sup>3</sup>, но наибольшее количество велигеров обнаружено в северо-западных районах озера.

Пелагический зоопланктон в августе отличался относительной бедностью видового состава и значительным развитием отдельных видов *Cladocera*. Массовыми видами среди них были *Diaphana*

<sup>1</sup> Глава написана И.К. Ривьер (Институт биологии внутренних вод АН СССР).

Таблица 6

Численность и биомасса массовых видов ракообразных  
в августе 1973 и 1974 гг.

Вид	1973 г.		1974 г.	
	численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	биомасса, г/м <sup>3</sup>	численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	биомасса, г/м <sup>3</sup>
<i>Daphnia cucullata</i>	10.5	0.34	2.5	0.08
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.5	0.02	13.8	0.21
<i>Chydorus sphaericus</i>	7.25	0.07	13.4	0.18
<i>Diaptomus graciloides</i>	0.1	0.01	2.2	0.21
<i>Bosmina coregoni gibbera</i>	1.7	0.02	3.1	0.04

*nosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni gibbera*, *Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*, среди веслоногих – *Diaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*. Значительной численности достигали в озере крупные ветвистоусые *Bythotrephes* и *Leptodora*. Средняя численность первого вида по озеру составляла 7 экз./м<sup>3</sup>, лептодоры – 207 экз./м<sup>3</sup>. Отдельные районы озера значительно различались по количеству этих хищных ветвистоусых: наибольшая численность их обнаружена в наиболее широком районе озера, 2

В большом количестве встречались по всему озеру раковинные амебы – *Diflugia*.

Благодаря небольшим глубинам озера, особенно при волнении, в планктоне в массе присутствовали раковины *Cladocera*, главным образом *Bosmina* и *Daphnia* из донных отложений.

Состав зоопланктона 1973 г. отличался от 1974 г. по доминирующими видам (табл. 6). Если в 1973 г. самым массовым видом, дающим наибольшую биомассу, была *Daphnia cucullata*, то в 1974 г. наибольшая численность и биомасса наблюдались у *Diaphanosoma brachyurum*.

Отдельные участки озера в период исследований различались как по составу организмов, так и по их численности. Можно вы-

<sup>2</sup> Материалы по битотрефу собраны и обработаны С.С. Зозулей.

Таблица 7

Количественные показатели зоопланктона оз. Кубенского в августе 1973 и 1974 гг.

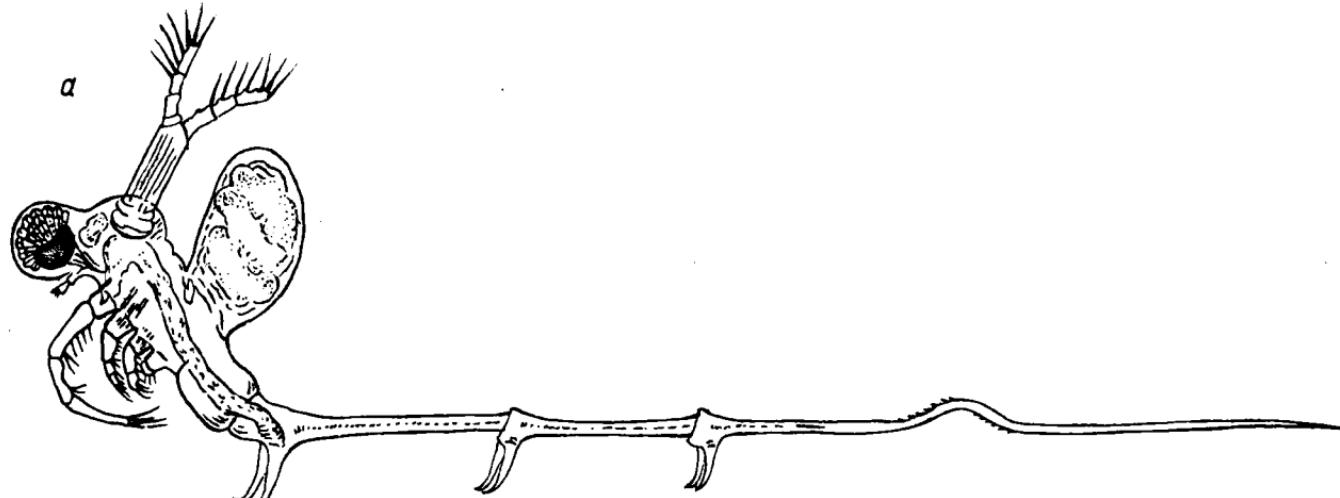
Район озера	1973 г.		1974 г.		Среднее	
	численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	биомасса, г/м <sup>3</sup>	численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	биомасса, г/м <sup>3</sup>	численность, тыс. экз./м <sup>3</sup>	биомасса, г/м <sup>3</sup>
Прилегающий к устью р. Порозовицы	-	-	38.9	0.56	-	-
Прилегающий к устью р. Кубены	9.3	0.30	8.3	0.27	8.8	0.29
Центральный У истока р. Сухоны	36.0	0.75	52.8	0.76	44.4	0.75
	49.6	1.27	81.8	1.12	65.7	1.19

делить четыре участка: район впадения р. Порозовицы, центральную часть, район устья р. Кубены и район истока р. Сухоны. Особенно богат центральный район расположенный над продуктивными светло-серыми кладоцерными илами, как по видовому разнообразию, так и по численности и биомассе.

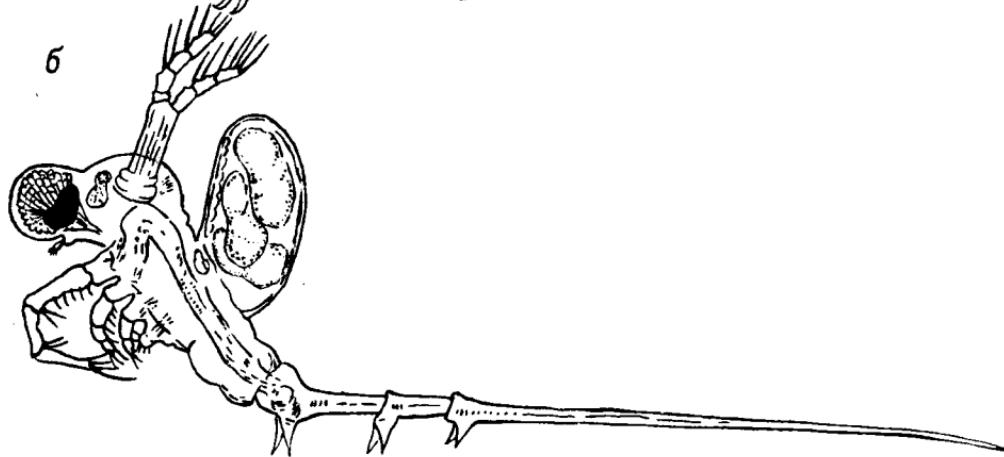
В районе устья р. Порозовицы преобладали обычные для оз. Кубенского виды: *Diaphanosoma brachyurum*, *Mesocyclops leuckarti*, *Diaptomus graciloides*, *Chydorus sphaericus* и *Daphnia cucullata*. Однако здесь значительно меньше истинно-пелагических форм: единично встречались *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Bosmina coregoni gibbera*. Количественные показатели зоопланктона здесь ниже, чем в центральных районах озера (табл. 7).

Район устья р. Кубены отличается самым бедным по всему озеру зоопланктоном. Среди коловраток встречен в этом районе *Bipalpus hudsoni*. Полностью отсутствовали *Bythotrephes*, *Heterocope appendiculata*, велигеры дрейссены. Биомасса и численность зоопланктона здесь были минимальны.

Наиболее богат зоопланктоном центральный район озера. Здесь максимального развития достигает пелагический комплекс, состоящий из *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni gibbera*, *Diaptomus graciloides*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*. Крупные хищные кладоцеры достигают здесь максимальной численности – 44 экз./м<sup>3</sup>; биомасса битотрефа составляла максимально 0.02 г/м<sup>3</sup>,



b



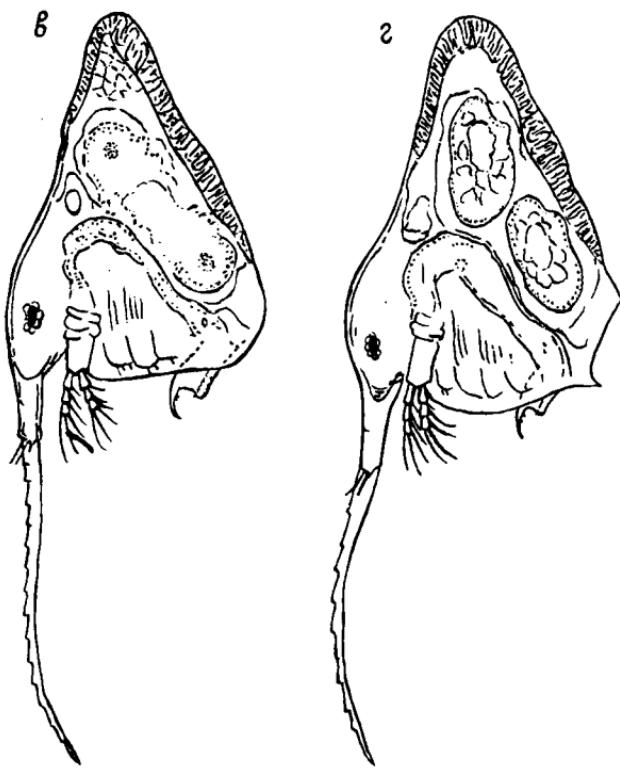


Рис. 8. *Bythotrephes longimanus* и *Bosmina coregoni gibbera* из озер Кубенского (а, в) и Белого (б, г).

а лептодоры –  $0.06 \text{ г}/\text{м}^3$ ; в популяции последней везде значительно преобладала молодь, так как начало августа – время интенсивного размножения этого вида.

На глубинах 3–4 м при штилевой погоде наблюдалась некоторая разница в вертикальном распределении зоопланктона. Биомасса и численность в метровом поверхностном слое в светлое время обычно в два раза выше: здесь в десятки раз больше дафний и босмин, встречались коловратки. Только у дна держится немногочисленный вообще в оз. Кубенском *Cyclops vicinus* и его копеподиды, что типично для вертикального распределения этого вида и в других водоемах.

Прибрежные участки центрального района озера особенно богаты. В районе о. Спас Каменный на глубине 3 м биомасса составляла  $0.82 \text{ г}/\text{м}^3$ , а на глубине 1.8 м у южного берега –  $1.58 \text{ г}/\text{м}^3$ . Это максимальные показатели для открытого озера. В прибрежных участках на глубине 1 м к обычным видам присоединяются *Sida crystallina*, *Polypheus pediculus*, хидориды.

По направлению от центральных районов к берегу прослеживается разница в размерном и возрастном составе популяций ракообразных. Так, на глубине 2-3 м популяции массовых в 1974 г. видов *Diaphanosoma brachyurum* и *Bosmina coregoni gibbera* состояли в основном из взрослых половозрелых особей (у диафанозомы - 80% половозрелых и 20% молоди; у босмины соответственно 82.5% и 17.5%). На глубине 1 м в пробах значительно преобладала молодь этих видов - у диафанозомы она составляла 67%, а у босмины - 95.7%.

В 1973 г. численность зоопланктона в открытом озере и в районе истока Сухоны была значительно ниже, чем в 1974 г. Однако биомасса была не ниже, что связано с преобладанием в 1973 г. более крупных форм - *Daphnia cucullata* и *Bosmina coregoni gibbera*.

Величины численности и биомассы зоопланктона в озере приводятся без учета велигеров дрейссены и водных клещей. Биомасса последних достигала внушительных цифр: 1.34 г/м<sup>3</sup>, причем средняя биомасса *Halacaridae* составляла 0.29 г/м<sup>3</sup>. Роль этих животных в зоопланктонном сообществе совершенно не исследована. Однако можно отметить, что при максимальной их численности количество остального зоопланктона резко падало (составляло 1/10 часть от клещей).

Отмечены некоторые особенности в морфологии крупных форм зоопланктона озера, в частности у *Bosmina coregoni gibbera* и *Bythotrephes longimanus*. Эти отклонения особенно характерны в сопоставлении с соответствующими формами из Белого озера, исследования на котором были выполнены автором в августе 1973 г. Как видно из рис. 8, *Bythotrephes* в Белом озере имеет укороченную, лишенную изгиба хвостовую иглу, со сближенными когтями, тогда как "кубенские" особи обладают длинной хвостовой иглой с выраженным изгибом и длинными, широко расположенными когтями. *Bosmina coregoni gibbera* в каждом из водоемов имеет высокий горб, особенно развитый у старых особей, но у "белозерских" босмин имеется небольшое мукро, тогда как у раков из оз. Кубенского ниже-задний край раковины закруглен.

ЗООБЕНТОС И ФИТОФИЛЬНАЯ ФАУНА  
ОЗ. КУБЕНСКОГО <sup>1</sup>

Несмотря на то, что оз. Кубенское является ценным рыбопромысловым водоемом, зообентос его почти не изучался. В 1950 г. ГосНИОРХ'ом проводилось комплексное рыбохозяйственное исследование озера. Материалы по бентосу были собраны М.Б. Стругачом на 14 станциях и опубликованы в статье И.С. Титенкова (1955). В этой работе имеются сведения о средней численности и биомассе бентоса для илов, песков и заиленных песков в приступьевых участках рек, а также некоторые данные о групповом составе бентоса центральной части озера и его прибрежий, к сожалению, несколько противоречивые. Так, на стр. 117 автор пишет, что основу бентоса центральной части озера, занятой серыми илами, составляют моллюски, преимущественно пизидиум и в меньшей степени — сфериум и черви — олигохеты. Значительно реже встречаются личинки комаров — тендинпедиды; а на стр. 118 читаем, что доминирующее значение в биомассе бентоса на илах принадлежит тендинпедидам.

В статье З.Н. Чирковой и Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1971), посвященной микробентосу оз. Кубенского, упоминаются величины средней численности и биомассы его макробентических беспозвоночных, заимствованные из данных Т.М. Трибуш. Этими отрывочными данными и исчерпываются литературные сведения о бентосе озера.

Нами материалы по зообентосу собирались в течение трех лет. В июле-августе 1972 г. изучалось распределение донных и фитофильных беспозвоночных на различных биотопах дна как в зарослях макрофитов, так и в местах, свободных от растительности (собрано 108 проб на 40 станциях, рис. 9). В 1973 г. на 3 станциях в центральной части озера (ст. 1, 3, 4, рис. 9) прослеживалась сезонная динамика численности и биомассы массовых видов. Пробы брались в конце марта (подо льдом), в первых числах июня, июля, августа и сентября (всего 48 качественных и количественных проб). В 1974 г. для изучения сезонной динамики и продукции массовых видов пробы собирались ежедекадно с мая по

<sup>1</sup> Глава написана Т.Д. Слепухиной.

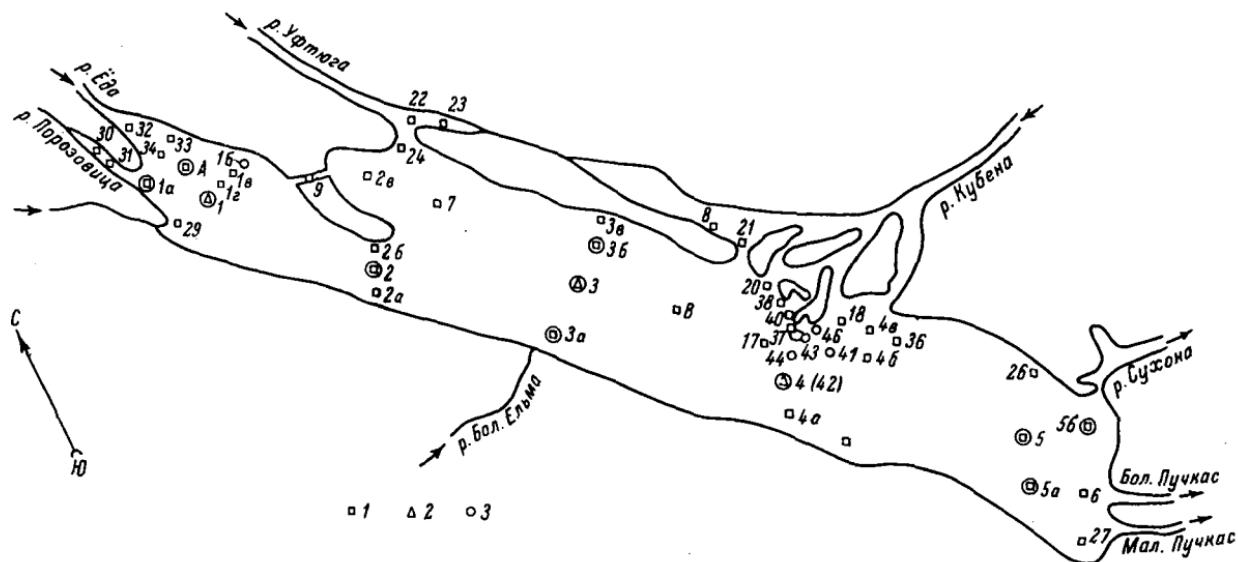


Рис. 9. Схема расположения бентосных станций на оз. Кубенском в 1972-1974 гг.

1 - станции 1972 г.; 2 - станции 1973 г.; 3 - станции 1974 г.

сентябрь в центральной части озера (ст. 42), в зарослях тростни (ст. 40) и горца земноводного (ст. 41). В лаборатории выращивались личинки *Chironomus f. l. semireductus* для установления их видовой принадлежности. Часть станций 1972 г. была повторена (рис. 9). В 1974 г. собрано 152 пробы. За три года работы на озере получено 420 проб донной и фитофильной фауны.

Пробы донных беспозвоночных собирались дночерпателью системы Экмана-Берджа ( $1/25 \text{ м}^2$ ), Боруцкого ( $1/40 \text{ м}^2$ ) и Мордухай-Болтовского ( $1/130 \text{ м}^2$ ). На каждой станции отбиралось 2-3 дночерпателя. Промывка производилась через сито № 38. Качественные пробы получены путем смыва с камней, а также драго модифицированной сотрудником Института озероведения М.А. Ивановым.

Пробы фитофильной фауны собраны путем смызов с определенного числа стеблей или листьев макрофитов, сачком, либо с помощью предложенной нами совместно с доцентом Кораблестроительного института, канд. техн. наук Д.В. Фроловым модели зарослевчерпателя. Прибор предназначен для сбора фауны, обитающей на так называемой "мягкой" растительности, т.е. на погруженных растениях и растениях с плавающими листьями. Зарослевчерпатель представляет собой металлическую коробку, боковые стенки которой затянуты ситом № 38. Нижняя поверхность прибора состоит из двух ножей, заходящих друг за друга по принципу ножниц и связанных между собой мощной пружиной. К крышке могут быть привинчены 3 штанги, каждая длиной 1 м. Работа с прибором производится с лодки, зарослевчерпатель спускается за борт таким образом, чтобы одно либо два растения попали полностью внутрь коробки. Затем коробка спускается до дна. По штанге скользит посыльный груз, и прибор закрывается. Стебли растений срезаются у дна, а сами растения вместе с фитофильными беспозвоночными оказываются внутри прибора. Зарослевчерпатель поднимают в лодку, а его содержимое помещают в таз с водой. Вода из самой коробки вытекает через боковые стенки, затянутые ситом.

Благодаря разнообразию грунтов, широкому распространению зарослей по дну озера, благоприятному кислородному режиму и хорошей прогреваемости всей водной толщи зообентос очень разнообразен по систематическому составу. В наших сборах насчитывается 21 группа беспозвоночных (см. приложение, с. 82).

Обилие групп беспозвоночных, обитающих на дне озера, сопровождается значительным видовым разнообразием основных групп. Всего в озере, по нашим сборам, насчитывается 245 таксонов донных и фитофильных беспозвоночных (см. приложение, с. 82). Наибольшее число таксонов приходится на долю хирономид (59 видов и форм), моллюсков (47 видов) и олигохет (34 таксона). По видовому разнообразию моллюсков и олигохет оз. Кубенское не уступает Ладожскому и Онежскому: 33 вида олигохет и 37 видов моллюсков в Ладожском озере, по данным Г.А. Стальмако-

Таблица 8

Средние численность и биомасса бентоса на илах  
в различные годы исследований

Год	Численность, экз./м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>
1972	2150	5.9
1973	2300	9.4
1974	3540	12.8

вой (1968), и 33 вида олигохет и 49 видов моллюсков в литорали Онежского озера, по данным Т.Д. Слепухиной (1975).

Центральная часть дна оз. Кубенского выстлана серым илом с большим количеством раковин кладоцер. Для этого биотопа, занимающего около 40% площади дна озера (Озеро Кубенское, ч. II, 1977), характерен биоценоз *Chironomus plumosus*-*Potamothrix hammoniensis*. (Биомасса этих организмов составляет в среднем 76% общей биомассы бентоса). В составе биоценоза отмечены *Chironomidae*, *Oligochaeta*, *Mollusca*, *Trichoptera*, *Ostracoda*, *Copepoda*, *Nematoda*, *Hydracarina*. Из хирономид, кроме *Chironomus plumosus*, массовыми являлись хищники *Procladius* и *Cryptochironomus* gr. *conjugens*. Олигохеты представлены пелофилами *Potamothrix hammoniensis* (доминирующий вид), *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*. Из моллюсков преобладали *Pisidium casertanum*, *P. henslowanum*, *Valvata piscinalis*. Распределение массовых видов на серых илах отличалось высокой агрегатностью, чем объясняется большой разброс значений общей численности и биомассы бионтов. Кроме того, разбросу способствует влияние притоков, о чем будет сказано ниже. Минимальные значения общей численности и биомассы бентоса составили 240 экз./м<sup>2</sup> и 0.1 г/м<sup>2</sup>, максимальные – 17 000 экз./м<sup>2</sup> и 21.7 г/м<sup>2</sup>. Величины средней летней биомассы бентоса на серых илах приведены в табл. 8.

На значительность межгодовых колебаний биомассы бентоса указывают многие исследователи. Например, в Белорусских озерах (Драко и др. 1971) средняя летняя биомасса хирономид в разные годы колебалась от 0.38 до 3.42 г/м<sup>2</sup>, моллюсков – от 3.87 до 9.63 г/м<sup>2</sup>. В Рыбинском водохранилище в 1952-1953 гг. биомасса бентоса на серых илах в среднем равнялась 5-10 г/м<sup>2</sup> (Мордухай-Болтовской, 1955). В конце 60-х годов биомасса бентоса была уже значительно выше – 10.7-13 г/м<sup>2</sup> (Поддубная и др., 1971).

Одним из распространенных биотопов оз. Кубенского являются темные восстановленные илы с растительными остатками. Они

встречаются среди зарослей высшей водной растительности в местах, защищенных от волнения. Видовое разнообразие и уровень продуктивности зообентоса на этих илах зависит от степени сомкнутости зарослей. Между пятнами растений, а также в разреженных ассоциациях горца, ситняга и стрелолиста, отмечено свыше 15 групп зообентоса. Общая численность варьировала от 2 тыс. до 16 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса – от 10 до 19 г/м<sup>2</sup> (данные 1972 г.). Богатое и разнообразное население заиленного дна в зарослях макрофитов образует 3 основных биоценоза.

I. *Pisidium casertanum*-*Chironomidae*. Биомасса доминатов составляет не менее 67% общей биомассы бентоса. В различных растительных ассоциациях массовыми являются различные формы хирономид – *Glyptotendipes* gr. *gripekoveni*, *Pentapedilum* и др.

II. *Pisidium*. Биомасса трех видов – *Pisidium casertanum*, *P. henslowanum* и *P. pulchellum* – составляет 90% общей биомассы бентоса.

III. *Pisidium*-*Peloscolex ferox*. Биомасса нескольких видов *Pisidium* и *Peloscolex* составляет около 96% общей биомассы бентоса.

В густых зарослях рдеста (более 40 растений на 1 м<sup>2</sup>) и кувшинки (более 15 растений на 1 м<sup>2</sup>) при ухудшении условий аэрации количество групп беспозвоночных не превышало 6–8. Здесь развивались главным образом организмы, способные переносить дефицит кислорода. Численность бентоса составила 32 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 3 г/м<sup>2</sup> (данные 1972 г.). В таких условиях на дне обитает биоценоз *Peloscolex ferox*-*Procladius*, в котором доминирующие организмы составляют не менее 90% биомассы.

В еще более густых зарослях изолированных заливов, где илы приобретают запах H<sub>2</sub>S, численность и биомасса бентоса близки к нулю.

Заиленные пески с остатками кладоцер встречались нами как в открытых плесах озера, так и в разреженных ассоциациях рдестов разнолистного и пронзенолистного. Они занимают около 11% площади дна. Заиленные пески в растительных ассоциациях населены разнообразной фауной, экологически неоднородной. Здесь отмечены пелофилы (*Potamothrix hammoniensis*, *Peloscolex ferox*), псаммофилы (*Tanytarsus* gr. *gregarius*, *Psammodoryctides barbatus*), фитофилы (*Stylaria lacustris*, *Uncinaria uncinata*), много эвритопных видов (*Pisidium casertanum*, *Glyptotendipes*, *Tubifex tubifex* и др.). В каждой пробе было обнаружено 12–15 групп зообентоса. Однако преобладали виды *Pisidium* и олигохеты, в среднем по биомассе составлявшие 82% фауны.

В открытых незаросших плесах озера на заиленных песках обитает тот же биоценоз, но более обедненный по видовому составу. Средние численность и биомасса организмов – 2960 экз./м<sup>2</sup> и 3,5 г/м<sup>2</sup> (1972 г.), 4800 экз./м<sup>2</sup> и 8,0 г/м<sup>2</sup> (1974 г.).

Своеобразный обедненный биоценоз *Pentapedilum exsectum* (биомасса этой формы выше 90%) отмечен на темных заиленных песках в районе истока р. Сухоны. Численность организмов – 5950 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 2,5 г/м<sup>2</sup> (1972 г.).

В результате взаимодействия ряда гидрологических факторов, в частности, возможно, под влиянием придонных течений, достигающих местами в северо-восточном углу озера скоростей 25 см в секунду (Озеро Кубенское, ч. I, 1977), илы оказались смытыми и обнажились коренные породы – голубая глина с песком и галькой. Здесь формируется биоценоз *Procladius* (биомасса его составляет в среднем 86%). Биоценоз *Procladius* обеднен как по уровню развития, так и по систематическому составу бентоса. Обращает на себя внимание отсутствие олигохет. Кроме хирономид, здесь отмечены моллюски и копеподы. Средняя численность бионтов составляла 1700 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 32 г/м<sup>2</sup> (1972 г.).

Пески озера, занимающие 43% площади дна (Озеро Кубенское, ч. II, 1977), малопродуктивны. На крупнозернистых песках распространен биоценоз *Tanytarsus*, 95% биомассы бентоса которого приходится на долю *T. mancus*, *T. lauterborni* и *T. gregarius*. На мелкозернистых песках обитает биоценоз *Pesidium* – *Pentapedilum exsectum* (доминирующие виды составляют 68% биомассы). Средняя численность псаммофильного бентоса озера составляла 1 тыс. экз./м<sup>2</sup> в 1972 г. и 3 тыс. экз./м<sup>2</sup> в 1974 г., а биомасса – 0,7 г/м<sup>2</sup> в 1972 г. и 1,6 г/м<sup>2</sup> в 1974 г. Биомасса бентоса на песчаных грунтах Рыбинского водохранилища в начале 50-х годов была менее 1 г/м<sup>2</sup> (Мордухай-Болтовской, 1955).

В зарослях горца, тростника биоценозы песков богаче. Биоценоз *Pisidium* на 88% (по биомассе) состоит из этих моллюсков, однако часто встречаются здесь олигохеты, гидры, эфемериды. Численность и биомасса бентоса, по данным 1972 г., – 2560 экз./м<sup>2</sup> и 2,3 г/м<sup>2</sup>.

Каменисто-песчаный грунт прибрежий характеризуется бедностью зообентоса в силу своей подвижности. Обитающий здесь биоценоз *Tanytarsus* gr. *mancus* (70% биомассы составляет *T. mancus*) характеризуется средней численностью 100 экз./м<sup>2</sup> и биомассой 0,1 г/м<sup>2</sup> (данные 1971 г.).

С крупных камней о. Каменного взяты только качественные пробы, на основании которых можно говорить о большом видовом разнообразии биоценоза *Radix lagotis*. Этот моллюск составляет в среднем 66% биомассы всего бентоса. Из 11 групп беспозвоночных, обитающих на камнях, наиболее часто отмечались *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Nais barbata*, *Stylaria lacustris*, *Ripistes parasita*, *Cladocera*. Здесь же найден *Cammarus lacustris*, отмеченный еще и в зарослях тростников на плёсе близ о. Каменного.

Сопоставление средней численности и биомассы бентоса на различных биотопах дна оз. Кубенского убеждает нас в том, что

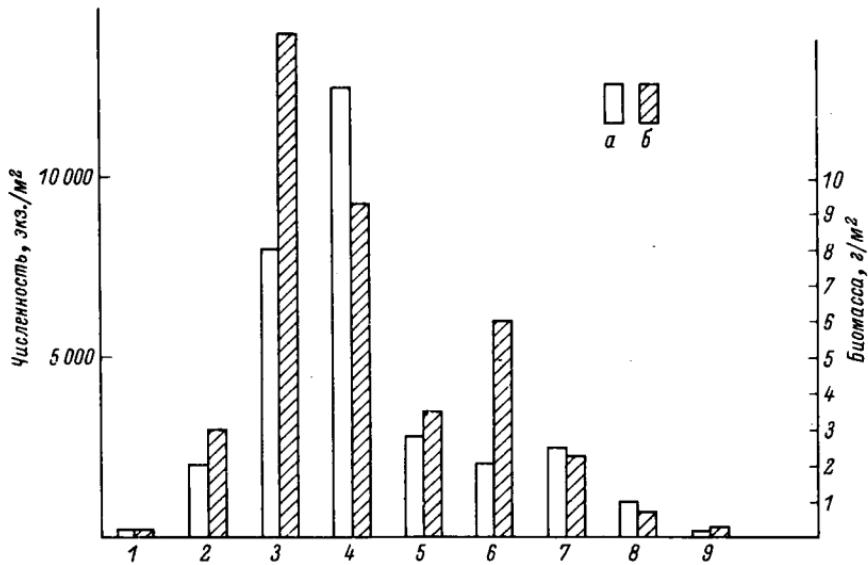


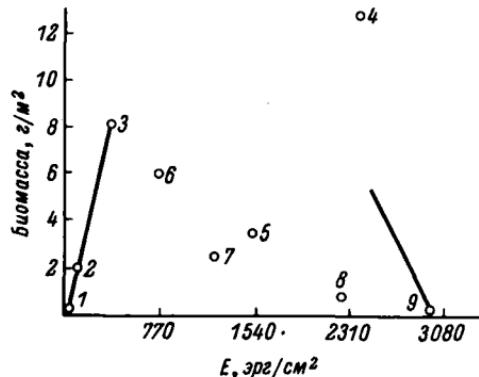
Рис. 10. Численность (а) и биомасса (б) бентоса (средние по данным 1972 г.) на различных биотопах дна оз. Кубенского.

1–3 – илы с запахом  $H_2S$  в зарослях; 4 – илистый песок в зарослях; 5 – илистый песок; 6 – ил; 7 – песок в зарослях; 8 – песок; 9 – каменисто-песчаный грунт.

продуктивность отдельных участков дна зависит, в первую очередь, от динамики водных масс в озере. Особенностью озера, как и всех крупных литоральных озер, является преобладающая роль в его воде волнового перемешивания. Было проведено сопоставление распределения и уровня развития зообентоса с рассчитанными по средним многолетним величинам скорости ветра данными о волновом перемешивании у дна в различных частях озера (Расолов и др., 1976).

Возьмем для примера типичный поперечный разрез через озеро. На северо-востоке в заливе в густых зарослях макрофитов при средней скорости ветра донные скорости ( $u$ ) и энергия волновых колебаний ( $E$ ) близки к нулю. Отсутствие ветрового перемешивания вызывает дефицит  $O_2$  у дна. Илы с растительными остатками приобретают запах  $H_2S$ . Численность и биомасса бентоса близки к нулю (рис. 10). В более разреженных зарослях количество и вес организмов растет. В открытом плёсе озера среди редких растений, где волновые донные скорости увеличиваются и энергия у дна равна около 400 эрг/см<sup>2</sup>, наблюдается максимальное развитие зообентоса. Условия аэрации здесь хорошие, содержание  $O_2$  у дна, по данным Л.Ф. Жехновской (Озеро Кубенское,

Рис. 11. График связи между энергией волн у дна ( $E$ ) и биомассой бентоса различных биотопов.



ч. II, 1977), близко к 100%. При усилении динамики вод ил в зарослях переходит в заиленный песок. Энергия волновых колебаний и донные скорости составляют здесь в среднем 2230 эрг/см<sup>2</sup> и 3.9 см/сек. Уровень развития зообентоса на заиленном песке в зарослях очень высок (рис. 10). При отсутствии зарослей биотоп менее продуктивен.

С увеличением глубин заиленный песок переходит в ил. Воздействие волн на дно при средней скорости ветра здесь ниже (на глубине 2.2 м  $v = 2.6$  см/сек.,  $E = 770$  эрг/см<sup>2</sup>). При увеличении глубины энергия волн и донные скорости соответственно снижаются. Ближе к западному берегу илы сменяются песками. Песок с зарослями макрофитов более продуктивен, чем чистый промытый песок (рис. 10). Над песком, в тех местах, где произрастают макрофиты, на глубине 1.6 м энергия волновых движений у дна составляет 1230 эрг/см<sup>2</sup>, донные скорости равны 3.6 см/сек. На незаросших участках на глубине близкой 1.5 м эти величины уже достигают 2080 эрг/см<sup>2</sup> и 4.3 см/сек, резко увеличиваясь при уменьшении глубины. У берега движется не только вода, но и сам грунт, перетирая обитающие в нем организмы. Каменисто-песчаный грунт формируется, по-видимому, в тех местах, где потери энергии волн у дна на глубине 0.75 м достигают 3000 эрг/см<sup>2</sup> при скорости, равной 5.1 см/сек. Численность и биомасса бентоса этого биотопа близки к нулю.

Как видно из вышесказанного, при минимальных значениях динамического фактора численность и биомасса бентоса близки к нулю из-за недостатка кислорода в придонном слое воды; затем при увеличении динамики вод продуктивность зообентоса возрастает, создаются оптимальные условия для развития бионтов. Затем при размывании илов на чистом песке биомасса бентоса снижается, приближаясь к нулю на песчаных и каменисто-песчаных грунтах, характеризующихся подвижностью.

На рис. 11 представлена связь между энергией волн у дна и биомассой бентоса различных биотопов. В левой части графика,

Таблица 9

Численность и биомасса бентоса в оз. Кубенском  
в местах впадения в него рек в июле 1972 г.

Река	Численность, экз./м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>	Грунт
Порозовица	5320	18.5	Серый ил
Уфтуга	18140	11.2	Илистый песок
Еда	6620	9.1	" "
Кубена	240	0.1	Темно-серый ил

где энергия волн близка к нулю, и в правой его части, где энергия максимальна, обнаруживается зависимость величины биомассы бентоса от динамики вод. Точки в центре графика разбросаны, ибо эти значения динамического фактора лежат в пределах оптимума и не являются решающими для развития бентоса.

На оз. Кубенском отчетливо выявляется положительная роль для развития бентоса ряда притоков (табл. 9).

В районе впадения рек Порозовицы, Уфтуги, Еды фауна обогащается за счет появления реофилов (*Isochaetides newaensis* и др.), увеличивается биомасса олигохет и моллюсков. Однако в устье самого крупного притока — р. Кубены — уровень развития бентоса резко снижается. Возможно, сказывается загрязнение реки предприятиями, находящимися в нижнем ее течении, а также лесосплавом.

У истоков р. Сухоны численность и биомасса бентоса низки, илистый песок приобретает черный цвет. Вероятно, периодическое изменение направления течения загрязненной р. Сухоны в озеро угнетающие действует на донных беспозвоночных.

Для характеристики фитофильной фауны в 1972 г. были собраны смывы с тростника, камыша, хвоща, поручейника, осоки, ежеголовника, нимфейных, горца земноводного и рдестов. Качественные пробы (сачком) были получены в зарослях ситняга и в смешанных зарослях стрелолиста и ситняга.

Смывы с тростников, собранные в 4-х районах озера в зарослях различной густоты (18–42 растения на 1 м<sup>2</sup>), на открытых и в затишных местах, с чистыми стеблями и обросшими *Nostoc*, резко отличались по численности и биомассе бионтов, а также по фаунистическому составу. Наиболее продуктивными (15 740 экз./м<sup>2</sup>, 2.5 г/м<sup>2</sup>) были ассоциации тростника с обильным обрастванием. Двенадцать групп беспозвоночных отмечались в биоценозе *Cricotopus gr. silvestris-Naididae*. Биомасса *Cricotopus* и *Naididae* достигала 85% всей биомассы фитофилов. Из наид в массе развивались *Stylaria lacustris*, *Nais barbata*, *Ripistes parasita*. Тростник без обрастваний, чисто отмытый

прибоем, был наименее населенным. На нем развивался биоценоз *Cricotopus gr. silvestris*, в котором биомасса *Cricotopus* составила 75% общей биомассы. На тростнике без обраста-  
ний обнаружены 4 группы беспозвоночных, олигохеты отсутствова-  
ли. Общая численность организмов - 72 экз./ $m^2$ , биомасса - 0.04 г/ $m^2$ .

На обросшем *Gloeostrichia* камыше в затишных местах обитает биоценоз *Sida crystallina*-*Cricotopus gr. sil-vestris*. На долю биомассы доминирующих организмов приходит-  
ся 60% общей биомассы фитофилов. Большую роль здесь играют также олигохеты (*Nais pseudobtusa*). Общая численность организмов - 5940 экз./ $m^2$ , биомасса - 0.8 г/ $m^2$ . На камыше без обраста-  
ний в том же биоценозе резко преобладали кладоцеры (би-  
масса *Sida* достигала 74% от общей биомассы беспозвоночных). Олигохеты не отмечены. Довольно разнообразна фауна моллюсков: *Radix lagotis*, *Armiger crista*, *Acroloxus lacustris*, *Gyraulus laevis* и др. Общая численность фитофилов 8300 экз./ $m^2$ , биомасса - 3 г/ $m^2$ .

Заросли хвоша отличались небольшим видовым разнообразием беспозвоночных. В биоценозе *Stylaria lacustris*-*Cricotopus gr. silvestris* доминирующие организмы составили около 70% от всей биомассы фитофилов. Отмечено только 3 группы беспозвоночных: *Chironomidae*, *Oligochaeta* и *Cladocera*. Численность бионтов на хвоше - 2180 экз./ $m^2$ , биомасса - 0.7 г/ $m^2$ .

Состав фауны в смывах с поручейника из Токшинского зали-  
ва разнообразен. Обнаружено 12 групп беспозвоночных, из кото-  
рых преобладали хирономиды, пиявки и моллюски. Биоценоз фито-  
филов на поручейнике можно назвать *Cricotopus gr. silvestris*-*Glossiphonia*-*Mollusca*, так как биомасса доминан-  
тов составляла 53% фауны. Количество растений поручейника на 1  $m^2$  очень невелико (7 экз./ $m^2$ ), однако численность и биомасса фитофилов, обитающих на нем, достигали 1050 экз./ $m^2$  и 1.2 г/ $m^2$ , что говорит об очень высокой плотности организмов на каждом растении.

Смывы с осоки были получены в Токшинском заливе и в рай-  
оне истока р. Сухоны. В Токшинском заливе фауна осоки была не-  
сколько богаче. Биоценоз *Asellus aquaticus*-*Helobdella* *stagnalis*, в котором доминирующие организмы составляли 55% биомассы, включает в себя беспозвоночных, принадлежащих к 9 сис-  
тематическим группам в Токшинском заливе и к 6 группам в рай-  
оне истока р. Сухоны. Средняя численность бионтов - 1100 экз./ $m^2$ , биомассы - 0.5 г/ $m^2$ .

В заливе у устья р. Порозовицы получены смывы с ежеголов-  
ника. Фауна зарослей ежеголовника представлена 14 группами бес-  
 позвоночных, входящих в состав биоценоза *Asellus aquaticus*-  
*Anisus vorticulus*-*Naididae*, на долю которых приходится 53% биомассы фитофилов. Численность и биомасса беспозвоночных составили 6000 экз./ $m^2$  и 12.2 г/ $m^2$ .

Смывы с рдестов разнолистного и пронзеннолистного получены как в прибрежных ассоциациях, так и в ассоциациях, находящихся далеко от берега (до 5 км). Во всех пробах (при густоте зарослей от 1 до 38 растений на 1 м<sup>2</sup>) число систематических групп беспозвоночных не превышало 6–8. В прибрежных густых зарослях обитал биоценоз *Cricotopus* gr. *silvestris*–*Radix* *ovata*–*Sida crystallina*, в котором биомасса доминирующих организмов достигала 85% общей биомассы. В открытой части озера в биоценозе *Sida crystallina* 91% биомассы приходился на долю *Sida*. Общая численность и биомасса фитофилов на рдесте в среднем 2540 экз./м<sup>2</sup> и 0.4 г/м<sup>2</sup>. Низкая общая биомасса бентоса объясняется, с одной стороны, преобладанием мелких организмов, с другой – малой густотой зарослей (в открытой части – 1 растение на 1 м<sup>2</sup>).

Смывы с горца земноводного отражали состав биоценоза *Naididae*–*Cricotopus* gr. *silvestris* (*Stylaria lacustris*, *Nais barbata*, *Ripistes parasita* и *Cricotopus* gr. *silvestris* составляли более 80% биомассы всех бионтов). На горце обитает 6–8 групп беспозвоночных, общая численность и биомасса которых были различны в различных районах озера: в устье р. Кубены (45 растений на 1 м<sup>2</sup>) и у истока протоки Пучкас (12 растений на 1 м<sup>2</sup>) численность фитофилов в среднем – 2500 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 0.3 г/м<sup>2</sup>. На ст. 21 (рис. 9) при густоте зарослей 43 растения на 1 м<sup>2</sup> эти показатели были значительно выше – 5500 экз./м<sup>2</sup> и 1.0 г/м<sup>2</sup>; на ст. 36 (54 растения на 1 м<sup>2</sup>) численность и биомасса фитофилов на цветущих растениях были особенно высокими – 21 500 экз./м<sup>2</sup> и 4.2 г/м<sup>2</sup>.

В биоценозе на нимфейных (кувшинка, кубышка) – *Cricotopus* gr. *silvestris*–*Acrolochus lacustris* – 80% биомассы фитофилов приходится на долю *Cricotopus* и *Acrolochus*. Биоценоз довольно разнообразен по видовому составу, он включает 8 групп беспозвоночных, но очень беден по уровню развития организмов. Средняя численность бионтов равна 120 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 0.03 г/м<sup>2</sup>.

Качественные пробы, взятые сачком в зарослях ситняга и в смешанных зарослях стрелолиста и ситняга, очень богаты по систематическому составу (не менее 13–14 групп в каждой пробе). Обобщая все данные, полученные путем смызов и сбором сачком, можно сделать вывод, что фауна зарослей в оз. Кубенском очень разнообразна. Большую роль в распределении организмов играет расположение станций в открытом или защищенном месте, обрастане макрофитов перифитоном, а также густота зарослей.

Используя данные о распределении различных типов грунтов по озеру и его зарастанию (Озеро Кубенское, ч. II, 1977), мы вычислили средневзвешенную численность и биомассу бентоса для всего озера. В 1972 г. они достигали 2910 экз./м<sup>2</sup> и 4.45 г/м<sup>2</sup>; в 1974 г. равнялись 48 экз./м<sup>2</sup> и 9.8 г/м<sup>2</sup>.

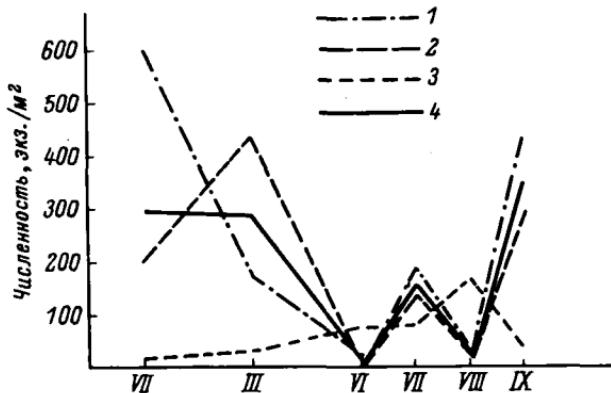


Рис. 12. Динамика численности личинок *Chironomus plumosus* 1V возраста на серых илах в 1973 г.

1 - ст. 1; 2 - ст. 3;  
3 - ст. 5; 4 - средняя для станций 3 и 5.

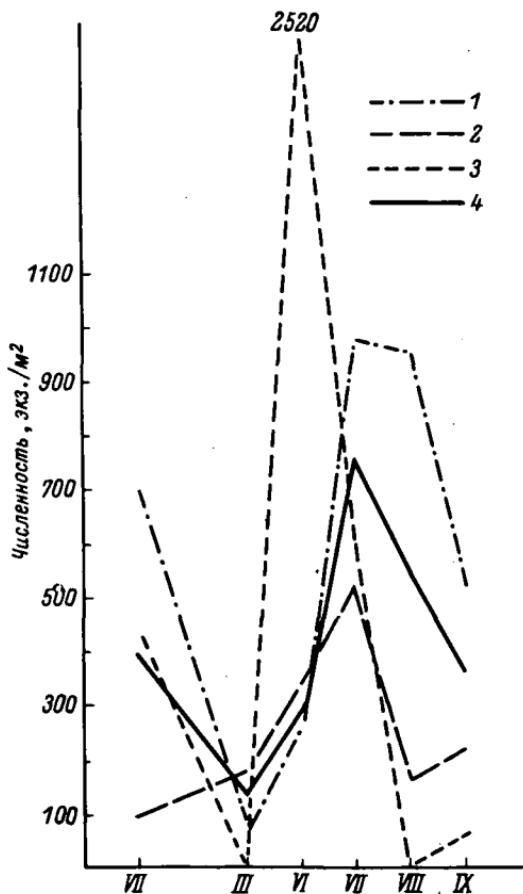


Рис. 13. Динамика численности личинок *Procladius* на серых илах в 1973 г.

1 - ст. 1; 2 - ст. 3;  
3 - ст. 5; 4 - средняя для станций 3 и 5.

Если к этим величинам прибавить количество и вес организмов, развивающихся на растениях, то получим:

		экз./м <sup>2</sup>		г/м <sup>2</sup>
1972 г.	-	4000	и	4.7
1974 г.	-	6500	и	10.2

В 1972 г. средние численность и биомасса бентоса летом были значительно ниже, вероятно, из-за аномальных погодных условий. То же явление наблюдалось Г.В. Фадеевой на оз. Лача. Средневзвешенная биомасса бентоса в 1974 г. близка к биомассе бентоса, приводимой З.И. Чирковой и Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1971) - 10.06 г/м<sup>2</sup>.

Ежемесячные сезонные наблюдения на серых илах (ст. 1, 3 и 5) в 1973 г. показали, что динамика биомассы бентоса этого биотопа обусловлена сезонными изменениями доминирующих групп. На динамику общей численности организмов периодическое нахождение в пробах копепод, остракод, нематод, которые увеличивали общую биомассу незначительно. В данном биоценозе (*Chironomus plumosus*-*Potamothrix hammoniensis*) личинки хирономид составляли в среднем 63% численности и 59% биомассы (в некоторых пробах 90-99% численности и биомассы), олигохеты - 25% численности и 17% биомассы (в отдельных пробах до 76% численности и 60% биомассы); на долю моллюсков (без унионид) приходилось в среднем 6% численности и 18% биомассы (максимально 29% численности и 70% биомассы).

Как видно из рисунков 12, 13 и 14, ход сезонных изменений доминирующих видов и форм на ст. 1 и 3 идентичен. На ст. 5, в районе истока р. Сухоны, ход кривых совершенно иной. Здесь же отмечены некоторые отличия в видовом составе бентоса, например преобладание в отдельные сезоны *Limnodrilus hoffmeisteri*, отмеченного очень редко на ст. 1 и 3.

В начале июня 1973 г. на ст. 5 наблюдалось интересное явление: миграция хищных личинок хирономид (*Cryptochironomus gr. conjugens*, *Procladius*) из других районов озера в момент массового появления молоди олигохет и скопления в иле копепод (*Mesocyclops leuckarti*) и остракод (рис. 15).

Исходя из того, что в центральной заиленной части дна озера обитает один биоценоз и что ход сезонных изменений в различных частях его (кроме истока р. Сухоны) совпадает, в 1974 г. мы проводили ежедекадные наблюдения над сезонной динамикой и расчеты продукции массовых видов бентоса серых илов на одной ст. 42.

На рис. 16 показано изменение общей численности, биомассы и среднего индивидуального веса популяции *Potamothrix hammoniensis* с мая по сентябрь на ст. 42. Минимальные значения численности и биомассы *P. hammoniensis* наблюда-

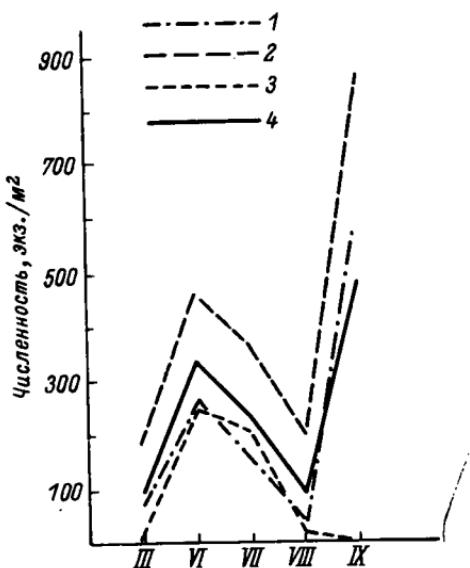


Рис. 14. Динамика численности *Potamothrix hammoniensis* на серых илах в 1973 г.

1 - ст. 1; 2 - ст. 3; 3 - ст. 5; 4 - средняя для станций 3 и 5.

лись в августе (как и в 1973 г.), что, по-видимому, объясняется выеданием молоди рыбой и хищными личинками хирономид, а также отмиранием старых особей после размножения. Повышение численности червей в начале июня и в начале июля происходит за счет нового поколения, что сопровождается понижением среднего индивидуального веса для всей популяции. Динамика численности популяции с учетом возрастного состава представлена на рис. 17. Из рисунка видно, что численность старшего поколения (П-III год жизни) постепенно уменьшается к осени. Численность молоди меняется скачкообразно. Откладка коконов происходит с мая по сентябрь. В 1974 г. наблюдалось два пика отрождения молоди — в начале июня и в середине июля. Наименьший вес учтенных нами червей составлял в среднем 0.07 мг и длина их была около 6 мм. По данным Ионассона (Jonasson, 1972), вес новорожденных *P. hammoniensis* составляет 0.012 мг, а их длина равна 5 мм.

Динамика численности и биомассы хирономид данного биоценоза зависит в большой степени от динамики популяции *Chironomus f. 1. semireductus* Lenz. Куколки этой личиночной формы определены нами до вида как *Chironomus plumosus* L. (Шилова, 1958а). Вопрос о сроках вылета и числе генераций этого широко распространенного вида представляет большой интерес, ибо в целом ряде водоемов *Ch. plumosus* является доминирующим организмом. В различных условиях *Ch. plumosus* имеет различное число генераций в год (от 1 до 4) (Шилова, 1960). Продолжительность жизни особей одного и того же вида увеличивается по мере продвижения из умеренных широт в более высокие (Кузнецов, 1958), так как число поколений зависит от температурного режима водоемов (Грандилевская — Дексбах, 1935;

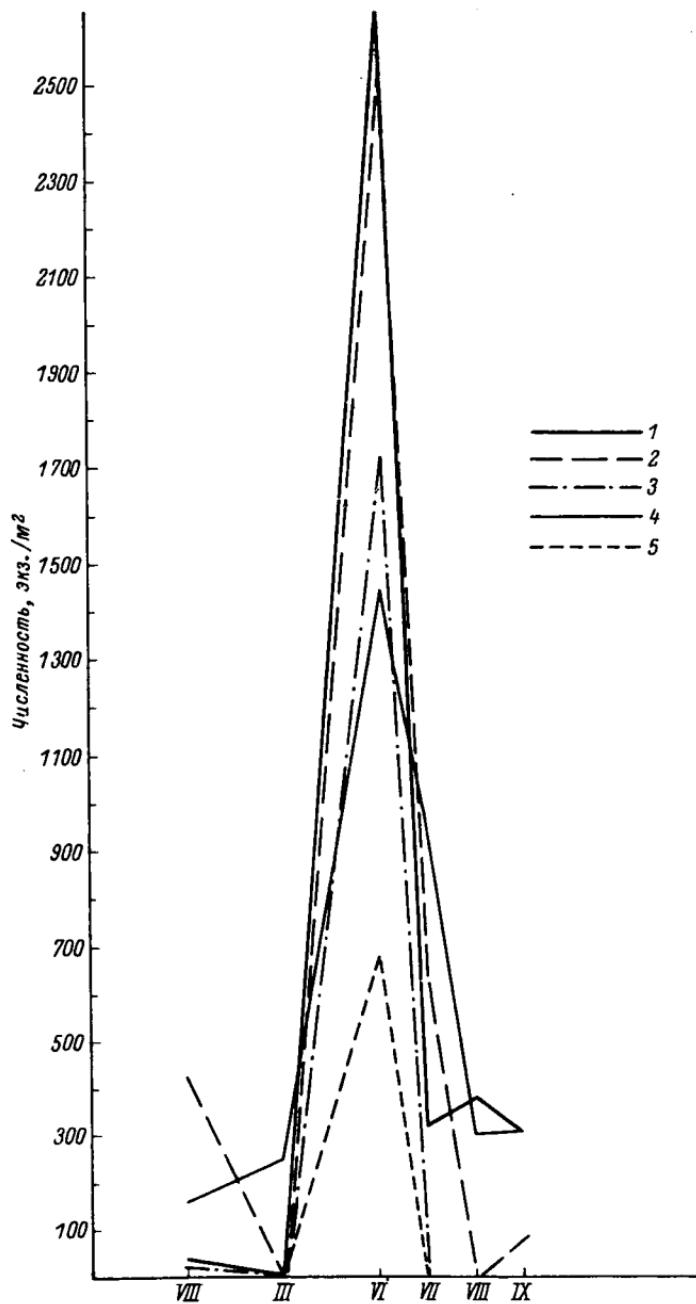


Рис. 15. Динамика численности олигохет, копепод, остракод и некоторых хищных хирономид на ст. 5 в 1973 г.

1 - *Cryptochironomus* gr. *conugens*; 2 - *Procladius*;  
3 - *Ostracoda*; 4 - общая численность; 5 - общая биомасса.

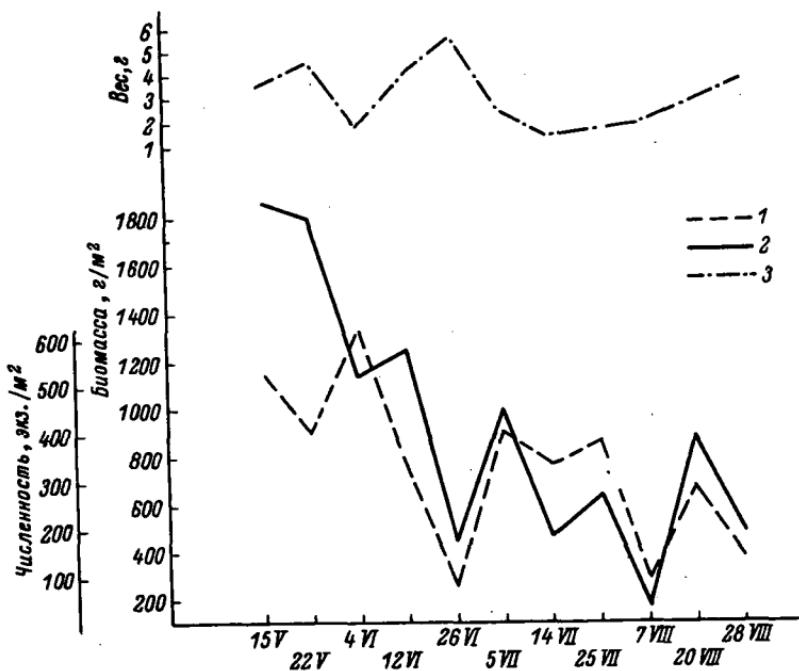


Рис. 16. Динамика численности, биомассы и среднего индивидуального веса *Potamogeton hammoniensis* на ст. 42 в 1974 г.

1 – численность; 2 – биомасса; 3 – индивидуальный вес.

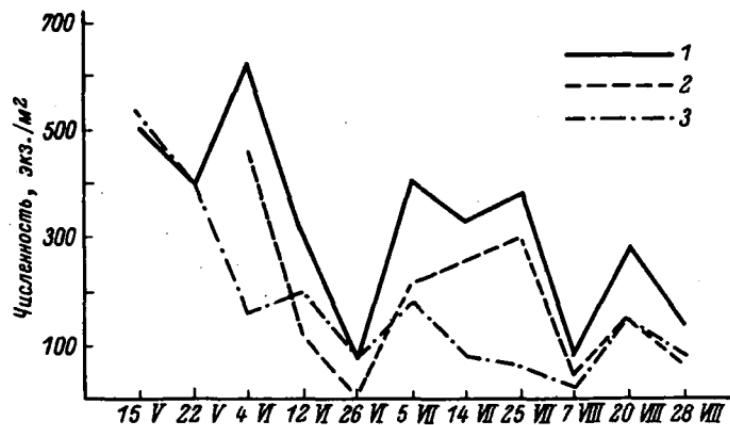


Рис. 17. Динамика численности *Potamogeton hammoniensis* на ст. 42 в 1974 г.

1 – общая численность; 2 – численность сеголеток; 3 – численность старшего возраста.

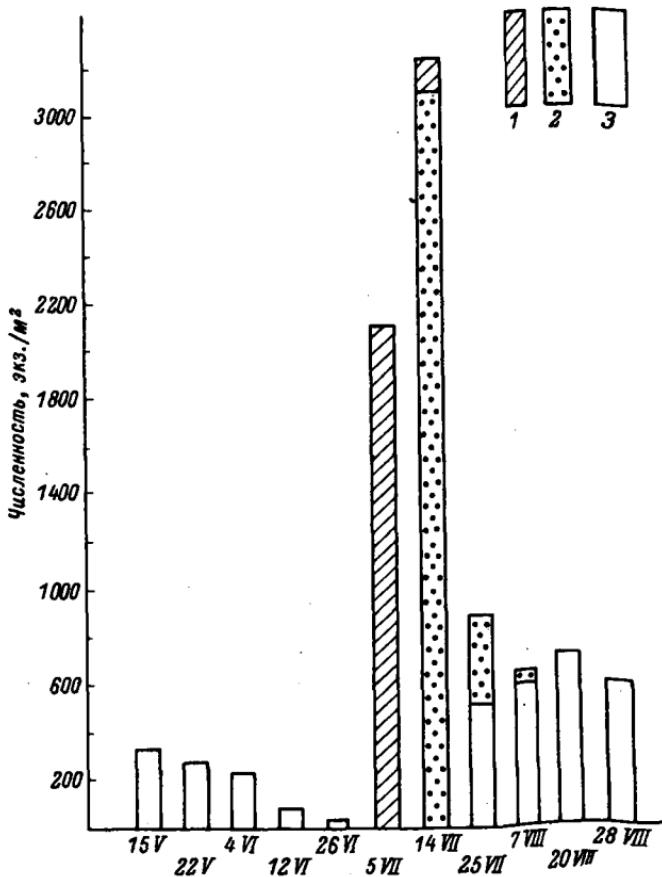


Рис. 18. Динамика численности *Chironomus plumosus* разного возрастного состава на ст. 42 в 1974 г.

1 - личинки II возраста; 2 - личинки III возраста; 3 - личинки IY возраста.

Борушкий, 1939 и др.). По данным А.И. Шиловой (1958б, 1958в), в Рыбинском водохранилище *Ch. plumosus* в открытом плёсе (глубина 14–15 м) имеет 1 генерацию в год, вылет – в первой декаде июня. В прибрежье (на глубине до 2 м) *Ch. plumosus* имеет один полный (в конце мая) и один неполный вылет (конец июля).

Сезонные наблюдения, проведенные на оз. Кубенском в 1973 г., показали, что в этом водоеме в условиях устойчивой антициклональной погоды и повышенных по сравнению со средними многолетними величинами температуры воды и воздуха имеется два вылета: в мае и в июле (рис. 18).

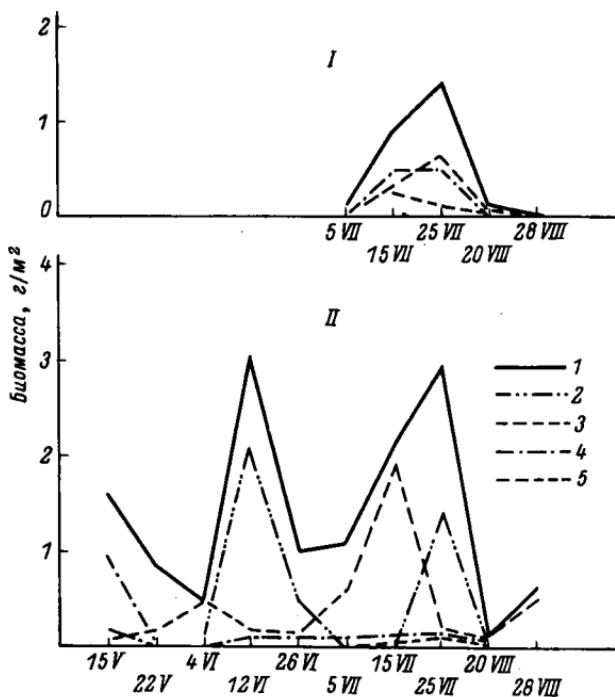


Рис. 21. Динамика биомассы фитофилов (I) и бентоса (II) на ст. 41 в зарослях в 1974 г.

1 – общая; 2 – моллюсков; 3 – хирономид; 4 – олигохет;  
5 – кладоцер.

этом биоценозе играет *Sida crystallina* (рис. 21). Максимальная биомасса бионтов отмечена в разгар цветения горца – в июле. К концу вегетационного периода биомасса фитофилов падает. Во второй половине августа на листьях горца беспозвоночных было очень мало (рис. 21) – менее 0,1 г/м<sup>2</sup>.

В ассоциациях тростника на песке, как уже упоминалось выше (с. 00), развивается биоценоз *Pisidium*. Динамика биомассы бентоса данного биоценоза (рис. 22) обусловлена динамикой биомассы моллюсков, среди которых, кроме *Pisidium*, широко встречается *Sphaerium* и *Valvata*. Общая численность организмов связана с динамикой олигохет (*Potamothrix hammoniensis*, *Isochaetides newaensis*, *Ophidona is serpentina*, *Stylaria lacustris*) и хирономид (*Polypedilum gr. scalaeum*, *Tanytarsus gr. mancus* и др.). Уровень развития фитофилов был очень низок (рис. 22). Основными компонентами биоценоза *Cricotopus gr. silvestris-Naididae* были хирономиды (*Cr. gr. silvestris*, *Cryptochironomus gr. pararost-*

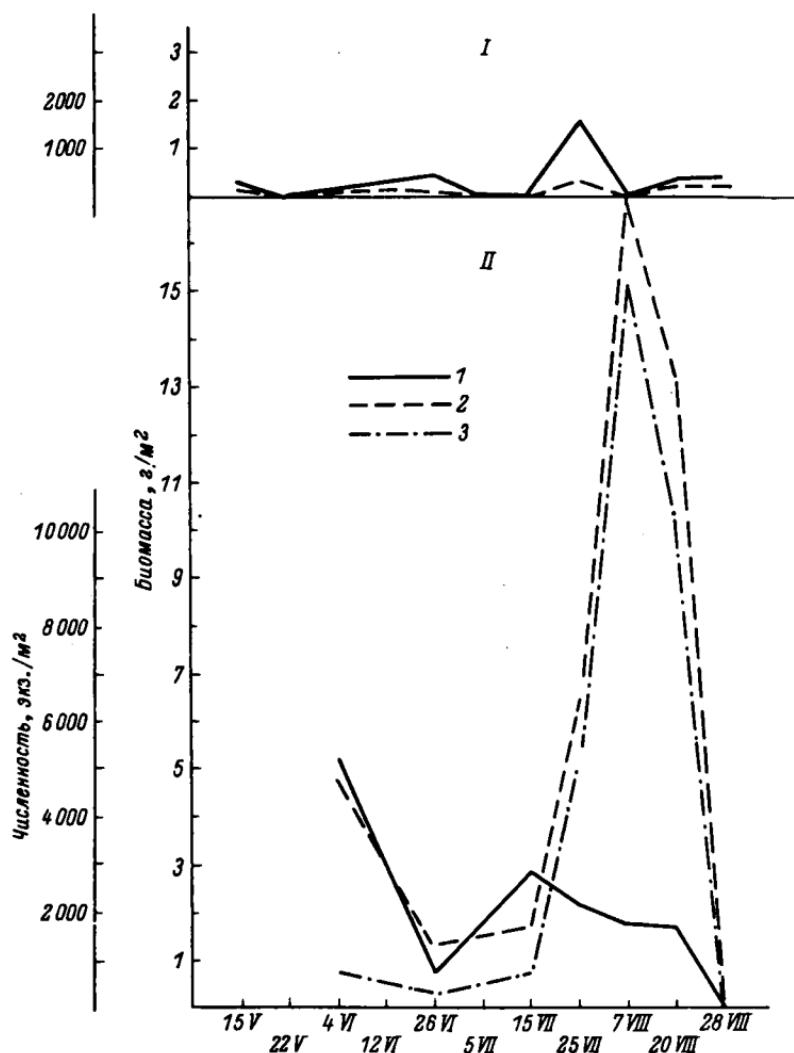


Рис. 22. Динамика численности и биомассы фитофилов (I) и бентоса (II) в тростнике на ст. 40 в 1974 г.

1 – общая численность; 2 – общая биомасса; 3 – биомасса моллюсков.

*ratus*, *Corynoneura scutellata* и др.) и олигохеты (*Stylaria lacustris*, *Nais*, *Ripistes parasita*).

На основе материалов ежегодных наблюдений, проведенных в 1974 г. на ст. 42, нами была рассчитана продукция массовых видов бентоса серых илов. Продукция *Potamothis hammoniensis* вычислялась по элиминации. Использовалась формула  $N_t = N_0 \ln^{-kt}$  (Гаврилов, 1970), где  $N_0$  и  $N_t$  – начальная и конечная

В 1974 г. первый вылет констатирован в конце июня, второй – в конце августа, так как весна и лето были в 1974 г. более холодными. Количество градусо-дней в мае 1973 г. составило 312, а в 1974 – всего 69 (Озеро Кубенское, ч. I, 1977). В мае–июне 1974 г. (рис. 18) вся популяция *Ch. plumosus* состояла только из личинок 1<sup>Y</sup> возраста, длиной 18–30 мм, весом 10–79 мг и шириной головной капсулы 0.75–0.95 мм; численность личинок постепенно уменьшалась за счет вылета оккуклившимся форм и за счет выедания личинок рыбой. Статистический анализ основных морфометрических характеристик личинок (табл. 10) приводит нас к выводу о больших колебаниях длины и среднего индивидуального веса личинок 1<sup>Y</sup> возраста, готовых к вылету. Это ранее установил А.С. Константинов (1958б). В наших пробах 4 июня перед массовым вылетом *Ch. plumosus* среднее квадратичное отклонение индивидуального веса равнялось 20.69 при среднем весе личинки 50.2 мг. Таким образом, величина вычисленного среднего веса личинок 1<sup>Y</sup> возраста, готовых к вылету, очень сильно отличается от реально существующих индивидуальных весов.

Личинки I возраста нами не были обнаружены. 5 июля вся популяция состояла из личинок II возраста средней длиной 4 мм, индивидуальным весом 0.01 мг и шириной головной капсулы 0.24 мм (табл. 10). Но уже 14 июля личинки II возраста составили только 5% популяции (рис. 18), 94.5% численности личинок перешло в III возраст (средней длиной 8 мм, средним весом 1 мг, шириной головной капсулы 0.47 мм), а 0.5% популяции достигло 1<sup>Y</sup> возраста. 25 июля личинки 1<sup>Y</sup> возраста преобладали, а 20 августа вся популяция целиком состояла из личинок 1<sup>Y</sup> возраста.

Нами была вычислена „сумма тепла”, необходимая для развития 1 генерации. Для этой цели использована формула  $C = T(t-t_k)$  (Константинов, 1958а), где  $C$  – „сумма тепла”, т.е. сумма среднесуточных эффективных температур, лежащих выше критической точки;  $T$  – длительность развития;  $t$  – температура во время развития;  $t_k$  – критическая температура, для *Ch. plumosus*  $t_k = 5^{\circ}\text{C}$  (Константинов, 1958а).

В 1973 г. для развития генерации в июне–июле потребовалась „сумма тепла” в 800 градусо-дней. В 1974 г. для полного развития генерации в июле–августе потребовалось 880 градусо-дней. Эти величины выше, чем полученные экспериментально в опытах в термостатах А.С. Константиновым (около 600 градусо-дней). Однако нужно учитывать, что в эксперименте для развития личинок создавались идеальные условия, и время развития было минимальным. В природе оно может замедляться.

Группа *Procladius* характеризуется растянутым вылетом, при котором одна генерация накладывается на другую. В марте 1973 г. в подледных пробах встречаются личинки длиной 2 мм (ширина головной капсулы 0.2 мм), личинки длиной 4–5 мм (ширина головной капсулы 0.4 мм), длиной 6–8 мм (ширина головной капсулы 0.7 мм). Такой же сложный состав популяции отмечен и

Таблица 10

Основные морфометрические характеристики личинок (1974 г.)

Дата	Возраст личинки	Количество экземпляров в пробе	Длина, мм		Индивидуальный вес, мг		Ширина головной капсулы, мм	
			средняя крайние	σ	средний крайние	σ	средняя крайние	σ
15 V	1V	26	<u>25.6</u> 21-31	0.23	<u>36.5</u> 24-61	11.32	<u>0.86</u> 0.80-0.95	0.14
22 V	1V	22	<u>26.6</u> 20-30	0.23	<u>46.4</u> 26-69	14.22	<u>0.87</u> 0.75-0.95	0.14
4 VI	1V	19	<u>25.9</u> 18-30	3.86	<u>50.2</u> 10-79	20.69	<u>0.87</u> 0.75-0.95	0.05
12 VI	1V	7	<u>26.8</u> 25-29	1.57	<u>53.7</u> 46-61	5.58	<u>0.87</u> 0.80-0.95	0.04
26 VI	1V	3	<u>28.6</u> 27-30	1.53	<u>60.0</u> 53-69	8.09	<u>0.88</u> 0.85-0.90	0.02
5 VII	II	156	<u>3.85</u> 3-5	0.61	<u>0.12</u> 0.05-0.15	0.03	<u>0.24</u> 0.23-0.28	0.01
14 VII	II	11	<u>4.0</u> 3-5	0.44	<u>0.1</u> 0.005-0.01	В пределах ошибок	<u>0.22</u> 0.20-0.23	0.01
	III	215	<u>8.08</u> 5-13	1.39	<u>1.08</u> 0.4-1.7		<u>0.67</u> 0.43-0.50	0.02
	1V	1	<u>30.0</u>		<u>62.0</u>		<u>0.83</u>	
25 VII	III	28	<u>10.6</u> 9-12	1.4	<u>2.75</u> 1.0-4.0	0.79	<u>0.43</u> 0.40-0.45	0.02
	1V	40	<u>14.8</u> 13-27	2.79	<u>5.9</u> 2.0-55.0	8.08	<u>0.89</u> 0.80-1.0	0.03
7 VIII	III	1	<u>10</u>		<u>2</u>		<u>0.45</u>	
	1V	49	<u>19.1</u> 12-27	2.76	<u>15.1</u> 3.0-43.0	7.30	<u>0.86</u> 0.80-0.95	0.03
20 VIII	1V	56	<u>22.5</u> 17-26	2.73	<u>23.8</u> 9.0-39.0	7.55	<u>0.84</u> 0.80-0.90	0.04
28 VIII	1V	45	<u>24.4</u> 20-28	3.04	<u>20.64</u> 9.0-35.0	6.23	<u>0.87</u> 0.80-0.95	0.04

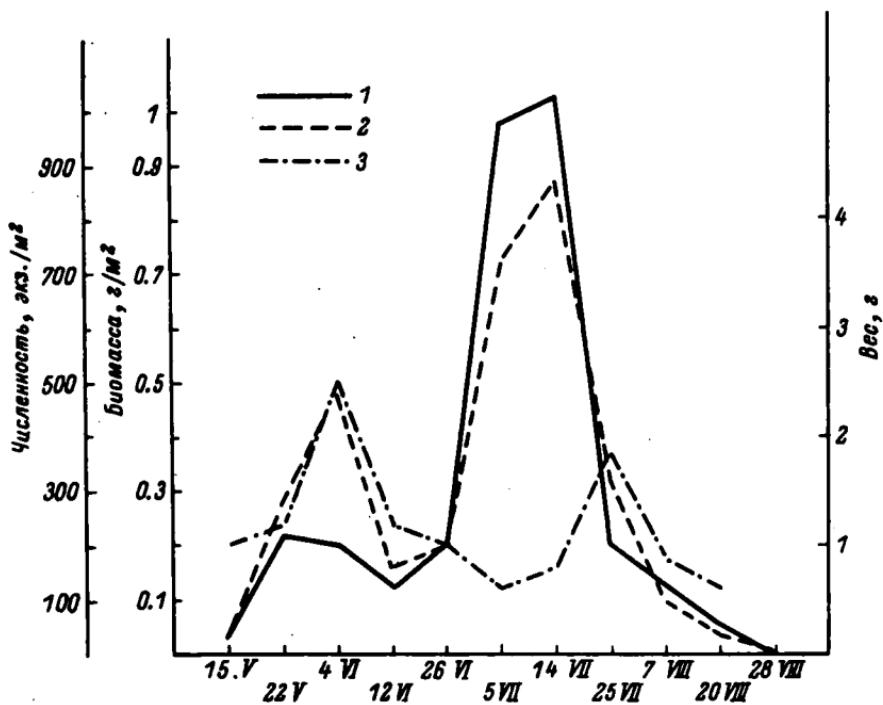


Рис. 19. Численность, биомасса и средний индивидуальный вес *Procladius* на ст. 42 в 1974 г.

1 – численность; 2 – биомасса; 3 – индивидуальный вес.

летом: наличие мелких личинок (2 мм длиной) в эти сроки является результатом 3 вылетов – в мае, августе и в конце сентября–октября.

В 1974 г. возрастной состав группы *Procladius* также был сложным. Сезонная динамика численности, биомассы и среднего индивидуального веса представлены на рис. 19. Видовая принадлежность личинок *Procladius* не установлена; кроме того, на младших возрастных стадиях личинки морфологически не различимы, поэтому мы вынуждены ограничиться только ориентировочным анализом.

Динамика общей численности и биомассы моллюсков (без унитид) представлена на рис. 20. Как видно из рисунка, биомасса моллюсков высока, а численность их незначительна: за исключением проб, взятых 5 и 14 июля, численность была менее 100 экз./м<sup>2</sup>. Постоянно встречаются несколько видов *Pisidium* (из которых преобладает *P. casertanum*); *Sphaerium scaldianum*, *Valvata piscinalis*. В первой половине июля численность растет за счет появления в пробах молоди *Pisidium casertanum*.

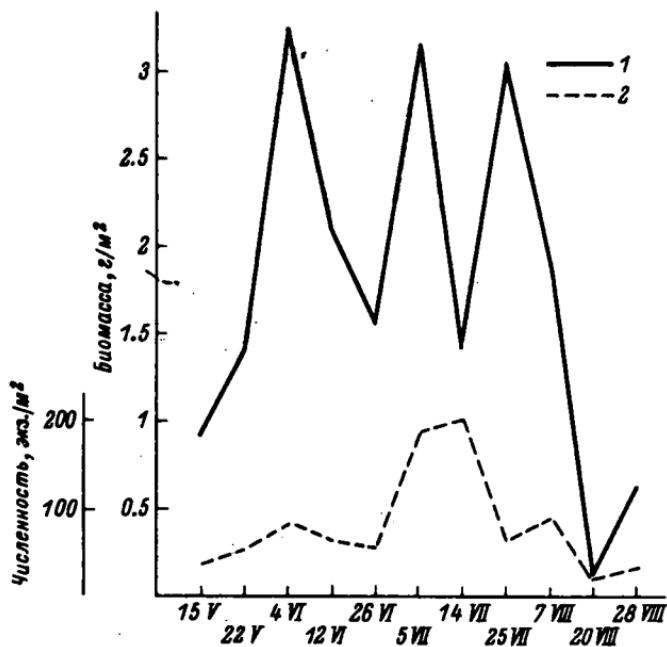


Рис. 20. Динамика численности и биомассы моллюсков на ст. 42 в 1974 г.

1 – биомасса; 2 – численность.

весом 2–3 мг и молоди *Valvata piscinalis* весом 6 мг. К концу лета численность постепенно уменьшается вследствие выедания моллюсков и их естественной смертности. Биомасса испытывает резкие колебания из-за попадания крупных особей *Valvata* и *Sphaerium*.

В 1974 г. мы изучали также сезонные колебания численности и биомассы донных и фитофильных беспозвоночных в ассоциациях горца и тростника в районе впадения р. Кубены в озеро.

В зарослях горца на заиленном песке обитает биоценоз *Mollusca-Pentapedium-Pelascolex ferox*. Доминирующие организмы составили 80–100% фауны, однако в отдельных пробах отмечены крупные изоподы и эфемериды, которые благодаря своей большой биомассе меняли процентное соотношение видов. Общая биомасса бентоса донного биоценоза невелика (рис. 21). Максимальные значения биомассы наблюдались в середине июня (за счет моллюсков) и в июле (за счет моллюсков и хирономид).

На самих растениях развивался биоценоз фитофилов *Naididae-Cricotopus gr. silvestris*, упомянутый выше как типичный для данной растительной ассоциации. Заметную роль в

численность за отрезок времени  $t$ ;  $ln$  – основание натуральных логарифмов;  $k$  – константа, показывающая скорость элиминации (ежесуточную). Продукция подсчитывалась для каждой декады по формуле

$$P = k \cdot t \cdot N_{cp} \cdot W_{cp} ,$$

где  $N_{cp}$  – ср. численность и  $W_{cp}$  – ср. инд. вес для декады:

$$N_{cp} = \frac{N_+ + N_0}{2} ,$$

$$W_{cp} = \frac{W_+ + W_0}{2} .$$

Расчеты велись отдельно для старшего поколения и для сеголеток. Продукция за вегетационный период (с мая по сентябрь) составила  $4.42 \text{ г}/\text{м}^2$ ; средняя биомасса –  $0.915 \text{ г}/\text{м}^2$ , Р/В – 4.8.

В окультуренных озерах Карелии (Попченко, 1973) биомасса *Potamothrix hammoniensis* варьирует от 0.8 до  $1.6 \text{ г}/\text{м}^2$ , годовая продукция – от 4.2 до  $5.6 \text{ г}/\text{м}^2$ , а Р/В=3.8–5.3. Таким образом, биомасса, продукция и Р/В-коэффициент для *P. hammoniensis* в оз. Кубенском оказались близкими к таковым за год в окультуренных малых водоемах Карелии.

Довольно высокое значение Р/В-коэффициента объясняет массовое развитие этого вида в условиях пресса хищных беспозвоночных (*Procladius*, *Cryptochironomus*) и рыб, а также при высокой численности *Chironomus plumosus*. По литературным данным (Jonasson, 1972), массовое развитие *Chironomus* отрицательно влияет на обилие *P. hammoniensis*. Ибо с илом, поглощаемым личинками *Chironomus*, уничтожается большое количество коконов олигохет.

Продукция *Chironomus plumosus* рассчитывалась по методу А.С. Константинова (1960) – по сумме приростов. Динамика интенсивности производственных процессов представлена на рис. 23. Максимальная продукция наблюдалась с середины июля по середину августа за счет роста личинок новой генерации. Суммарное значение продукции за сезон –  $37.8 \text{ г}/\text{м}^2$ . Средняя биомасса была равна  $9.8 \text{ г}/\text{м}^2$ , Р/В – 3.9. Полученный нами Р/В-коэффициент ниже, чем у *Ch. plumosus* в Шумейском затоне Волги – 6.9 (Константинов, 1960) и в Учинском водохранилище – 6–8.8 (Соколова, 1969), но выше, чем в оз. Красном – 2.5 (Андроникова и др., 1973).

Продукция *Procladius*, также вычисленная методом А.С. Константинова (1960), составила  $1.5 \text{ г}/\text{м}^2$ . Средняя биомасса за сезон была  $0.29 \text{ г}/\text{м}^2$ , Р/В – 5.1. В Учинском водохранилище (Соколова, 1973) Р/В-коэффициент для *Procladius* – 17–24.

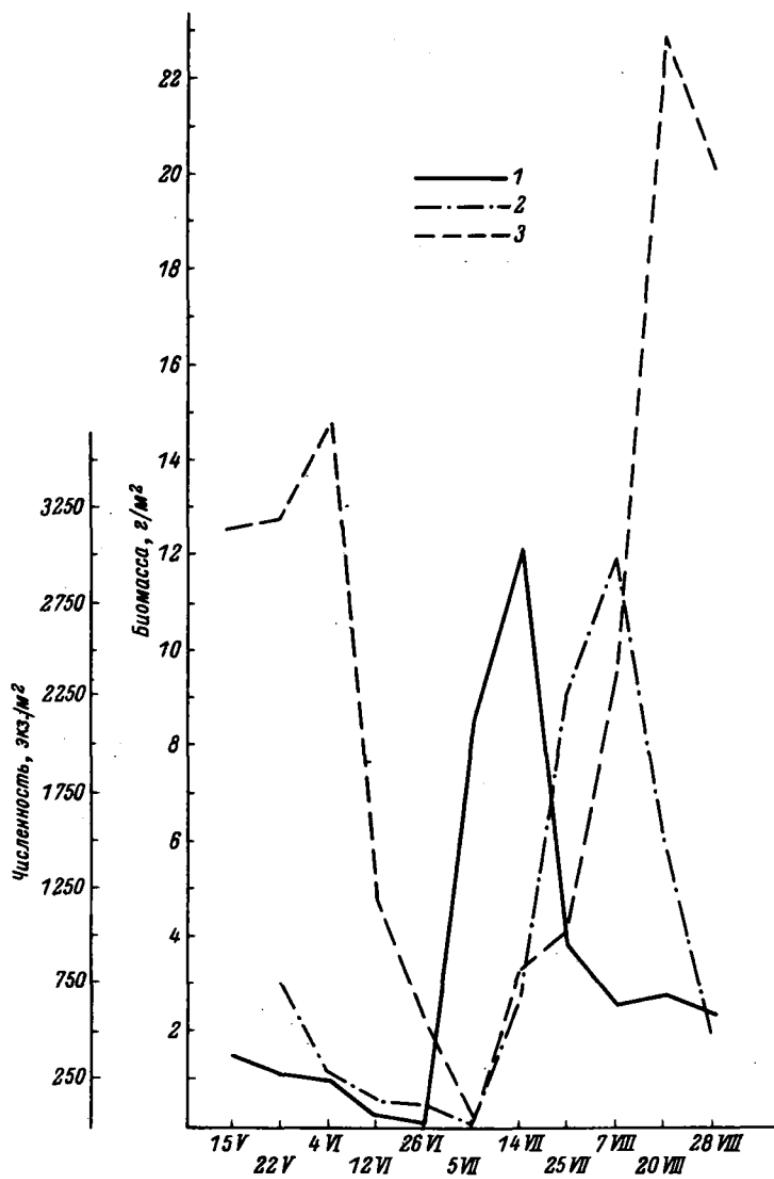


Рис. 23. Численность, биомасса и продукция *Chironomus plumosus* в центральной части оз. Кубенского в 1974 г.

1 – численность; 2 – продукция; 3 – биомасса.

Эти величины представляются нам несколько завышенными. В Отказненском водохранилище (Слепухина, 1973) Р/В-коэффициент для *Procladius* равнялся 5.4. В оз. Красном (Андроникова и др., 1973) он для *Procladius* составил 4.0.

По данным А.Ф. Алимова (Ivanowa, Alimov, 1971), для личинок группы *Procladius* характерен смешанный тип питания, поэтому, так же как это делает А.Ф. Алимов, 50% продукции *Procladius* мы включили в расчеты как продукцию мирных животных и 50% – как продукцию хищников.

*Cryptochironomus gr. conjugens* встречался не во все сроки наблюдений, поэтому его средняя биомасса составила всего 0.07 г/м<sup>2</sup>. В Рыбинском водохранилище *Cr. conjugens* имеет одну генерацию в год (Шилова, 1960). Мы выбрали для расчетов Р/В – 4.0, принятый в литературе для хищных хирономид с одной генерацией в год. Средняя биомасса составила 0.07 г/м<sup>2</sup>, продукция – 0.28 г/м<sup>2</sup>. Для моллюсков (без учета *Unionidae*) на широте оз. Кубенского следует принять Р/В равным 2.5 для рода *Sphaerium* и 3 – для рода *Pisidium* (устное сообщение А.Ф. Алимова). Для *Valvata piscinalis* и *Bithynia tentaculata* мы, вслед за С.И. Гавриловым (1970), приняли Р/В-коэффициент равным 1.5.

Исходя из принятых данных получаем:

$$\begin{aligned} \text{Pisidium} - B_{\text{cp}} &= 0.6 \text{ г/м}^2, P/B = 3, P = 1.8 \text{ г/м}^2, \\ \text{Sphaerium} - B_{\text{cp}} &= 0.73 \text{ г/м}^2, P/B = 2.5, P = 1.8 \text{ г/м}^2 \\ \text{Valvata} + \text{Bithynia} - B_{\text{cp}} &= 0.45 \text{ г/м}^2, P/B = 1.5, P = 0.67 \text{ г/м}^2. \end{aligned}$$

По известным формулам были рассчитаны продукция (P), рационы (C), затраты на обмен (R), ассимиляция (A) для массовых видов бентоса при K<sub>2</sub> = 4 (табл. 11).

Суммарная продукция мирных животных составила 48.67 г/м<sup>2</sup>, или 37.92 ккал./м<sup>2</sup>. Суммарная продукция хищников была равна 1.83 г/м<sup>2</sup>, или 1.48 ккал./м<sup>2</sup>. Рацион мирных животных достигал 157.85 ккал./м<sup>2</sup>, рацион хищников – 4.62 ккал./м<sup>2</sup>.

Известно, что чистая продукция P<sub>ч</sub> = P<sub>м</sub> + P<sub>х</sub> – C<sub>х</sub>. P<sub>ч</sub> для центральной части оз. Кубенского равнялась 34.78 ккал./м<sup>2</sup>.

Определенной характеристикой биомассы является соотношение рациона C<sub>х</sub>/C<sub>м</sub>. Для данного биоценоза оз. Кубенского это соотношение равно 3%; в оз. Красном (Андроникова и др., 1973) оно равнялось 5.9%; в Кривом и Круглом озерах (Алимов, Финогенова, 1971) – от 3 до 15%, в озере Кара-Куль (Хусаинова и др., 1973) – около 10%. По полученным нами в 1974 г. Р/В-коэффициентам (табл. 12) мы рассчитали продукцию массовых видов данного биоценоза в 1973 г. P<sub>ч</sub> оказалась равной 17.42 ккал./м<sup>2</sup>, отношение C<sub>х</sub>/C<sub>м</sub> – 7%. Более низкие величины продукции связаны с тем, что в 1973 г. средняя биомасса доминирующего вида *Ch. plumosus* была не 9.8 г/м<sup>2</sup> (как в 1974 г.), а всего 3.6 г/м<sup>2</sup>.

Таблица 11

Продукция бентоса на серых илах оз. Кубенского в 1973 г.

Организмы	$B, g/m^2$	$P/B$	$P, g/m^2$	Калорийность, ккал./г	$P, R, A, C, kkal./m^2$			
					$P$	$R$	$A$	$C$
Мирные								
1. Oligochaeta	1.5	4.8	7.20	1.0	7.20	10.8	18.0	30.0
2. Ch. plumosus	3.6	3.9	14.0	0.8	11.23	16.8	28.0	46.8
3. Procladius	0.35	5.1	1.78	0.8	0.42	2.14	3.55	5.91
4. Tanytarsus	0.02	10	0.20	0.8	0.16	0.24	0.40	0.66
5. Mollusca	2.57	3.0	7.71	0.3	2.31	3.46	7.47	12.3
Итого			30.89		22.32	33.44		95.66
Хищные								
1. Procladius	0.35	5.1	1.78	0.8	1.42	2.14	3.55	4.43
2. Cr. conjugens	0.22	4.0	0.88	0.8	0.71	1.06	1.77	2.2
3. Polypedilum breviantennatum	0.09	6.0	0.18	0.8	0.14	0.21	0.35	0.40
4. Cr. defecatus	0.02	4.0	0.08	0.8	0.06	0.09	0.15	0.20
Итого			2.92		2.33	3.50		7.23

Увеличение  $C_x/C_M$  более чем вдвое вызвано как более низкими биомассами Ch. plumosus, так и большим развитием Procladius в этом году ( $B_{ср. 1974 г.} = 0.28 \text{ г}/m^2$ ;  $B_{ср. 1973 г.} = 0.70 \text{ г}/m^2$ ).

Трехлетние наблюдения на оз. Кубенском показали, что его донная и фитофильная фауна характеризуется богатством систематического состава (245 таксонов беспозвоночных). Этому способствует разнообразие биотопов, малые глубины и обильное зарастание озера макрофитами.

Таблица 12

Продукция бентоса на серых илах Кубенского озера в 1974 г.

Организмы	B, г/м <sup>2</sup>	P/B	P, г/м <sup>2</sup>	Кало- рий- ность, ккал./г	P	R	A	C
					ккал./м <sup>2</sup>			
Мирные								
1. Oligochaeta	1.14	4.8	5.47	1.0	5.47	8.20	13.67	22.78
2. Ch. plur- mosus	9.8	3.9	38.22	0.8	30.57	45.80	76.42	127.37
3. Procladius	0.14	5.1	0.71	0.8	0.60	0.90	1.50	2.50
4. Pisidium	0.6	3.0	1.8	0.3	0.54	0.80	1.35	2.20
5. Sphaerium	0.73	2.5	1.8	0.3	0.54	0.80	1.35	2.20
6. Mollusca	0.45	1.5	0.67	0.3	0.20	0.30	0.50	0.80
Итого			48.67		37.92	56.80		157.85
Хищные								
1. Procladius	0.14	5.1	0.71	0.8	0.60	0.30	1.50	1.87
2. Cr. con- jugens	0.07	4.0	0.28	0.8	0.22	0.33	0.55	0.70
3. Chirono- midae	0.09	4.0	0.36	0.8	0.29	0.43	0.72	0.90
4. Odonata	0.1	4.0	0.4	0.8	0.32	0.48	0.80	1.0
5. Hydra- carina	0.02	4.0	0.08	0.6	0.05	0.07	0.12	0.15
Итого			1.83		1.48	2.21		4.62

Продуктивность отдельных участков дна зависит, в первую очередь, от особенностей динамики водных масс в озере. При минимальных значениях динамического фактора численность и биомасса бентоса близки к нулю из-за недостатка кислорода в придонном слое воды; при увеличении динамики вод продуктивность бентоса возрастает, создаются оптимальные условия для развития бионтов. Затем, при размывании илов на чистом песке биомасса бентоса снижается, приближаясь к нулю на песчаных и каменисто-песчаных грунтах, характеризующихся подвижностью.

На оз. Кубенском отчетливо выявляется роль ряда притоков, В устье рек Порозовицы, Уфтюги, Еды численность и биомасса бентоса значительно повышаются.

Фитофильная фауна зарослей жесткой надводной растительности в ряде случаев столь же богата и разнообразна, как и фауна погруженных растений, благодаря интенсивному развитию перифитона на стеблях тростника и камыша.

По величине средневзвешенной летней биомассы бентоса оз. Кубенское можно отнести к озерам мезотрофным. Межгодовые колебания численности и биомассы бентоса весьма значительны: 4 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 4.7 г/м<sup>2</sup> (1972 г.); 6.5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 10.2 г/м<sup>2</sup> (1974 г.).

Изучение сезонной динамики массовых видов позволило рассчитать продукцию бентоса на серых илах, которая составила в 1972 г. 17.42 ккал./м<sup>2</sup> и в 1974 г. - 34.78 ккал./м<sup>2</sup>. Получены Р/В-коэффициенты для *Potamothrix hammoniensis* (4.8), *Chironomus plumosus* (3.9) и *Procladius* (5.1). Вычислена „сумма тепла”, необходимая для развития одной генерации *Ch. plumosus* (800 градусо-дней).

В заключение я хочу выразить свою искреннюю признательность И.А. Рубцову, обработавшему мирмитид, Н.А. Акатовой, любезно согласившейся определить остракод, Б.А. Вайнштейну, обработавшему гидракарин, В.М. Глуховой, передавшей нам списки гелеид, и А.Ф. Алимову, чьи консультации оказали мне существенную помощь. Благодарю также сотрудников Института озероведения О.В. Белякову за определение кладоцер и копепод и В.В. Николаева за определение личинок ручейников.

## Л и т е р а т у р а

- А л и м о в А. Ф., Ф и н о г е н о в а Н.П. Продуктивность и использование энергии пищи в донных биоценозах двух северных озер. - ДАН СССР, 1971, т. 197, № 2, с. 460-463.
- А н д р о н и к о в а И.Н., Д раб к о в а В.Г., К у з ь м е н к о К.Н. и др. Продукция основных сообществ оз. Красного и его биотический баланс. - В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 15-19.
- Б о р у ц к и й Е.В. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера. - Тр. лимнол. ст. в Косине, 1939, т. 22, с. 156-195.
- Г а в р и л о в С.И. Бентос оз. Дривяты и его продуктивность. - В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 106-125.
- Г р а н д и л е в с к а я - Д е к с б а х М.Л. Материалы к биологии *Chironomidae* различных водоемов. К вопросу

- о колебаниях количества и биомассы личинок. - Тр. лимнол. ст. в Косине, 1935, т. 19, с. 145-182.
- Драко М.М., Арабина И.П., Сергеев А.И. Сезонная и годовая динамика кормового бентоса в озерах Нарочь, Мястро и Баторин. - В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 134-140.
- Константинов А.С. Влияние температуры на скорость роста и развития личинок хирономид. - ДАН СССР, 1958а, т. 120, № 6, с. 1362-1365.
- Константинов А.С. О типе роста личинок хирономид. - ДАН СССР, 1958б, т. 120, № 5, с. 1151-1154.
- Константинов А.С. К методике определения продукции кормовых для рыб животных. - Научные доклады высшей школы, биол. науки, 1960, № 4, с. 59-62.
- Кузнецов В.В. О некоторых особенностях биологической продуктивности беспозвоночных с длительным жизненным циклом в северных морях. - Журн. общ. биол., 1958, т. 19, вып. 6, с. 467-471.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. - Тр. Биол. ст. „Борок“, 1955, вып. 2, с. 32-88.
- Озеро Кубенское. Ч. I. Гидрология. Л., 1977. 308 с.
- Озеро Кубенское. Ч. II. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л., 1977. 220 с.
- Поддубная Т.Л., Митропольский В.И., Шилова А.И., Зеленцов Н.И. Донная фауна Рыбинского водохранилища по материалам 1968 г. - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 42-56.
- Попченко В.И. Продуктивность малошетинковых червей в малых гумифицированных водоемах Карелии. - В кн.: Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Таллин, 1973, с. 84-88.
- Распопов И.М., Слепухина Т.Д., Воронцов Ф.Ф., Рычкова М.А. Роль динамики вод в формировании биоценозов литорали оз. Кубенского. - В кн.: Тез. докл. III съезда ВГБО. Т. 2. Рига, 1976, с. 235-236.
- Слепухина Т.Д. Зообентос. - В кн.: Отказненское водохранилище (занятие и гидробиология). Л., 1973, с. 156-164.
- Слепухина Т.Д. Зообентос литорали Онежского озера. - В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 169-182.
- Соколова Н.Ю. Продукция хирономид Учинского водохранилища. - В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1969, с. 226-240.
- Соколова Н.Ю. Экология донных беспозвоночных подмосковных водохранилищ. Автореф. докт. дис., М., 1973, 36 с.

- С т а л ь м а к о в а Г.А. Зообентос Ладожского озера. - В кн.: Биологические ресурсы Ладожского озера (Зоология). Л., 1968, с. 4-71.
- Т и т е н к о в И.С. Рыбохозяйственное значение Кубенского озера. - В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 111-139.
- Х у с а и н о в а И.З., М и т р о ф а н о в В.П., М а м и- л о в а Р.Х., Ш а р а п о в а Л.И. Биологическая про- дуктивность оз. Каракуль. - В кн.: Продукционно-биологиче- ские исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 32-44.
- Ч и р к о в а З.Н., М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф.Д. О микробентосе озер Белого, Кубенского и системы Северо-Двинского канала. - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 63-81.
- Ш и л о в а А.И. К систематике рода *Tendipes* Mg (Dipte- ra, Tendipedidae). - Энтомологическое обозрение, 1958а, т. 34, вып. 2, с. 434-451.
- Ш и л о в а А.И. О сроках вылета и количестве генераций *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище. - Бюлл. Ин-та биол. водохр., 1958б, № 1, с. 26-30.
- Ш и л о в а А.И. О сезонном изменении популяции *Tendipes plumosus* L. и *T. tentans* F. в Рыбинском водохра- нилище. - Тр. Ин-та биол. водохр., 1960, № 3 (6), с. 129- 142.
- I v a n o v a M.В., A l i m o v A. F. The eco- logical and physiological characteristics of the most abundant species of zooplankton and zoobenthos in two northern lakes. - In: Limnologorum conven- tus XVIII. Abstracts of communications. Leningrad, 1971, p. 39.
- J o n a s s o n P. M. Ecology and production of the production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in lake Esrom. Oikos, Suppl. 14, 1972, 148 p.

## СПИСОК БЕСПОЗВОНОЧНЫХ БЕНТОСА ОЗ. КУБЕНСКОГО

Тип COELENTERATA

## Класс HYDROZOA

Peltomachydra oligactis  
(Pallas)

Hydra vulgaris (Pallas)

## Класс BRYOZOA

Plumatella fungosa  
(Pallas)Тип NEMATHELMINTHES

## Класс TURBELLARIA N.DET.

## Класс NEMATODA N.DET.

## Тип ANNELIDA

## Класс HIRUDINEA

Batracobdella paludosa  
(Carena)

Glossiphonia complanata (L.)

G. heteroclitia (L.)

Helobdella stagnalis (L.)

Haemopis sanguisuga (L.)

Herobdella testacea (Savigny)

## Класс OLIGOCHAETA

Stylaria lacustris L.

Arcteonais lomondi (Martin)

Ripistes parasita (Schmidt)

Dero obtusa Udekem.

Nais pseudobtusa Piguet

N. barbata Müller

N. simplex Piguet

N. behningi Mich.

Nais communis Piguet

N. elinguis Piguet

N. variabilis Piguet

N. pardalis Piguet

Ophidonaia serpentina  
(Müller)

Uncinaria uncinata (Oersted)

Homochaeta naidina

Bretscher

Chaetogaster diaphanus  
(Gruithuisen)

Ch. langi Bretscher

Aulodrilus limnobioides  
Bretscher

A. pluriseta (Piguet)

A. pigueti Kowalevski

Limnodrilus udekemianus  
Claparède

L. helveticus Piguet

L. hoffmeisteri Claparède

Limnodrilus sp. juv.

Isochaetides newensis (Mich.)

Potamothrix hammoniensis (Mich.)

Psammoryctides albicola (Mich.)

P. barbatus (Grube)

Tubifex tubifex (Müller)

Peloscolex ferox  
(Eisen)

Tubificidae gen. sp. juv.

Lumbriculus variegatus (Müller)

Lumbriculidae gen. sp.

Enchytreidae gen. sp. juv.

Тип MOLLUSCA

## Класс GASTROPODA

Limnea stagnalis (L.)

Radix lagotis (Schrank)

R. ovata (Müller)

Galba palustris (Müller)

G. truncatula (Müller)

Physa fontinalis (L.)

Planorbis carinatus Müller

P. planorbis (L.)

*Coretus corneus* (L.)  
*Anisus vortex* (L.)  
*A. vorticulus* (Tro-  
schel)  
*A. spirorbis* (L.)  
*A. contortus* (L.)  
*Gyraulus albus* (Müller)  
*G. gredleri* (Bielz)  
*G. laevis* (Alder)  
*Armiger crista* (L.)  
*Ancylus fluviatilis* Müller  
*Acroloxus lacustris* (L.)  
*Valvata piscinalis* (Müller)  
*V. pulchella* Studer  
*V. cristata* Müller  
*Viviparus viviparus* (L.)  
*Bithynia tentaculata* (L.)  
*B. leachi* (Sheppard)

Класс BIVALVIA

*Unio tumidus* Philipsson  
*Anodonta piscinalis*  
Nilsson  
*A. complanata* (Ziegler)  
*Sphaerium corneum* (L.)  
*Shp. scaldianum* (Nor-  
mand)  
*Sph. nitidum* Clessin  
*Sph. radiatum* Wester-  
lund  
*Sph. lacustris* (Müller)  
*Pisidium amnicum* (Müller)  
*P. subtilestriatum* Lindh.  
*P. supinum* A. Schmidt  
*P. henslowanum* (Sheppard)  
*P. casertanum* (Poli.)  
*P. ponderosum* Stelfox  
*P. subtruncatum* Malm.  
*P. lilljeborgi* Clessin  
*P. pulchellum* Jenyns  
*P. obtusale* Jenyns  
*P. hibernicum* West.  
*P. milium* Held.

*P. moitesserianum* Paladelhe  
*Dreissena polymorpha*  
(Pallas)

Тип ARTHROPODA  
Класс CRUSTACEA  
П/класс Malacostraca  
Отр. Isopoda

*Asellus aquaticus* L.  
Отр. Amphipoda  
*Gammarus lacustris* Sars  
П/класс Entomostraca  
Отр. Copepoda  
(опр. О.В. Беляковой)

*Eucyclops macrurus* Sars  
*Paracyclops affinis* Sars  
*Acanthocyclops viridis*  
(Jur.)  
*A. langvidoides* (Lill.)  
*Mesocyclops leuckarti*  
(Claus)  
*M. oithonoides* Sars  
Отр. Euphilopoda  
П/отр. Cladocera  
(опр. О.В. Беляковой)  
*Sida crystallina* (O.F. Müll.)  
*Diaphanosoma brachyurum*  
Lievin  
*Daphnia longispina* O.F.  
Müll.  
*D. cucullata* Sars  
*Simocephalus vetulus* (O.F.  
Müll.)  
*Ceriodaphnia pulchella* Sars  
*Scapholebiris mucronata*  
(O.F. Müll.)  
*Ilyocryptus agilis* Kurz  
*Eurycercus lamellatus* (O.F.  
Müll.)

*E. gracilis* Lilljeborg  
*Campnocercus rectirostris*  
 Schoedler  
*Acroperus harpae*  
 (Baird)  
*Peracantha truncata*  
 (O.F. Müll.)  
*Alonopsis elongata*  
 (Sars)  
*Chydorus sphaericus*  
 (O.F. Müll.)  
*Pleuroxus striatus*  
 Schoedler  
*Alona affinis* Leydig  
*A. guttata* Sars  
*A. intermedia* Sars  
*Bosmina longirostris*  
 (O.F. Müll.)  
*Polyphemus pediculus*  
 (L.)  
 Отр. Ostracoda  
 (опр. Н.А. Акаторовой)

*Ilyocyparis decipiens*  
 Masi.  
*Il. brady* G.O. Sars  
*Notodromas monacha*  
 (O.F. Müll.)  
*Cypris pubera* (O.F.  
 Müll.)  
*Eucypris serrata* G.W.  
 Müll.  
*Dolerocypris fasciata*  
 O.F. Müll.  
*Cypridopsis vidua* O.F.  
 Müll.  
*Cyclocypris ovum* (Ju-  
 rine)  
*C. serena* (Koch.)  
*C. laevis* (O.F. Müll.)  
*Cypria exsculpta* (F.)  
*C. ophthalmica* (J.)  
*Candonia candida* O.F.  
 Müll.  
*C. fabaeformis* (F.)  
*C. crispata* Klie  
*C. mülleri* Hartwig

*C. levanderi* Hirschmann  
*Candonia* sp. sp. juv.  
*Darwinula stevensoni* Br.  
 et Rob.  
*Cytherissa lacustris* G.O.  
 Sars  
*Limnocythere sancti-patricii*  
 Br. et Rob.  
*L. inopinata* (Baird.)  
 Класс ARACHNOIDEA  
 Отр. Araneina  
*Argyroneta aquatica* Cl.  
 Отр. Acarina  
 П/отр. Hydracarina  
 (опр. Б.А. Вайнштейном)  
*Lebertia porosa* S. Thor.  
*L. densa* Koenike  
*Limnesia undulata* (Müell.)  
*L. maculata* (Müell.)  
*L. connata* Koenike  
*Hygrobates longipalpis*  
 (Hermann)  
*H. longiporus* S. Thor.  
*H. foreli* (Lebert.)  
*Unionicola figuralis* (Koch.)  
*Forelia liliacea* (Müell.)  
*F. variegator* (Koch.)  
*Piona conglobata* (Koch.)  
*P. coccinea* (Koch.)  
*P. pusilla* (Neuman)  
*Brachypoda versicolor*  
 (Müell.)  
*Mideopsis orbiculatus*  
 (Müell.)  
 Класс INSECTA  
 Отр. Odonata  
*Sympycna fusca* Vanderlinder  
*Erythromma najas* Hansemann  
*Coenagrion* sp.

Отр. Ephemeroptera	Cryptochironomus gr. camp-tolabis Kieff.
Polymitarcys virgo Oliv.	C. gr. fuscimanus Kieff.
Baetis sp.	C. gr. ussouriensis Tshern.
Ephemerella ignita Poda	C. gr. defektus Kieff.
Отр. Hemiptera	C. gr. conjugens Kieff.
Corixidae sp. (larvae)	C. gr. viridulus F.
Micronecta minutissima L.	C. gr. pararostratus Lenz
Отр. Coleoptera	Cryptochironomus sp.
Hygrotus sp. larvae	(Tendipedinae "gen. N7")
Ilybius sp. larvae	Lipina
Philydrus sp. larvae	Pseudochironomus gr.
Donacia sp. larvae	prasinatus Staeg.
Отр. Trichoptera (опр. В.В. Николаевым)	Glyptotendipes polytomus Kieff.
Holocentropus sp.	G. gr. gripekoveni Kieff.
Neureclipsis bimaculata L.	Chironomus plumosus L.
Phryganea grandis L.	Ch. f. l. plumosus-reductus Lenz.
Ph. bipunctata Retz.	Ch. f. l. reductus Lipina
Molanna angustata Curt.	Ch. f. l. bathophilus Kieff.
Molanna sp.	Ch. f. l. salinarius Kieff.
Athrepsodes sp.	Einfeldia f. l. pagana Mg.
Mystacides sp.	E. gr. carbonaria Mg.
Triaenodes sp.	Limnochironomus gr. tritomus Kieff.
Oecetis ochracea Curt.	Polypedilum gr. convictum Walk.
Limnephilus sp.	P. gr. nubeculosum Mg.
Отр. Diptera	P. gr. scalaenum Schr.
Сем. Chironomidae	P. breviantennatum Tshern.
Stempelina gr. bausei Kieff.	Polypedilum sp. (Tendipedinae "gen. N3") Lipina
Micropsectra gr. trivialis Kieff.	Pentapedilum exsectum Kieff.
Tanytarsus gr. lobatifrons Kieff.	Allochironomus Kieff.
T. gr. gregarius Kieff.	Endochironomus gr. dispar Mg.
T. gr. mancus v.d. Wulp	End. gr. tendens F.
T. gr. lauterborni Kieff.	Stictochironomus "connex-tens N2" Lipina
	Tendipedini gen. ? 1 macrophthalmia Tshern.
	Paratendipes gr. albimanus Mg.
	Microtendipes gr. chlo-ris Mg.

- Syndiamesa branickii*  
 (Nowicki)  
*Trissocladius zalutschikola* (Lipina)  
*T. fontinalis* (Tshern.)  
*Eukiefferiella longicalar*  
 (Kieff.)  
*E. similis* Goetebuer  
*E. longipes* Tshern.  
*Orthocladius gr. saxicola*  
 Kieff.  
*O. consobrinus* (Holm.)  
*Cricotopus gr. silvestris*  
 (Fabr.)  
*C. algarum* Kieff.  
*C. latidentatus* Tshern.  
*C. biformis* Edwards  
*Psectrocladius gr. psilopterus* Kieff.  
  
*P. simulans* Johansen  
*P. septentrionalis* Tshern.  
*Microcricotopus bicolor*  
 (Zetterstedt)  
*Pseudosmittia virgo* (?)  
 Strenzke  
*Corynoneura scutellata*  
 Winner  
*C. celeripes* Winner  
*Procladius Skuze*  
*Ablabesmyia gr. monilis* L.  
  
 Сем. Heleidae  
 (опр. В.М. Глуховой)  
  
*Palpomyia tibialis* (Meigen.)  
*Bezzia* sp.  
*Mallochohelea* sp.

## Глава 4

### ОСТРАКОДЫ ОЗ. КУБЕНСКОГО, А ТАКЖЕ ОЗЕР ВОЖЕ И ЛАЧА<sup>1</sup>

Материалом для настоящей главы послужили сборы Слепухиной Т.Д. в июле 1972–1973 гг. и в июне 1974 г. на озерах Кубенском и Воже, а также пробы Фадеевой Г.В. (Архангельское отд. ГосНИИРХа) из озера Лача, собранные в мае–октябре 1973 г. и в августе 1974 г. Большинство проб (30 из 50-ти) в оз. Кубенском взяты дночерпателем на глубинах от 2 до 4 м, сачком среди прибрежных зарослей и ополаскиванием растений. В оз. Лача половина сборов (30 проб) произведена в зарослях растений, другая часть – дночерпателем на глубинах от 1.5 до 2 м.

При просмотре более чем сотни проб обнаружено 24 вида остракод, из которых 6 впервые приводятся для зоны тайги (отсутствующие в сводке Леффлера (Leffler, 1967)), а *Candona mülleri Hartwig* – новый вид для фауны СССР. Они отмечены в списке звездочкой.

Ниже приводится список остракод с указанием их местонахождений и некоторыми замечаниями систематического порядка.

\**Цуосуприс bradyi* G.O. Sars. Найден в июле 1972 г. в шести пробах в оз. Кубенском на илистых и глинистых грунтах на глубине от 1.5 до 3.5 м. Численность – до 50 экз./м<sup>2</sup>.

\**Цуосуприс decipiens* Masi. Обычный компонент речной фауны, найден в оз. Кубенском в зарослях рдеста на глубине 3.1 м в июле 1972 г. (2 экз., самец с длиной раковинки 0.98 мм, самка – 0.99 мм) и в оз. Лача в августе 1974 г. на глубине 1.1 м.

*Notodromas monacha* (O.F. Müller). Обычная для литорали больших озер летняя форма. Единичные экземпляры обнаружены в конце июля–начале августа 1972 г. среди зарослей ситника в Токовском заливе и в пойме р. Кубены на глубине 0.3 м.

\**Eucypris serrata* G.W. Müller. Единственный экземпляр летней формы, характерной для мелких весенних водоемов, найден в той же пробе, что и предыдущий вид.

*Dolercypris fasciata* O.F. Müller. Одна из наиболее часто встречающихся остракод в июльских пробах 1972 г.

<sup>1</sup> Глава написана Н.А. Акаторовой (Зоологический институт АН СССР)

оз. Кубенского. Найдена в ополосках осоки, ситняга, рдеста, тростника с глубины от 0.3 до 4 м и на илах с примесью песка и растительных остатков. В пойме р. Кубены в 1972 г. достигла численности 675 экз./м<sup>2</sup>. В оз. Лача эта теплолюбивая форма не обнаружена.

Cypridopsis viaua O.F. Müller. Этот вид как по частоте встречаемости, так и по численности (от 60 до 400 экз./м<sup>2</sup>) должен быть назван ведущим среди остракод оз. Кубенского. Найден в ополосках горца земноводного, тростника, ежеголовника, стрелолиста, ситняга, рдеста, осоки и в донных пробах с глубин от 1.4 до 3.1 м (илы с растительными остатками). В августе 1973 г. найден в оз. Воже среди зарослей камыша; в р. Вондонге в июле 1973 г. – в группировках урути, ежеголовника и камыша. В оз. Лача этот вид – основной, встречавшийся во всех (за малым исключением) – пробах, взятых с растений в августе 1974 г. Однако в пробах, взятых дночертателем в 1973 г., этот вид не встречен.

Cyclocypris ovum (Jurine). Обычный вид, убиквист; в пробах оз. Кубенского найден в июле 1972 г. в зарослях осоки и кувшинки, а также на темном иле с растительными остатками на глубине 1.2 м.

Cyclocypris serena (Koch). Единичные экземпляры найдены в заливе Токовском оз. Кубенского и у с. Бережки в июле 1972 г. в зарослях рдеста и тростника, а также в августе 1973 г. в оз. Лача у истока р. Онеги в сообществе камыша.

Cyclocypris laevis (O.F. Müller). В оз. Кубенском встречены единичные экземпляры среди зарослей тростника и рдеста (20 экз./м<sup>2</sup>).

Cypris excispta (Fischer). Обнаружен (июль, август 1972 г.) в оз. Кубенском в протоке среди зарослей кувшинок и в пойме р. Кубены. В обоих случаях – на грунтах с большой примесью растительных остатков. Длина раковинок самок 0.82–0.88, самцов – 0.72 мм.

Cypris ophthalmica (Jurine). В оз. Кубенском найден совместно с предыдущим видом. Численность в протоке достигала 520 экз./м<sup>2</sup>. В оз. Лача единичные экземпляры обнаружены в пробах в 1973 г. и 1974 г. Длина раковинок самок 0.63 мм, самцов – 0.61 мм.

Cypris pubera O.F. Müller. Довольно большое число раковинок, частью сохранивших конечности рачка, было захвачено дночертателем в пойме р. Кубены 2 августа 1972 г. Вид, типичный для мелких весенних водоемов.

Candonia candida O.F. Müller. Взрослые формы этого вида, широко распространенного на севере европейской части СССР, были найдены в оз. Кубенском только в сентябрь–октябре 1972 г. и в оз. Лача – также в сентябре. В остальное время года молодь этого рачка встречалась в 15 пробах, взятых дно-

черпательем на грунтах на глубинах от 1.2 до 4.5 м (численность не более чем 20-80 экз./м<sup>2</sup>).

Candonia protzi Hartwig. Половозрелые экземпляры самок и один самец этого холодолюбивого европейского вида найдены только в октябре 1973 г. в оз. Лача в истоке р. Онеги при температуре воды 9° С.

Candonia pratensis Hartwig. В оз. Лача найден только один самец, смытый со стеблей тростника (14 VIII 1974 г.). Длина раковинки - 0.78 мм, высота - 0.39 мм.

\*Candonia cf. crispata Klie. Экземпляры этого рака из группы *compressa* встречены в оз. Кубенском в июле 1972 г. в пробах, взятых на глубинах 1.2 и 1.4 м среди зарослей горца, и в начале августа того же года в пойме р. Кубены в пробах илов с растительными остатками, отобранных с глубины 0.3-0.4 м. Длина раковинок самок - 0.94 мм, высота - 0.53 мм, самцов - 0.98 мм и 0.55 мм. По форме и размерам как сбоку, так и со спинной стороны раковинки, этот вид можно отождествить с *C. crispata* Klie (Klie, 1936, 1938; Fig. 174, 175); строение ног третьей пары также свидетельствует в пользу этого. Передняя щетинка предпоследнего членика второй пары антенн самца составляет 6/11 длины дистального членика этих антенн. Однако три придатка копулятивного аппарата, из которых средний, как указывает Кли (1936), особенно примечателен у *C. crispata*, расположены несколько иным образом (рис. 24), что и удерживает нас от идентификации наших экземпляров с этим видом, впредь до более тщательного исследования его различных форм.

Candonia levanderi Hirschmann. Обнаружен в оз. Кубенском в небольшом количестве в июле 1972 г. и июне 1974 г. в пяти пробах на илистом песке на глубине 3 м. В оз. Лача найден 7 сентября 1973 г. на сером илу с комками глины на глубине 1.2 м.

\*Candonia caudata Kaufmann. Один экземпляр (самец) найден в пробе, взятой в р. Кубене, 2 августа 1972 г. В оз. Лача этот вид встречен в мае 1973 г. Половозрелые самки имеют длину раковинки 1.18 мм, высоту - 0.47 мм.

Candonia fabaeformis Fischer. Обнаружен в количестве 5 экз. в одной лишь пробе, взятой среди зарослей различных растений в оз. Кубенском 29 июля 1972 г. Длина раковинки самца - 1.17-1.2 мм, высота - 0.57-0.61 мм.

\*Candonia mülleri Hartwig. В пробе от 2 августа 1972 г., взятой в пойме р. Кубены на глубине 0.3-0.4 м, найден всего один экземпляр самца этого вида, до сих пор не приводимого в списках фауны СССР. *C. mülleri* - обитатель мелких высыхающих луговых луж - известен из окрестностей Берлина и из Венгрии (Klie, 1938).

Darwinula stevensoni (Br. et Robertson). Единичные экземпляры встречены всего на трех станциях в оз. Кубенском в июле 1972 г. на глубинах 3.5-4 м. Максимальная

Рис. 24. Копулятивный аппарат.



численность – 462 экз./м<sup>2</sup>. В оз. Лача встречен в смывах с тростника, рдеста и телореза; с мая по октябрь 1973 г. В оз. Воже найден 23 июля 1973 г. на голубой глине на глубине 1.5 м. *Cytherissa lacustris* G.O. Sars. Единичные экземпляры встречены в оз. Кубенском в июле 1972 г. и в мае–июне 1973 г. в пробах, взятых с глубин 1.5 и 3–4 м, и в оз. Лача – в мае, августе и сентябре 1973 г.

*Limnocythere inopinata* (Baird). Типичный представитель речной фауны. В оз. Кубенском встречен в июле 1972 г. в устьях рек Уфтиги, Мал. и Бол. Пучкасов и у с. Бережки в зарослях тростника на глубине 2–4 м.

*Limnocythere sancti-patricii* Br. et Robertson. В трех пробах в оз. Кубенском, взятых в июле 1972 г. на глубине около 2 м, в незначительном количестве (до 12 экз./м<sup>2</sup>) найдены представители этого озерного вида. В июне 1973 г. этот вид был встречен на глубине 4.2 м (25 экз./м<sup>2</sup>). В оз. Лача в октябре 1972 г. поймана одна самка, длина раковинки которой 0.86 мм; длина раковинки самца (из оз. Кубенского) равна 0.82 мм, высота – 0.41 мм.

\* \* \*

Таким образом, фауна остракод оз. Кубенского насчитывает 22 вида. Из приведенного выше списка видно, что в нем отсутствуют два вида – *Candonia protzi* и *C. pratensis*, найденные в оз. Лача.

Ряд форм не являются характерными для озера. Это обитатели временных водоемов, обнаруженные только в пойме р. Кубены: *Cypris pubera*, *Eucypris serrata*, *Candonia müllerii*, а также речные формы – *Цуосиприс decipiens* и *Limnocythere inopinata*, отмеченные в озере в местах впадения притоков.

Остальные виды по месту своего обитания в озере распадаются на 2 группы. Так, виды *Cyclocypris* и *Cypridopsis* явно тяготеют к растительным сообществам, виды *Candonia*, *Cytherissa* и *Limnocythere sancti-patricii* обитают в илах.

В количественном отношении наиболее богатой оказалась проба, взятая 29 июля 1972 г. среди зарослей стрелолиста и ситняги на темном иле с растительными остатками – 1760 экз./м<sup>2</sup>, где главную массу составлял *Cypridopsis vidua* и несколько меньшую – *Candonia sp. sp. juv.* Численность остракод в пойме р. Кубены также была высока – 1800 экз./м<sup>2</sup>, где главенствующая роль принадлежала *Dolerocypris fasciata* (675 экз./м<sup>2</sup>), несколько меньшая – *Cypridopsis vidua* и *Cypris ophthalmica* (400 и 375 экз./м<sup>2</sup>). Наименьшая численность остракод оз. Кубенского составила 12.5 экз./м<sup>2</sup>. По частоте встречаемости *C. caudata* преобладала над другими видами. Более теплолюбивые виды – *Dolerocypris fasciata* и *Cypridopsis vidua* – встречались только однажды в конце июня 1974 г. Фауна остракод оз. Воже представлена в наших сборах тремя видами: *Cypridopsis vidua*, *Candonia sp. juv.* и *Darwinula stevensoni*. Состав видов ракушковых раков оз. Лача вдвое меньше, нежели в оз. Кубенском. Здесь найдено 11 видов.

Общие для фауны обоих озер – это виды, населяющие заросли. В августе 1974 г. в оз. Лача, среди зарослей первая роль принадлежала *Cypridopsis vidua*. Этот вид был представлен (иногда в довольно больших количествах) почти во всех пробах, взятых с любого вида растений: урути, стрелолиста, ежеголовника, телореза, камыша, тростника и рдеста. По частоте встречаемости за ними следуют *C. ovum*, найденный на тростнике и рдесте. В отдельных пробах отмечен *Darwinula stevensoni* – на телорезе, тростнике и рдесте. Только на рдесте встречен *Cypris ophthalmica*, а в одной из проб, взятых в зарослях тростника, – *Candonia pratensis*. Наиболее богатой фауной остракод обладают заросли рдеста и тростника (6–7 видов раков).

Совершенно другой состав видов находим на чистых илах, илах с песком, илах с растительными остатками: *Candonia candida*, *C. caudata*, *C. protzi*, *Cytherissa lacustris*, *Darwinula stevensoni* и *Limnocythere sancti-patricii*.

В зоogeографическом отношении интереснее донная фауна, так как виды, обитающие в зарослях, относятся целиком к широко распространенным формам с голарктическим распространением.

Находки остракод в озерах Кубенском, Воже и Лача позволили продвинуть в более высокие широты северную границу распространения ряда видов кандон: *C. protzi*, *C. fabaeformis*, *C. pratensis*, а также *Hyoscypris bradyi*, *I. decipiens*.

#### Л и т е р а т у р а

- K l i e W. Ergänzungen zur Beschreibung der Ostracoden-Art *Candona crispata* mini. - Zool. Anz., 1936, Bd. 113, H. 9/10, S. 269-271.  
K l i e W. Ostracoda, Muschelkrebse. - Die Tierwelt Deutschlands. 34 Teil. Jena, 1938. 230 S.  
L ö f f l e r H. Ostracoda. - In: Limnofauna Europaea. Stuttgart, 1967, p. 162-178.

## Г л а в а 5

### МЕРМИТИДЫ (MERMITIIDAE, NEMATODA) ОЗ. КУБЕНСКОГО<sup>1</sup>

Фауна мермитид из озер Европы почти не изучена. Большая часть имеющихся сведений по времени восходит к началу века и почерпнута из материалов исследования двух озер Швейцарии – Фиервальдштетского и Невшательского (Нейенбургского). Первые и более или менее распознаваемые их описания и изображения (около 20 видов) сделаны Дэйди (Daday, 1913), Штейнером (Steiner, 1919) и Шмассманом (Schmassmann, 1914). По видовому составу мермитид два эти озера значительно различались. Описания немногих новых видов и родов были сделаны на материале исследования озер Германии (Hagmeier, 1912), Швейцарии (Steiner, 1923, 1932), Румынии (Coman, 1961). Сведения о мермитидах из озер нашей страны до последнего времени ограничивались перечнем лишь немногих, в основном уже известных западноевропейских видов. Эти сведения впервые были обобщены П.А. Положенцевым и А.К. Артюховским (1959).

К началу 60-х годов число известных видов мермитид из озер европейской части СССР составляло немногим более 20. И среди них лишь один (*Hydromermis contorta* (Linstow)) был общим для стоячих и текучих водоемов не только Европы и Азии, но и Северной Америки. Более детальное исследование представителей этого вида показало необычно широкую их изменчивость, что позволило сделать предположение, позднее неоднократно (Rarenti, 1964, 1965; Рубцов, 1972а, 1973) подтвержденное, о сборном характере этого вида, равно как и ряда других широко распространенных видов.

Первые значительные сборы пресноводных мермитид были сделаны сотрудниками Коми филиала АН СССР в Вашуткиных озерах (Ненецкий национальный округ Архангельской обл.). Таксономическим исследованием обнаружено среди них свыше 30 новых видов, из которых лишь немногие были найдены в смежных озерах, соединенных короткими протоками (Рубцов, 1972б). Богатый материал был собран за 12 лет сотрудниками Института зоологии и

1

Глава написана И.А. Рубцовым (Зоологический институт АН СССР).

ботаники АН Эстонской ССР в основном в двух смежных озерах – Чудском и Выртсъярв, но, кроме того, и в десятках других стоячих и текучих водоемах. В двух первых было обнаружено 35 видов, из которых лишь 8 были общими для обоих озер, но и они были представлены морфологически различающимися формами, которые трактовались как подвиды (Рубцов, 1973). Своеобразной, хотя и менее богатой по видовому составу, оказалась фауна мермитид из озера Зеленецкого на Кольском полуострове (Рубцов, 1976). А в таких озерах, как Хубсугул и Байкал (Рубцов, 1972б, 1976), обнаружено свыше 30 новых видов, при этом в последнем не только виды, но и род. Отсюда можно заключить, что крупные географические и исторически изолированные озера, как правило, имеют свою особую фауну мермитид. Мермитиды же из водохранилищ, созданных на реке Волге и представляющих собой слабо проточные водоемы, относительно бедны по видовому составу, но зато богаты по количеству особей. Так, в Гыбинском водохранилище в начале 60-х годов в массе господствовал один вид – *Strelkovimermis singularis* (Стрелков, 1964). В Куйбышевском водохранилище, где был собран богатейший по числу особей материал – свыше 600, обнаружено всего 10 видов (Рубцов, 1974б), в Волгоградском – 8 (Рубцов и Ипатьева, 1975). При этом виды эти значительно отличались от тех, что были встречены ранее в проточных водах Волги (Steiner, 1929).

Материал из оз. Кубенского был собран в 1972 г. экспедицией Института озероведения и передан Т.Д. Слепухиной автору для обработки. Мермитиды обнаружены лишь в 13 пробах. Всего выявлено и таксономически обработано 86 особей, включая взрослых червей, постпаразитических и паразитических личинок, добытых препарированием из хозяина. Хозяева описываемых здесь видов в большинстве случаев неизвестны. Однако можно заключить, что ими являются личинки различных видов хирономид, так как у близких к описываемым здесь видам хозяевами, как правило, являются именно они. Выведение постпаразитических личинок с последующим получением из них взрослых червей не практиковалось. Т.Д. Слепухина передала также 16 личинок хирономид с паразитическими личинками мермитид из родов *Spiculimermis*, *Octomyomeris* и *Hydromeris*.

В статье используются принятые нематодологами сокращения:  $L$  – длина тела в мм;  $a$  – отношение длины тела к его наибольшему диаметру;  $\beta$  – отношение длины тела к длине пищевода;  $c$  – отношение длины тела у самцов к длине хвоста;  $V$  – расстояние до вульвы, выраженное в % по отношению к длине тела. Все размеры (за исключением длины тела) даются в микронах (мкм), но, как ныне принято, для краткости единицы измерения опускаются. На рисунках цифры над масштабными линейками означают число мкм.

Голотипы всех новых видов хранятся в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде.

*Isomermis (?) papillata* sp. n.

Рис. 25.

♀  $L = 24$  мм;  $a = 81$ ;  $\beta = 3$ ;  $V = 49\%$

♀ Диаметр тела на уровне головных папилл 70–75, нервного кольца – 150–160, вульвы – 250–295, заднего конца трофосомы – 210–215, т.е. средние из этих величин относятся как 1:2.1:3.8:2.9. Нервное кольцо на расстоянии 265. Выделительная пора чуть позади нервного кольца. Кутикула толстая, явно слоистая, без видимой поперечной волокнистости, более или менее равномерной толщины: на головном конце и хвосте ~20–25, посреди тела ~18–20. Латеральные хорды перед нервным кольцом узкие (~1/4–1/5 диаметра тела) с клетками в 2–3 ряда, позади нервного кольца на большей части тела ширина их около 1/3 диаметра тела с клетками в 4–5 рядов, без видимых границ между клетками. 6 остро конических папилл, из которых латеральные слегка отставлены кзади, глубоко проникают в толстую кутикулу, имеют две сенсиллы, а дорсо- и вентролатеральные – три. Амфида небольшие, их округлое отверстие диаметром ~10 – позади латеральных папилл на расстоянии 5–6; размеры кармана 11x20. Рот конечный. Стома очень узкая. Передний край пищевода глубоко проникает в кутикулу (на 3/4 ее толщины), не образуя на конце утолщения; диаметр пищевода в передней части ~6, в задней половине ~2–3; его длина ~8мм. Трофосома спереди тупая, начинается позади нервного кольца на расстоянии 1/3 диаметра тела и не достигает заднего конца на диаметр тела; гранулы трофосомы сферические, мелкие – от 1–2 до 5–6 в диаметре. Вульва косая, перед серединой тела. Кутикула вокруг щелевидной вульвы с папиллами, которые спереди назад простираются на расстояние ~450. Вагина цилиндрическая, наклонена вперед, в вершинной трети дуговидно изгибается вниз и открывается в матку чуть ниже средины тела; ее диаметр над вульвой ~80–90, в вершинной трети – 50–60; общая длина ~380. Рукава матки короткие (~1 мм), широкие, неявственно отделены от более узких яйцеводов и наполнены яйцами на всем протяжении. Яичники полипропагаторные, на оптическом разрезе в 4–5 рядов; спереди и сзади не достигают конца тела на 1.2 мм. Яйца шаровидные, диаметром 35–40.

Отличается от *Isomermis rossica* Rubz. далеко заходящим в глубь кутикулы пищеводом без утолщений на конце, мелкими размерами амфида, толстой кутикулой, длинной и дуговидно изогнутой вагиной, более крупными размерами тела, наличием папилл вокруг вульвы. Своеобразие пищевода, заходящего глубоко в кутикулу головной капсулы без заметного утолщения, дуговидная форма вагины, – признаки таксономически важные и могут вызывать сомнения принадлежности этого вида к роду *Isomermis* Coman.

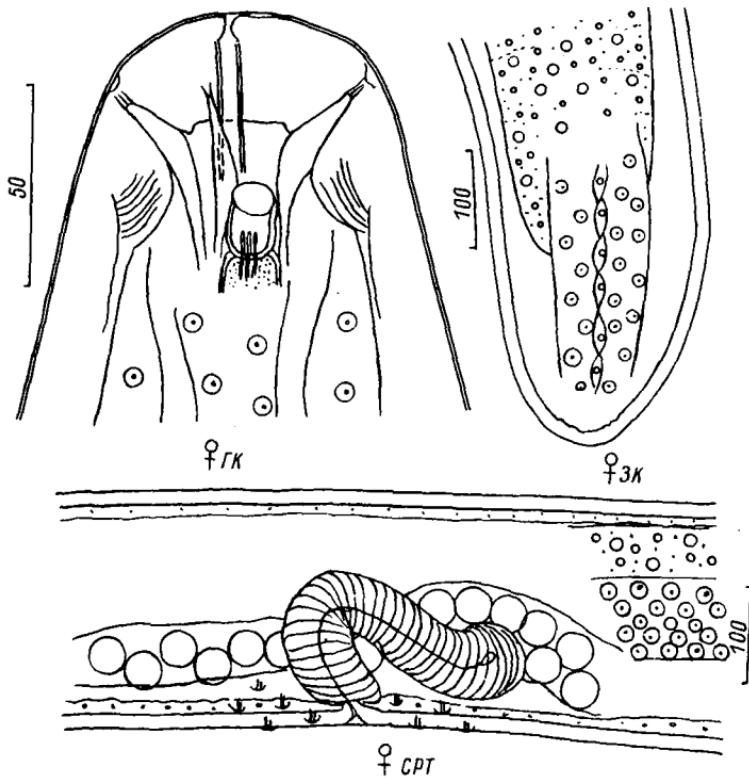


Рис. 25. *Isomermis papillata* sp. n., ♀.

Условные обозначения к рис. 25-38.

а<sub>1</sub> - амфид, вид сбоку; а<sub>2</sub> - то же, вид сверху; вагина, вид сбоку; вагина, вид сверху при яйцекладке; ГК<sub>1</sub> - головная капсула, вид сбоку; ГК<sub>2</sub> - то же, вид сверху; ГКЛ - то же личинки; ЖОЯ - железистый отдел яичника; ЗК - задний конец тела взрослого червя; ЗКЛ - то же личинки; ксп - кончик спикулы; лх - латеральные хорды; ма - матка; ПК - передний конец тела; ПО - половые органы; ПСР - поперечный срез тела; СРТ - средина тела; тр - трофосома; хп - хвостовой придаток; яи - яичник; яи<sub>1-4</sub> - участки яичника от его концов по направлению к яйцеводу (яцв).

Местонахождение и дата сбора.  
Вологодская обл., оз. Кубенское, устье р. Порозовицы, с глубины 0.4 м, 29.VII.1972.

Материал. 2 половозрелые ♀♀, одна из которых яйцекладущая.

Голотип. ♀ в препарате № 11018.

Род *Octomyomermis* Johnson

Типовой вид — *O. itascensis* Johnson — был описан из озера в штате Миннесота, США. Диагноз рода опубликован (Рубцов, 1972а, с. 86). Виды этого рода из водоемов СССР до сих пор не описывались, однако встречались автору, но их родовая принадлежность ранее не была распознана. К этому роду, по-видимому, относится, например, *Bathymermis leptoderma* Rubz., описанный нами недавно по постпаразитической личинке из Эстонии и за недостаточностью материала (отсутствие  $\sigma\sigma$  и взрослых  $\sigma\sigma$ ) провизорно отнесеный к роду *Bathymermis* Daday. Виды рода *Octomyomermis* обнаружены нами также в Волгоградском водохранилище (Рубцов и Ипатьева, 1975) и в других, пока не обработанных материалах из озер европейской части СССР и Сибири.

В оз. Кубенском обнаружено два вида.

*Octomyomermis* (?) *excaudata* sp. n.

Рис. 26.

$\sigma$ .  $L = 12$  мм;  $a = 80$ ;  $\delta = 2.2$ ;  $V = 52\%$ .

$\sigma$ . Диаметр тела на уровне головных папилл — 40, нервного кольца — 72, вульвы — 150, заднего конца трофосомы — 85, т.е. эти величины относятся как 1:1.8:3.8:2.1. Нервное кольцо на расстоянии 175. Кутикула тонкая, без видимой волокнистости, равной толщины по всему телу (4.5–5). Латеральные хорды относительно узкие,  $\sim 1/4$  диаметра тела, с клетками в 2–3 ряда. Из 6 головных папилл латеральные чуть выше дорсальных и вентральных. Амфиды удлиненные, размером 20×10; их округло-овальное отверстие — позади латеральных папилл на расстоянии 5–7. Рот конечный. Пищевод спереди достигает кутикулы, его диаметр 5; он простирается почти до половины тела, не достигая вульвы на 1.2 мм. Трофосома начинается сразу позади нервного кольца, заметно сужена посередине тела, над маткой — до 1/2 диаметра тела, сзади не достигает конца тела на его диаметр. Гранулы трофосомы неравновеликие, от 1–2 до 15, преобладают сферические, диаметром 7–8. Вульва прямая, чуть позади средины тела. Вагина цилиндрическая, диаметром  $\sim 3$  0, ее канал наклонен слегка назад и соединяется с рукавами матки чуть выше средины тела. Рукава матки и заметно не отличающиеся от них яйцеводы длиной  $\sim 600$ –700 наполнены яйцами в 1–2 ряда. Яичники с крупными овоцитами в 2 ряда не достигают концов тела спереди на 2 мм, сзади — на 1 мм. Хвост приостренный, с тонким и коротким хвостовым придатком. Яйца шаровидные, относительно крупные, диаметром 40–50.

$\sigma\sigma$  и хозяин неизвестны.

Отличается от *O. minutiovis* sp. n. короткой вагиной, значительно более крупными, удлиненными амфидами, приострен-

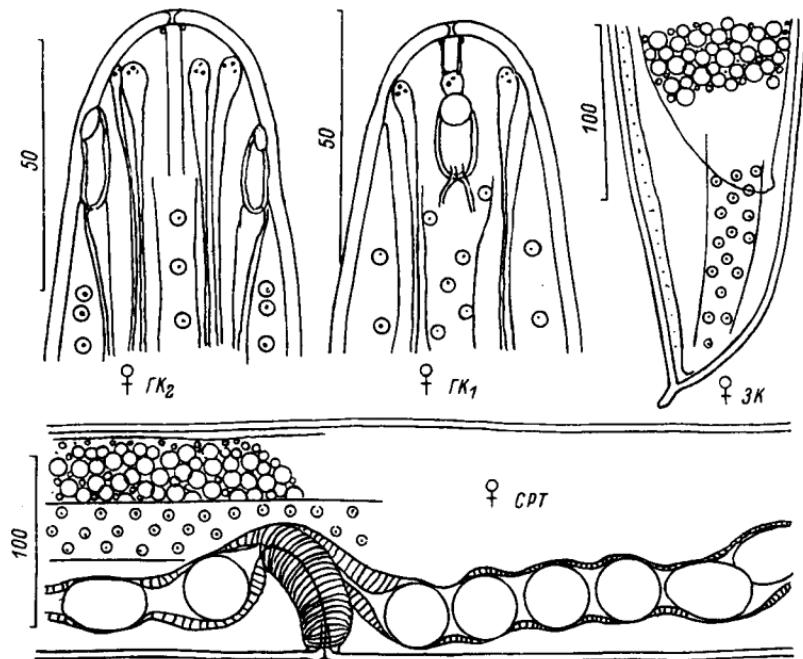


Рис. 26. *Octomyomermis excaudata* sp. n., ♀.

ным хвостом, более крупными яйцами: объем яиц нового вида пре-  
восходит таковой у *O. minutiovis* sp. n. по крайней мере в 3 ра-  
за. Очень крупные амфиды вызывают сомнение в определении рода.  
Однако по совокупности признаков вид ближе всего к названному.

Местонахождение и дата сбора. Вологодская обл., оз. Кубенское, среди черного ила с *Cladocera*,  
с глубины 4.5 м, 4 VII 1972.

Материал. Одна зрелая самка в период яйцекладки.

Голотип. В препарате № 10977.

#### *Octomyomermis minutiovis* sp. n.

Рис. 27, 28

♀.  $L = 13-13.5$  мм;  $a = 58-60$ ;  $\delta = 4$ ;  $V = 50\%$

♂.  $L = 11$  мм;  $a = 49-58$ ;  $\delta = 4.3-4.4$ ;  $c = 45-46$ .

Постпаразитические личинки: ♀.  $L = 8-9.2$  мм;  $\alpha = 46-50$ ;  
 $\delta = \sim 4$ ;  $V = 30\%$ . ♂.  $L = 7.2$  мм;  $a = 56$ ;  $\delta = 4$ ;  $c = 5.7$ .

♀ и ♂. Кутину тонкая – 4-5, лишь по переднему краю головы  
и капсулы слегка утолщена до 6. Латеральные хорды относитель-  
но узкие, перед нервным кольцом –  $\sim 1/4-1/5$  диаметра тела с клет-  
ками в 1-2-3 ряда (спереди назад); позади нервного кольца хорды

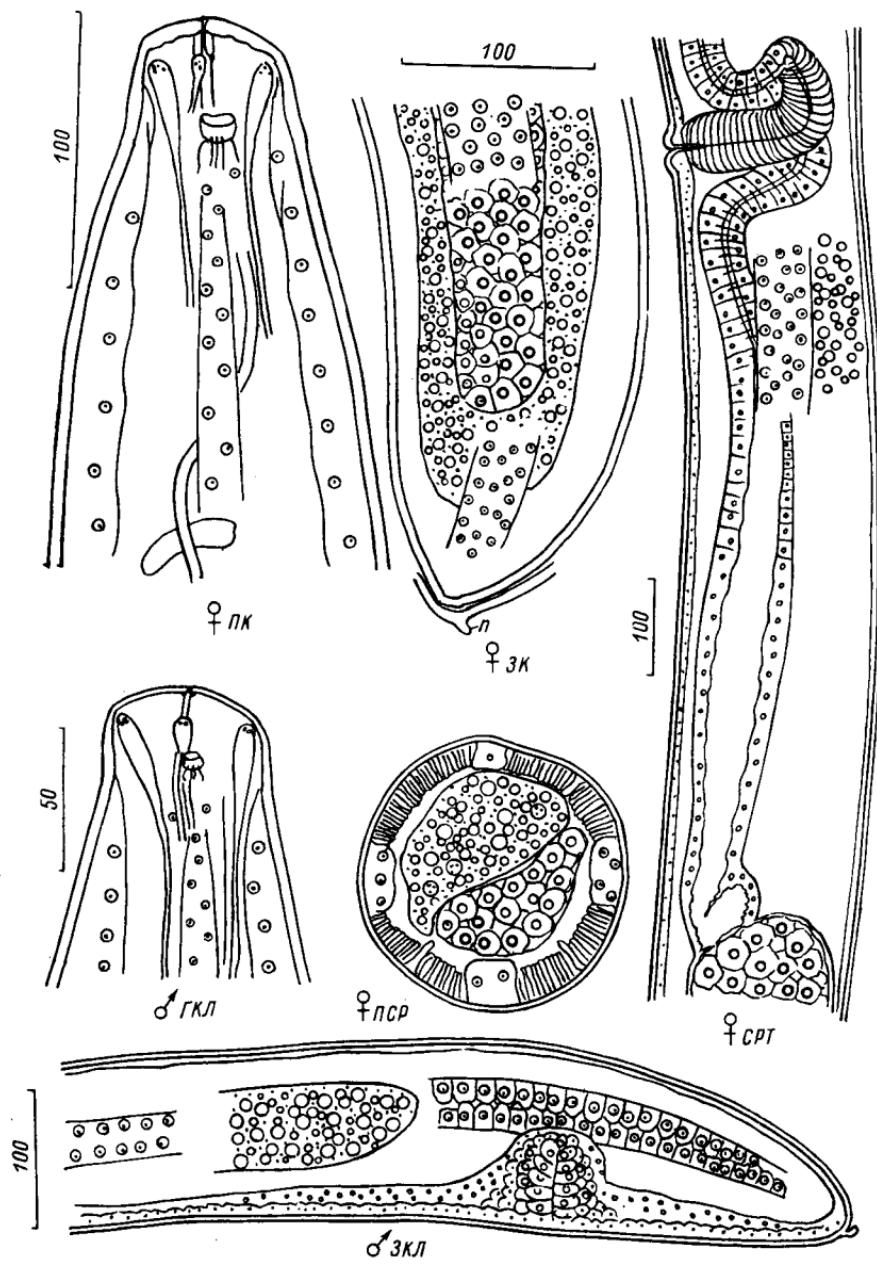


Рис. 27. *Octomyomermis minutiovoris* sp. n., ♂, ♀,  
внизу – личинка ♂.

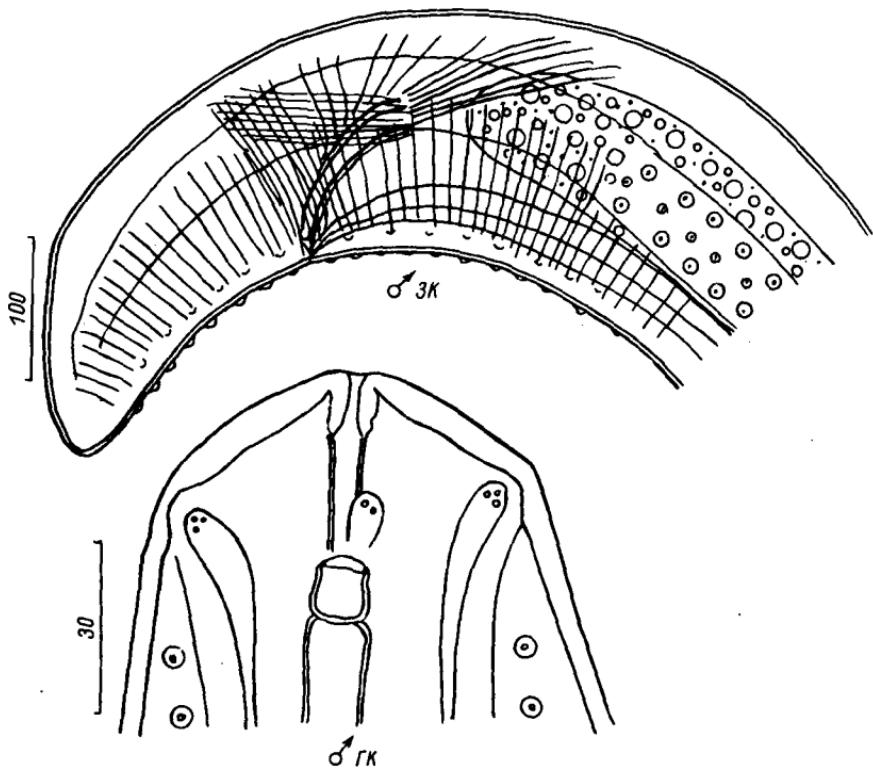


Рис. 28. *Octomyomermis minutiovoris* sp. n., ♂.

шириной у  $\text{♀} \sim 1/3$ , у  $\text{♂} \sim 1/4$  диаметра тела с клетками в 3 ряда. 6 головных папилл на одном уровне. Амфиды кармановидные, небольшие, у  $\text{♀}$  -  $10 \times 10$ , у  $\text{♂}$  -  $10 \times 12$ ; их щелевидное отверстие - позади латеральных папилл на расстоянии  $\sim 1/2$  диаметра головной капсулы. Рот конечный, стома узкая. Пищевод не достигает стёнок кутикулы на расстояние 10-15, передний край его слегка утолщен, с едва заметным кантиком, его диаметр 6-7; к переднему концу пищевода простираются косые мышцы. Нервное кольцо на расстоянии 150-250. Трофосома заполнена неравновеликими сферическими гранулами диаметром 6-9, без сужения посреди тела. Хвост тупой.

♂. Диаметр тела на уровне головной капсулы - 43-55, нервного кольца - 90-95, вульвы - 225-240, заднего конца трофосомы - 95-100, т.е. средние из этих величин относятся как 1:2.1:5.3:2.2. Вульва посреди тела, ее стенки заметно утолщены. Вагина цилиндрическая, диаметром 40-45, ее канал вначале перпендикулярен к продольной оси тела и простирается до средины высоты тела, здесь дуговидно изгибается, соединяясь с рукавами матки чуть выше средины высоты тела. Рукава матки отчетливо

отграничены от железистой части яйцевода, их общая протяженность  $\sim 1$  мм с каждой стороны от вагины. Яичники полипропагаторные, с мелкими овоцитами в 5–6–7 рядов; концы яичников не достигают концов тела на 3–5 его диаметров. Яйца шаровидные, диаметром  $\sim 30$ .

♂. Диаметр тела на уровне головных папилл – 65–75, первого кольца – 120–125, наибольший перед хвостом – 190–225, ануса – 125, т.е. средние из этих величин относятся как 1:1.75:3.2:2.5. Трофосома не достигает головки спикул на 1/2–1/3 диаметра тела. Половые папиллы расположены в 3 ряда, очень мелкие и неявственные; в среднем ряду их  $\sim 20$ , из них 8 – позади ануса, в боковых – число их не выявлено. Спикул 2; явственно разделенных у основания; их длина 110–120; у головки они расширены, к вершине сужаются и закруглены.

♀. Постпаразитическая личинка, условно относимая к этому виду, поскольку размеры значительно меньше и отношения между диаметрами тела иные. Диаметр тела на уровне головных папилл – 70, первого кольца – 140, посреди тела – 200, на уровне заднего конца трофосомы – 110, т.е. эти величины относятся как 1:2:2.9:1.8. Кутикула тонкая –  $\sim 5$ . Хвост тупой, с коротким хвостовым придатком.

♂. Постпаразитическая личинка. Диаметр тела на уровне головных папилл – 55, первого кольца – 115, посреди тела – 125, ануса – 140, т.е. эти величины относятся как 1:2.1:2.3:2.6. Кутикула толщиной  $\sim 5$ , на переднем конце головной капсулы  $\sim 3$ , с неявственной поперечной перекрестной волокнистостью. Пищевод диаметром  $\sim 3$ , спереди достигает головной капсулы. Хвост тупой, с очень коротким хвостовым придатком, расположенным ближе кentralной стороне тела.

Паразитические личинки ♀ и ♂ относительно тоньше, с более явственными крупными клетками продольных хорд.

Хозяин. Личинки хирономид *Psectrocladius* gr. *psilopterus* Kieff., *Microcricotopus bicolor* (Zett.), *Cricotopus* gr. *silvestris* F., *Tanytarsus* gr. *mancus* Wulp.

Отличается от единственного известного типового вида *Octomyomermis itascensis* Johnson, описанного из хирономид США, наиболее явственно удлиненной, изогнутой на конце вагиной, укороченными яичниками, вдвое (по диаметру) более мелкими размерами яиц, тонкой кутикулой.

Местонахождение и дата сбора. Вологодская обл., оз. Кубенское, среди ила и песка, с глубины 3.5 м 6 VII 1972, 1 ♂ и 2 паразитические личинки ♀♀, все 3 паразита добыты из *Tanytarsus* gr. *mancus* Wulp.; заросли рдеста, с глубины 1.6 м, 15 VII 1972, 3 ♀♀, из них 1 паразитическая личинка добыта из *Cricotopus* gr. *silvestris* F.; ополоски со стеблей тростника 16 VII 1972, 1 ♀ и 1 ♂, обе постпаразитические личинки; ополоски с осок 18 VII 1972, 1 паразитическая

личинка ♀, добыта из *Microcricotopus bicolor* (Zett); ополоски, с глубины 0.4 м 29 VIII 1972, 2 ♂♂ из них 1 постпаразитическая личинка; заросли гречихи и рдеста, с глубины 1 м, 4 VIII 1972, 1 постпаразитическая личинка ♀, 2 паразитические личинки ♀♀, добытые из *Psectrocladius* gr. *psilopterus* Kieff. и *Cricotopus* gr. *silvestris* F.

Голотип. ♀ из сбора 15 VII 1972 в препарате № 10986.

*Hydromermis gastrofaga* sp. n.

Рис. 29

♀.  $L = 39(38-40)$  мм;  $a = 134(130-138)$ ;  $\delta = 2.4(2.3-2.5)$ ;  $V = 48\%$ .

♂.  $L = 20.5(17-24)$  мм;  $a = 68(66-70)$ ;  $\delta = 2.7(2.5-2.9)$ ;  $c = 98(96-102)$

♀ и ♂. Кутикула средней толщины, неравномерная по телу, без видимой волокнистости. Латеральные хорды относительно широкие, на большей части тела у ♀♀ ~ 1/3 или чуть более 1/3 его диаметра, с клетками в 5-6 рядов, у ♂♂ - 1/3-1/4 диаметра с клетками в 3 ряда; краевые ряды клеток более или менее отчетливо отделены от срединных. 6 головных папилл расположены на одном уровне, остроконические и у взрослых заметно вдаются в кутикулу. Амфицы относительно мелкие, овальные, у ♀♀ - размером 12x14, у ♂♂ - 10x7, их отверстие расположено дорсальное и чуть позади латеральных папилл на расстоянии 5-6. Рот сдвинут вентрально на 1/2-3/5 радиуса окружности по головным папиллам. Стома узкая. Передний край пищевода образует едва заметное утолщение, не достигает кутикулы на 4, его диаметр у ♀♀ 5-6, у ♂♂ ~ 4.

♀. Диаметр тела на уровне головных папилл - 60(58-61), нервного кольца - 150(148-152), вульвы - 300(285-310), заднего конца трофосомы - 120(118-122), т.е. средние из этих величин относятся как 1:2.5:5:2. Нервное кольцо - на расстоянии 300-350. Кутикула умеренно тонкая: на головной капсуле - 6-7, позади головных папилл - 7-8, посреди тела - 10-11, на конце хвоста - ~8. Трофосома у всех 4 исследованных особей израсходована. Яйца в яичниках расположены в 2-4 ряда, в 3-5 и более рядов - в железистой части яйцевода и в матке. Яичники отделены от железистой части яйцевода узким мускулистым дуговидно изогнутым каналом (на рис. 29, язв). Матка и железистая часть яйцевода разделены слабо заметной перетяжкой. Расстояние между проксимальными частями яичников ~8-8.5 мм. Вульва - перед срединой тела, без утолщенных губ. Вагина S-образно изогнутая, ее протяженность ~500, диаметр перед вульвой ~90, перед маткой ~60. Яйца шаровидные, диаметром ~50. Хвост, начиная от конца, заметно сужается, конец его закруглен.

♂. Диаметр тела на уровне головных папилл - 40-50, нервного кольца - 120-140, наибольший посреди тела - 290-300, ануса - 170-185, т.е. средние из этих величин относятся как 1:3:6.5:4. Нервное кольцо - на расстоянии 200-230. Кутикула неодинаковой толщины: на большей части тела ~10, по переднему краю головной капсулы ~8, на хвосте дорсально ~7, вентрально ~6. Трофосома начинается позади нервного кольца на расстоянии ~1 диаметра тела, сзади слегка не достигает головки втянутой спикулы; наполнена преимущественно мелкими (~1-2) темными гранулами. Анус на расстоянии 185-200 от конца хвоста. Половые папиллы расположены в 3 ряда: в среднем ряду 22-24 папиллы, из них 8-9 - позади ануса, в боковых их значительно меньше, точное число их не выяснено. Спикула 1, короткая - ~200, относительно толстая, слабо изогнутая, у головки диаметром 23-26, а посередине - 17-20, на конце - 10-12; кончик ее закруглен. Мускулатура копулятивного аппарата хорошо развита, особенно выделяется мощный дорсальный проторактор; бурсальная мускулатура простирается перед анусом кпереди на 350. Хвост тупой, относительно короткий; его длина лишь немногого превышает диаметр тела на уровне ануса.

♀. Постпаразитическая личинка.  $L = \sim 40$  мм,  $a = \sim 105$ . Диаметр тела на уровне головных папилл - 70, нервного кольца - 185, посреди тела - 350-390, заднего конца трофосомы - 195, т.е. эти величины относятся как 1:2.5:5.7:2.8. Кутикула более толстая - ~20, с явственными перекрещивающимися волокнами. Амфида небольшие, поровидные. Трофосома на всем своем протяжении заполнена сферическими гранулами диаметром 5-8. Зачатки вульвы и вагины не обнаруживаются. Хвост более тупоокругленный, без следов хвостового придатка.

Провизорно к этому виду относится паразитическая личинка ♀.

♀. Паразитическая личинка.  $L = 31$  мм;  $a = 160$ . Диаметр тела на уровне головной капсулы - 54, нервного кольца - 105, посреди тела - 186, заднего конца трофосомы - 100, т.е. эти величины относятся как 1:1.9:5.5:1.8. Хвост с небольшим придатком. По строению хвоста и хвостового придатка паразитическая личинка более сходна с видами *Octomyotermis*.

Хозяин. Личинка хирономиды *Endochironomus* гр. *tentans* F.

Дифференциальный диагноз. По вентрально сдвинутому расположению рта напоминает *Hydromermis albicola* (Steiner). От него и всех других известных видов группы *H. contorta* (Linst.) отличается закругленным на конце хвостом, строением матки, обособленной от железистой части, удлиненной мускулистой частью яйцевода, своеобразным строением спикул.

Местонахождение и дата сбора. Волгодская обл., оз. Кубенское, среди ила и песка, с глубины 1.25 м, 4 VII 1972, 1 постпаразитическая личинка ♀; устье

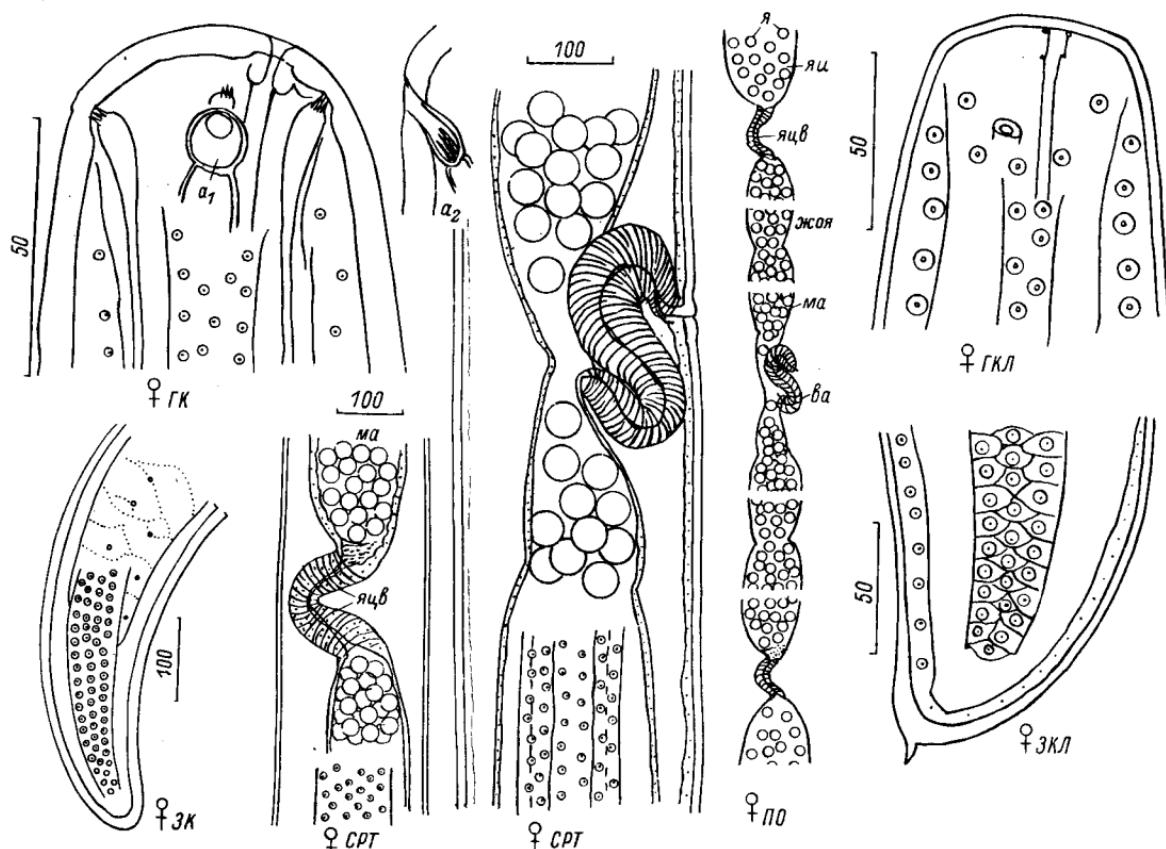


Рис. 29. *Hydromermis gastrofaga* sp. n., ♀ и ♂.

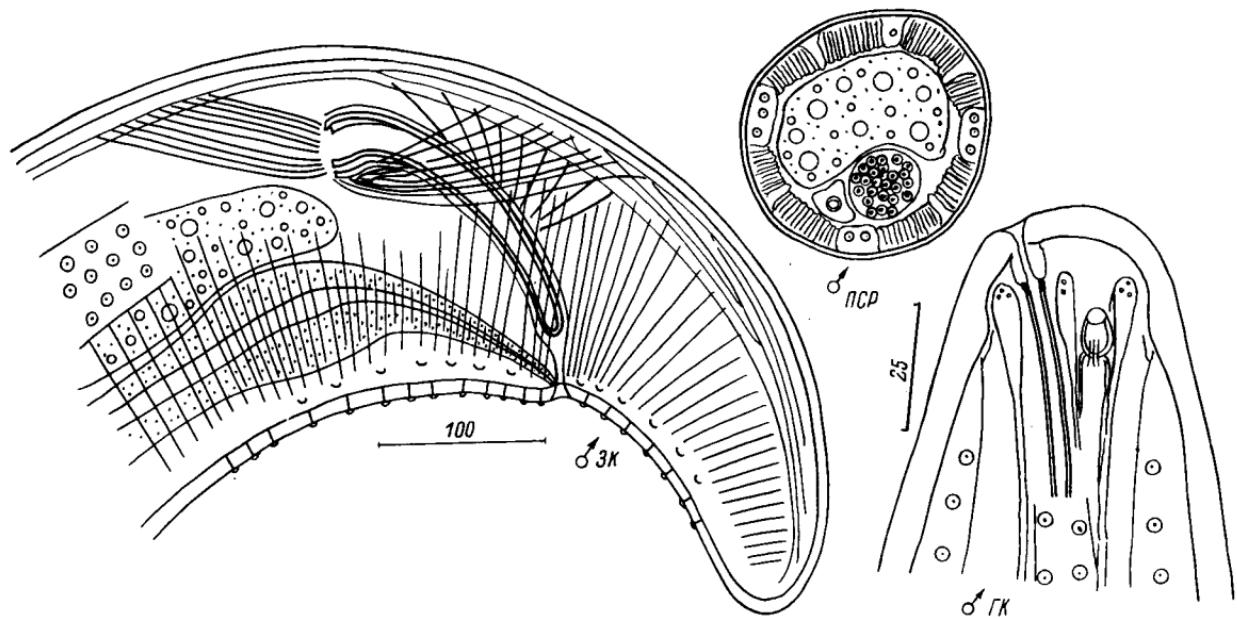


Рис. 29 (продолжение).

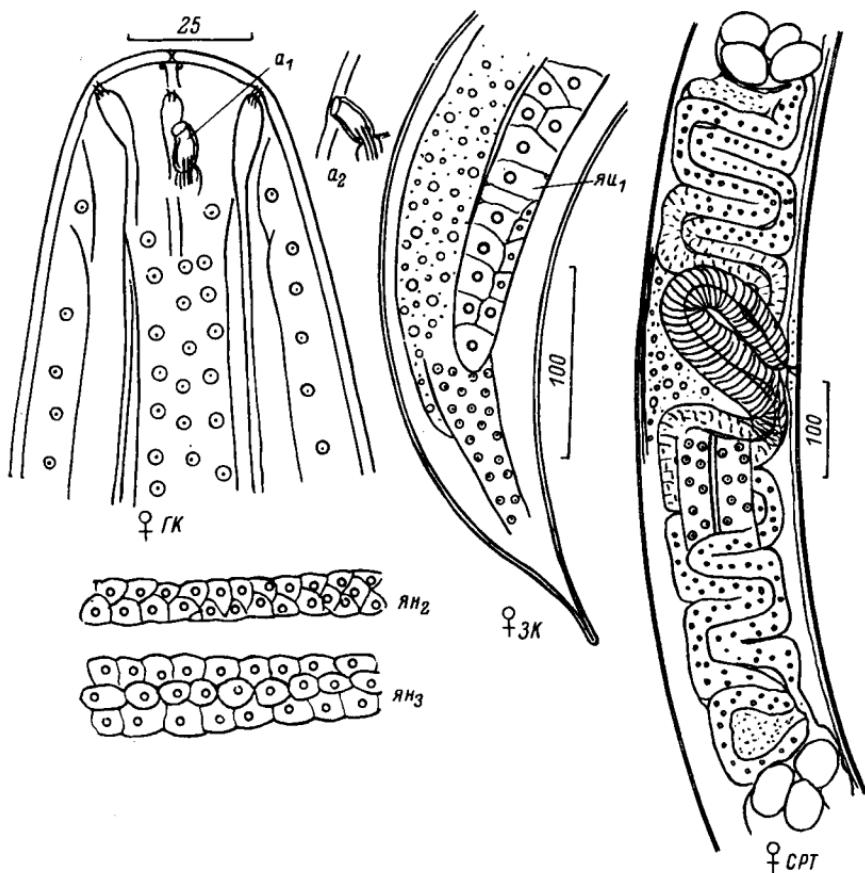


Рис. 30. *Hydromermis micronura* sp. n., ♀.

р. Порозовицы, с глубины 0.4 м, 29 VII 1972, 4 половозрелые ♀♀, некоторые отложили яйца, а также 1 паразитическая личинка ♀ и 8 более или менее половозрелых ♂♂.

Голотип. ♂ в препарате № 11020.

#### *Hydromermis micronura* sp. n.

Рис. 30.

♀.  $L = 9.5$  мм;  $a = 63$ ;  $\beta = 2$ ;  $V = 47\%$ .

Диаметр тела на уровне головных папилл – 35, нервного кольца – 75, вульвы – 150, заднего конца трофосомы – 68, т.е. эти величины относятся как 1:2.1:4.3:1.9.

Нервное кольцо – на расстоянии 190. Кутинула очень тонкая – 3.5–4, равномерная по всему телу, 8 головных папилл – на одном

уроне. Латеральные хорды широкие, более 1/3 диаметра тела, с клетками в 3-4 ряда. Амфида небольшие, размером 7x18, поро-видные, чуть позади латеральных папилл. Рот конечный. Пищевод достигает кутикулы, образуя перед кутикулой четкий кантик; его диаметр ~4, длина < 4 мм; его задний конец не достигает вульвы. Вульва прямая. Вагина цилиндрическая, изогнута в виде вопросительного знака, диаметром ~50. Трофосома очень узкая, особенно против участка между проксимальными концами яичников. Матка и железистый отдел яйцевода образуют складчатый мешок, как у группы *H. contorta* (Linst.); протяженность его спереди ~300, сзади ~500. Яичники полипропагаторные, с овоцитами в 4 ряда (на поперечном срезе), к дистальным концам - 1-2 ряда; они не достигают концов тела спереди на 550, сзади на 160; размеры овоцитов 30x35.

Сходен с *H. catena* Rubz. Отличается более мелкими размерами, иным строением яйцеводов и матки, коротким рукавом заднего яйцевода, деталями строения головной капсулы.

Хозяин. Личинка хирономиды *Corynoneura scutellaris* Winner.

Местонахождение и дата сбора. Вологодская обл., оз. Кубенское, в илу с *Cladocera*, с глубины 1.8 м, 18 VII 1972; заросли камыша, на глубине 0.8 м, 4 VIII 1972.

Материал. 3 ♀: одна половозрелая, вторая - вскоре после линьки, третья - паразитическая личинка.

Голотип. ♀ зрелая в препарате № 10994.

*Limnomermis crassisoma* sp. n.

Рис. 31

♀.  $L = 19.5(19-20)$  мм;  $a = 68(64-72)$ ;  $\delta = 3.8(3.8-4)$ ;  
 $V = 62(63-65)\%$ .

♀. Диаметр тела на уровне головных папилл - 72(70-74), нервного кольца - 175(174-178), вульвы - 288(275-300), заднего конца трофосомы - 189(188-190), т.е. средние из этих величин относятся как 1:2.6:4.2:2.8. Нервное кольцо на расстоянии ~325. Кутикула без видимой волокнистости, тонкая - ~4-5, лишь на головной капсуле и на кончике хвоста чуть толще - 7. Латеральные хорды узкие, перед нервным кольцом - с клетками в 2 ряда, на большей части тела шириной 1/4-1/5 диаметра тела, на хвосте - 1/3 диаметра тела с клетками в 3-4 ряда, 6 неявственных пологих головных папилл на одном уровне. Амфида небольшие, с округлым отверстием позади и чуть выше латеральных папилл; размеры их кармана 6x12. Рот конечный. Стома узкая с коротким воротничком - ~12-14. Пищевод не достигает кутикулы на длину воротничка; его передний конец с едва заметным кантиком; спереди канал расширен до 7-8, кзади диаметр пищевода 5-6. Трофосома, начинающаяся позади нервного кольца и прости-

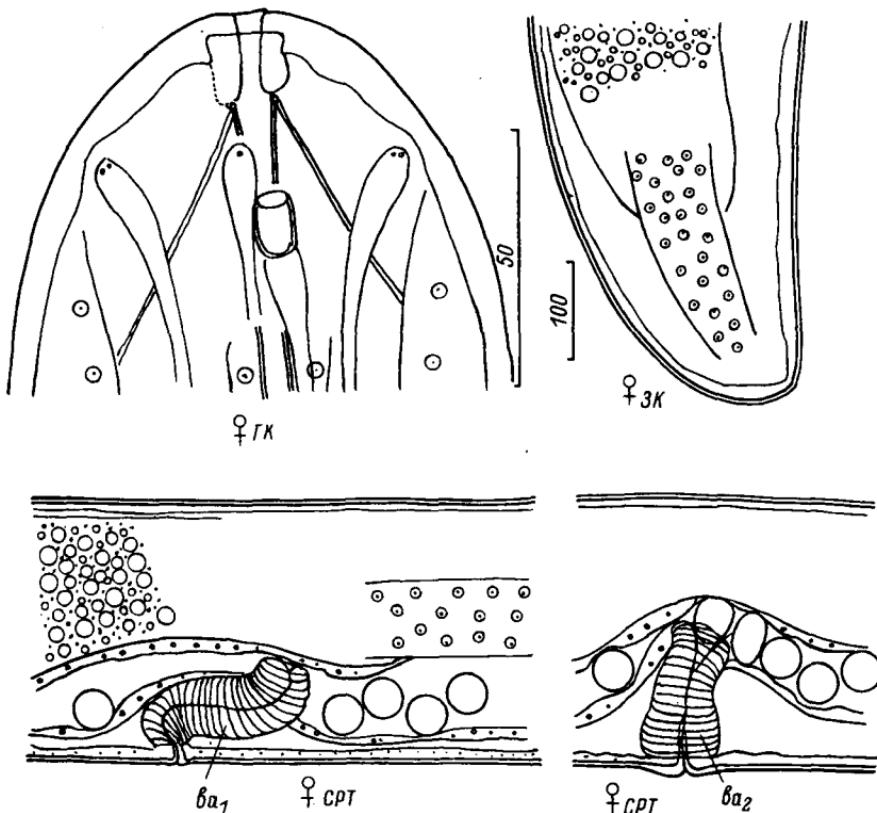


Рис. 31. *Limnomermis crassisoma* sp. n., ♀.

рающаяся почти до конца хвоста, заполнена у  $\frac{\text{QQ}}{\text{♀}}$  в начале яйцекладки мелкими сферическими гранулами диаметром 2–5. Вульва заметно позади средины тела. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая, ее длина около  $3/4$  диаметра тела и диаметр – 45–50. У яйцекладущей ♀ форма канала вагины меняется на дуговидную (рис. 31,  $\text{ba}_2$ ). Матка в период яйцекладки удлиняется до 1.6–1.8 мм, раздувается, переполненная яйцами, оттесняет яичники, которые змееобразно изгибаются. Перед впадением в вагину каналы матки сужаются до диаметра одного яйца. Яйцеводы относительно короткие, мускулистые. Яичники полипропагаторные с овоцитами в 4–5 рядов (на сагиттальном оптическом разрезе). Яйца шаровидные, диаметром  $\sim 45$ .

Отличается от других известных видов наиболее явственно относительно толстым телом, мелкими, сдвинутыми кпереди амфидами, формой вагины.

М е с т о н а х о ж д е н и е и д а т а с б о р а.  
Вологодская обл., оз. Кубенское, устье р. Порозовицы, с глубины 0.4 м, 29 VIII 1972.

М а т е р и а л. 2 половозрелые ♀, из них одна – яйцекладущая.

Г о л о т и п. В препарате № 11004.

*Spiculimermis kubenskiensis* sp. n.

Рис. 32, 33

♀.  $L = 12 - 16$  мм;  $a = 61-65$ ;  $\delta = 4-4.8$ ;  $V = \sim 50\%$   
♂.  $L = 8-9.5$  мм;  $a = 58-60$ ;  $\delta = 5$ ;  $c = 48$ .

♀ и ♂. Кутину толстая, без видимой волокнистости, на большей части тела одинаковой толщины  $\sim 15$ , слегка тоньше у ♀ на головной капсуле и на кончике хвоста, у ♂ – на хвосте вдвое тоньше. Латеральные хорды относительно узкие, перед нервным кольцом около  $1/5-1/6$  диаметра тела с клетками в 1-2 ряда, позади нервного кольца расширяются и на большей части тела составляют у ♂  $\sim 1/3$  диаметра тела с клетками в 3 ряда, у ♀  $\sim 3/5$  диаметра тела с клетками в 4-5 рядов; краевые ряды клеток значительно крупнее срединных. 6 приостренных головных папилл на одном уровне с 4-5 сенсиллами. Амфида чашевидные, заметно различаются у ♀ и ♂. Рот конечный. Стома узкая, хейлостома в виде плоского углубления. Передний край пищеводной трубки без кантика (у ♀) или с едва заметным кантиком (у ♂), проникает в кутину головной капсулы у ♀ на  $1/2$  толщины кутину, у ♂ на  $1/3-1/4$ . Диаметр пищевода у ♀ 6-7, у ♂  $\sim 4$ . Трофосома начинается почти сразу за нервным кольцом, заполняет большую часть полости тела, у ♀ слегка не достигает конца тела, у ♂ кончается перед основанием спикул, в ней преобладают сферические гранулы диаметром  $\sim 4-5$ . Хвост тупой.

♀. Диаметр тела на уровне головных папилл – 60-65, нервного кольца – 140-145, вульвы – 218-226, заднего конца трофосомы – 140-150, т.е. средние из этих величин относятся как 1:2.3:3.6:2.3. Нервное кольцо – на расстоянии 200-210. Амфида бокаловидные, размером 15x15. Вульва прямая, посредине тела. Вагина почти шаровидная, ее канал перпендикулярен к продольной оси тела и лишь посредине слегка S-образно изогнут, открывается в матку на уровне средины высоты тела. Рукава матки мускулистые, цилиндрические, диаметром  $\sim 40$ , длиной  $\sim 150$ . Железистый отдел яйцевода несколько длиннее и толще. Яичники полипропагаторные, с клетками в 2-3 ряда. Овощиты диаметром 30-35.

♂. Диаметр тела на уровне головной капсулы – 50, нервного кольца – 120-125, наибольший – 145-150, на уровне ануса – 135-133, т.е. средние из этих величин относятся как 1:2.5:3:2.7. Амфида чашевидные, широко открыты, размером 16x17. Хвост длиной 178-180. Анус и средний ряд половых папилл – в глубокой продольной бороздке, особенно позади ануса. Половые папиллы расположены в 3 ряда; в среднем  $\sim 24$ , из них

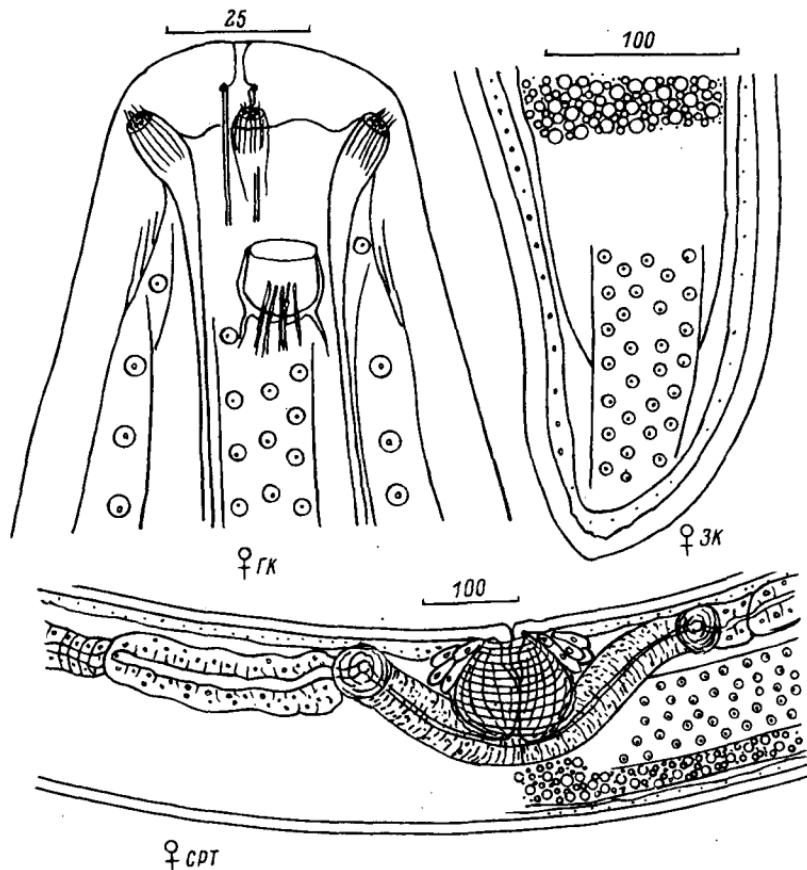


Рис. 32. *Spiculimermis kubenskiensis* sp. n., ♀.

позади ануса – 6–7, в боковых – 12–14. Две раздельных на всем протяжении спикулы длиной ~330 резко расширены у головки, выемчатые на конце, дуговидно изогнуты на самом кончике; вентральный вырез длиной ~15. Мускулатура копулятивного аппарата хорошо развита и сильно дифференцирована (рис. 33, ЗК).

Постпаразитические личинки ♀. Размеры те же, что и у ♀ (по линяющей ♀). Хвостовой придаток тонкий, длиной ~140.

♂. Паразитическая личинка.  $L = 9$  мм;  $a = 90$ ;  $b = \sim 4.5$ ;  $c = \sim 50$ . Диаметр тела на уровне головных папилл – 42, нервного кольца – 80, посреди тела – 100, ануса – 95, т.е. эти величины относятся как 1:1.9:2.4:2.3. Кутинула тонкая, с неявственными перекрещивающимися волокнами, толщиной 4. Амфида при рассмотрении сверху кармановидные, относительно небольшие, размером 14x7, с небольшим округлым отверстием. Хвостовой придаток нитевидный, длиной ~130.

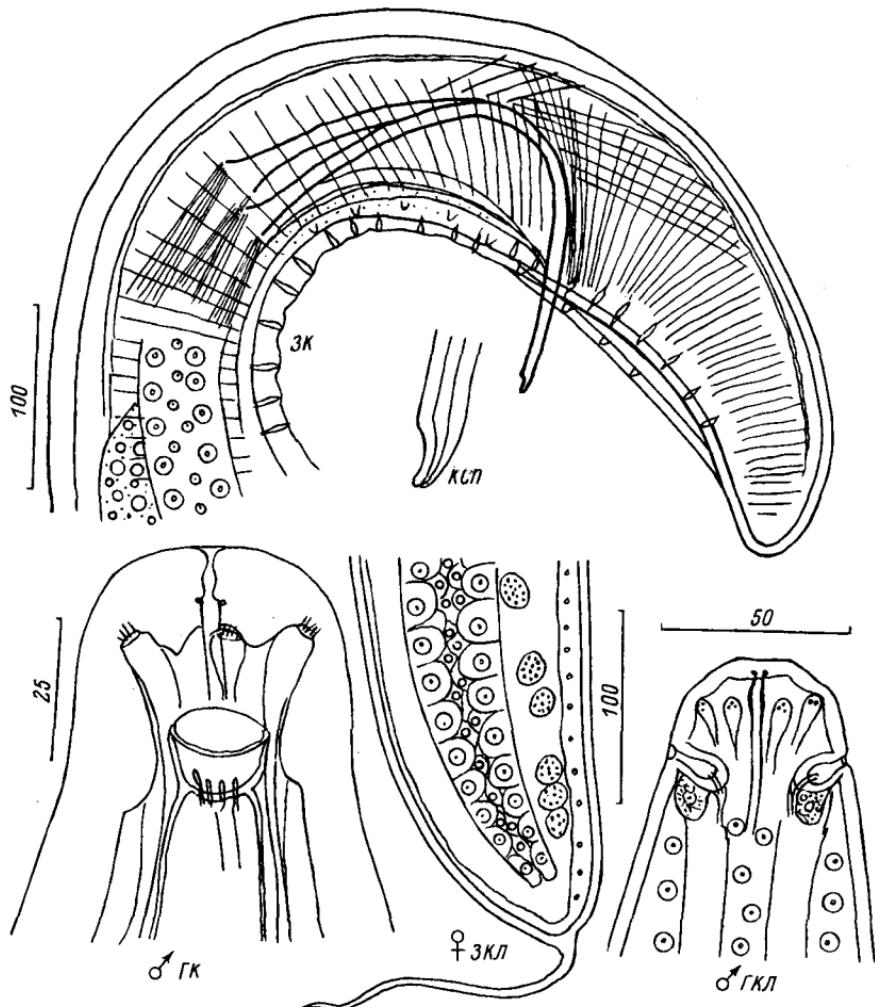


Рис. 33. *Spiculimermis kubenskiensis* sp. n., ♂, личинка ♀ и ♂.

Отличается от типового вида *S. subtilis* (Schmassm.) тем, что спикулы не перевиты. Сходен с *S. chironomi* Rubz. Отличается глубоко проникающим в кутикулу головной капсулы передним концом пищевода, сильно расширенными на головке спикулами, большим количеством папилл, особенно в боковых рядах, меньшими размерами и иной формой папилл, более крупными размерами тела, суженным к вершине, особенно у ♀ хвостом.

Хозяин. Паразитические личинки извлечены из личинок двух видов хирономид: *Tanytarsus* gr. *manicus* Wulp. и *Cricotopus* gr. *silvestris* F. Всего 6 ♂♂ и 9 ♀♀. В ряде случаев в одной

личинке хозяина *Cricotopus silvestris* F. обнаруживалось по 2-3 личинки паразита.

Местонахождение и дата сбора. Вологодская обл., оз. Кубенское, заросли камыша, с глубины 1.5 м, 15 VII 1972, 4 ♀ и 3 ♂ паразитические личинки из *Cricotopus gr. silvestris* F.; там же, ополоски со стеблей тростника, 16 VII 1972, 1 постпаразитическая личинка ♀, 2 ♀ и 1 ♂ - паразитические личинки из *Cricotopus gr. silvestris* F.; там же, заросли рдеста и камыша, с глубины 0.8-1 м, 4 VIII 1972, 1 постпаразитическая личинка ♀, 2 ♀ и 1 ♂ - паразитические личинки из *Cricotopus silvestris* F.; устье р. Пучкас, в песке на глубине 2 м, 23 VII 1972, 1 ♀; устье р. Порозовицы, с глубины 0.4 м, 29 VII 1972, 15 ♀ и 7 ♂, из них 1 постпаразитическая личинка ♀; залив Токшинский, заросли рдеста, с глубины 1.75 м, 18 VII и 31 VII 1972, 1 паразитическая личинка ♂ и 1 ♀ из *Taenytarsus gr. mancus* Wulp.

Материал. Из 40 особей лишь 3 постпаразитические личинки ♀. Остальные особи на разных стадиях половой зрелости. В сборе от 15 VII 1972 две пары *in copula*. Паразитические личинки добыты 15 VII, 16 VII, 18 VII, 31 VIII и 4 IX 1972.

Голотип. ♀ из сбора 29 VII 1972, в препарате № 11000.

#### *Gastromermis acutiuscula* sp. n.

Рис. 34.

♂.  $L = 9.6$  мм;  $a = 96$ ;  $b = 7.4$ ;  $c = 128$ .

♂. Диаметр тела на уровне головных папилл - 35, нервного кольца - 9.0, посреди тела - 100, ануса - 70, т.е. средние из этих величин относятся как 1:2.6:2.8:2. Нервное кольцо на расстоянии 200. Кутикула тонкая - ~4, равной толщины по всему телу. Латеральные хорды узкие, на большей части тела шириной 1/4-1/3 диаметра тела. 6 головных папилл на одном уровне. Амфида небольшие, чашевидные, их карман шириной ~14 и глубиной 6. Рот свинут на вентральную сторону за уровень головных папилл. Нередний конец пищевода не достигает кутикулы на 8, без кантика; его диаметр 4.5; по длине прослеживается на расстоянии ~1.3 мм. Трофосома с очень мелкими сферическими гранулами, диаметром ~1-2, занимает не более 1/2 диаметра тела, на заднем конце оканчивается тупо, слегка не достигая головки спикулы. Хвост на конце приостренный, короткий (~75), вентральная сторона почти прямая, дорсальная - выпуклая. Спикула 1, серповидно-изогнутая, длиной ~100, на кончике закруглена. Половые папиллы мелкие, неявственные, расположены в 3 ряда: в медиальном их ~12, из них 5 позади ануса, в боковых число их меньше, но точно не выяснено. Бурсальная мускулатура простирается вперед более чем на 1 мм от кончика хвоста.

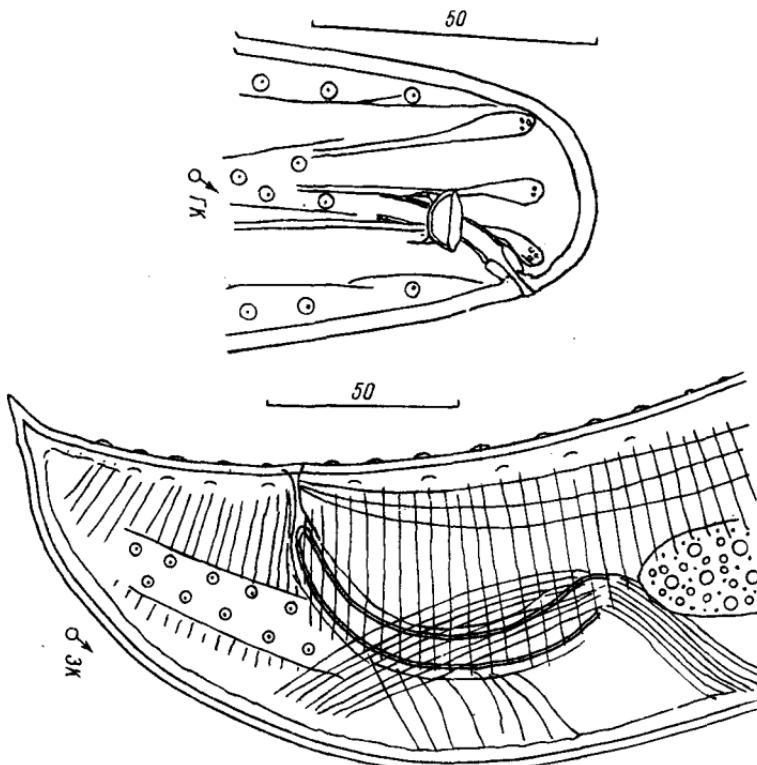


Рис. 34. *Gastromermis acutiuscula* sp. n., ♂.

Отличается от других известных видов наиболее явственно сильно сдвинутым вентрально ртом, мелко чашевидными амфидами, приостренным хвостом.

♀ и хозяин неизвестны.

Местонахождение и дата сбора.  
Вологодская обл., оз. Кубенское среди черного ила с Cladocera, с глубины 4.5 м, 4 VII 1972, 1 ♀.

Голотип. В препарате № 10976.

*Gastromermis brevicuspis* sp. n.

Рис. 35.

♀.  $L = 26$  мм;  $a = 87$ ;  $\beta = \sim 4-5$ ;  $V = 52\%$ .

♀. Диаметр тела на уровне головных папилл - 70, нервного кольца - 140, вульвы -  $\sim 300$ , заднего конца трофосомы - 145, т.е. эти величины относятся как 1:2:4,3:2:1. Нервное кольцо - на расстоянии 240. Кутину неравномерной толщины: на большей части тела  $\sim 3$ , перед нервным кольцом и на хвосте утолщена до

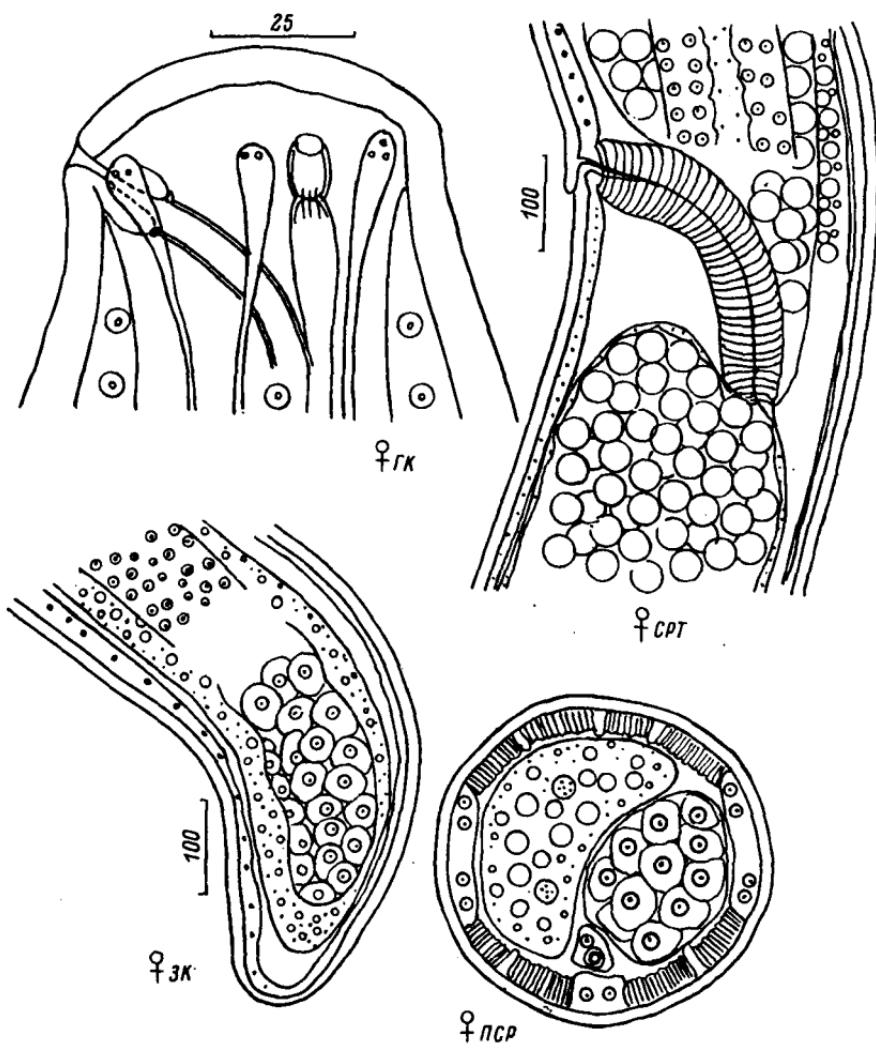


Рис. 35. *Gastromermis breviuspis* sp. n., ♀.

10, спереди на головной капсule утончена до 7, на кончике хвоста – до 6; в передней 1/3 тела кутикула явственно разделена на 2 слоя, толщиной ~5 каждый. Латеральные хорды на головном конце состоят из 3–4 рядов клеток, позади нервного кольца разделяются на 2 обособленные полосы, в каждой из которых 2, реже 3 ряда мелких клеток; между этими двумя полосами клетки незаметны, общая ширина латеральных хорд (от наружного края дорсальной полосы до края вентральной) ~1/3–1/2 диаметра тела; к хвосту полосы снова соединяются и в них намечается 4–6 рядов клеток. 6 головных папилл сильно приближены к переднему краю слабо выпуклой головной капсule. Амфидаe овальные, размером 10x7, расположены

жены под латеральными папиллами, их округлое входное отверстие — впереди папилл. Рот открывается на уровне головных папилл. Стома с воротничком длиной 7–8. Передний край пищевода примыкает к воротничку, образуя небольшое утолщение. Диаметр пищевода равен толщине кутикулы спереди головной капсулы, т.е.  $\sim 7$ . Протяженность пищевода не установлена, т.к. он прослеживается только до  $1/5$  длины тела. Трофосома с немногочисленными сферическими жировыми и мелкими более темными многочисленными гранулами. На заднем конце тела трофосома округлена и доходит почти до конца тела. Вульва косая, чуть позади средины тела. Вагина цилиндрическая, S-образно-дуговидно изогнутая, диаметром  $\sim 70$ , по длине чуть превосходит диаметр тела; ее форма, очевидно, искажена фиксацией в процессе яйцекладки. Рукава матки забиты яйцами в 5–6 рядов. Яичники полипропагаторные, на оптическом разрезе с овоцитами в 4–5 рядов. Яичники не достигают концов тела спереди на 2.5 мм, сзади всего на диаметр хвоста. Хвост тупой, округленный. Яйца шаровидные, диаметром  $\sim 35$ .

Сходен с *G. isochordalis* sp. n. Отличается наиболее явственно приближенными к краю головной капсулы папиллами и амфидами, болееентральным расположением рта на уровне головных папилл, относительно короткой вагиной, тупым округленным хвостом.

Местонахождение и дата сбора.  
Вологодская обл., оз. Кубенское, заросли тростника, с глубины 1.25 м, среди ила и песка, 4 VII 1972, 1 яйцекладущая ♀.

Голотип. ♀ в препарате № 10978.

*Gastromermis isochordalis* sp. n.

Рис. 36

♀.  $L = 35$  мм;  $a = 116$ ;  $\beta = ?$ ;  $V = 42\%$ .

♂. Постпаразитическая личинка.  $L = 19$  мм,  $a = 190$ ,  $\beta = \sim 4$ ;  
 $c = 120$ .

♀. Диаметр тела на уровне головных папилл — 60, нервного кольца — 150, вульвы — 300, заднего конца трофосомы — 190, т.е. эти величины относятся как 1:2.5:5:3.2. Нервное кольцо — на расстоянии 350. Кутикула средней толщины: на большей части тела 7–8, на головной капсule тоньше  $\sim 6$ . Латеральные хорды широкие —  $1/2$ – $2/3$  диаметра тела, с равновеликими клетками в 6–8 рядов, без видимых следов продольного разделения краевых рядов от срединных; к переднему концу тела хорды сужаются до  $1/4$ – $1/5$  диаметра тела, впереди нервного кольца клетки расположаются в 2–3 ряда. 6 головных папилл почти на одном уровне (латеральные чуть позади уровня остальных) и значительно отодвинуты назад от выпуклого переднего края головы. Амфиды вытянуто-овальные, размером  $13 \times 7$ , их округлое отверстие расположено позади и чуть выше латеральных папилл. Рот располагается между

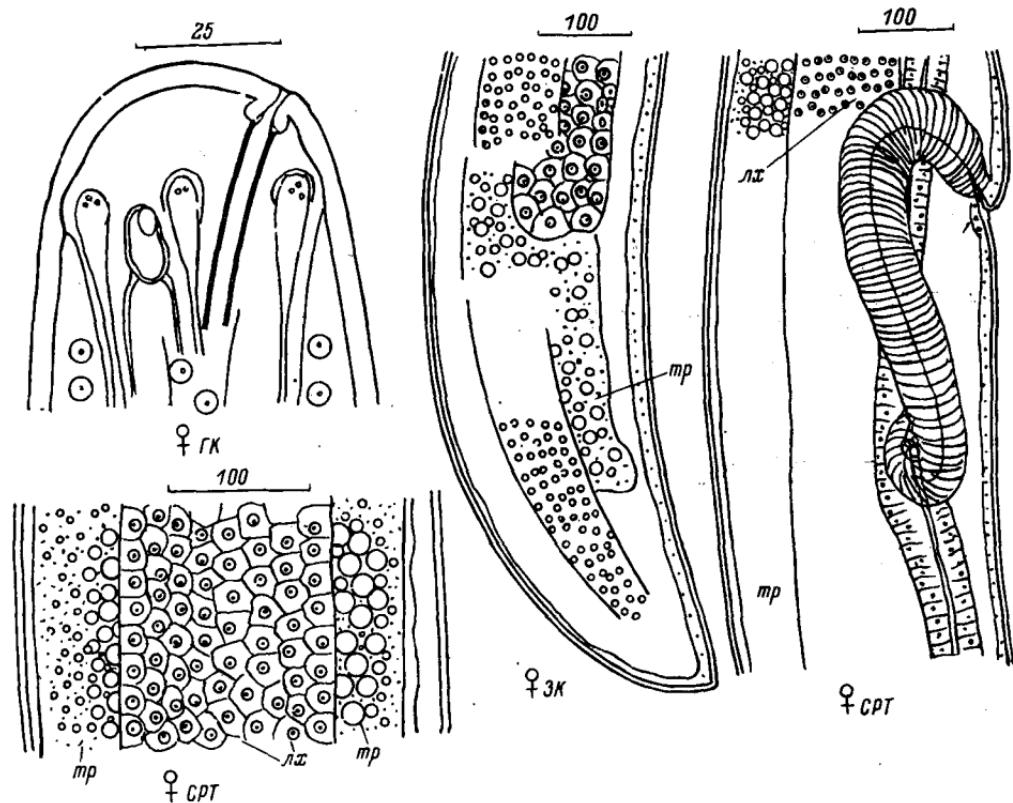


Рис. 36. *Gastromermis isochordalis* sp. n., ♀.

вентролатеральными папиллами, немного впереди от их уровня. Воротничок очень короткий – равен толщине кутикулы (7–8). Диаметр пищевода равен толщине кутикулы и прослеживается кзади на расстояние ~4 мм, становясь затем незаметным, вероятно, из-за плотного прикрытия трофосомой. Трофосома спереди и сзади сужена, наполнена неравновеликими сферическими жировыми гранулами и более мелкими и темными белковыми (?). Вульва перед срединой тела косая. Вagina цилиндрическая, диаметром ~60, S-образно изогнута, образует к переднему концу тела большую петлю, сзади – с коротким 3-м коленом; длина среднего колена несколько более 1-1/2 диаметров тела. Яичники полипропагаторные, с овощами на оптическом разрезе в 4–5 рядов, конец их спереди неяйствен, на заднем конце не достигает кончика хвоста на 2 диаметра тела. Хвост тупой, но конец слегка приострен, образуя угол ~85° на уровне вентральной стороны тела.

б. Постпаразитическая личинка. Диаметр тела на уровне головных папилл – 35, нервного кольца – 75, посреди тела – 175, на уровне ануса – 100, т.е. эти величины относятся как 1:2.1: :5:2.9. Нервное кольцо – на расстоянии 160. Кутикула тонкая – ~3, равной толщины по всему телу, без видимой волокнистости. Латеральные хорды на большей части тела шириной ~1/3 диаметра тела с клетками в 3–4 ряда, перед нервным кольцом – с клетками в 2 ряда. 6 головных папилл почти на одном уровне, латеральные слегка сдвинуты вниз. Амфиды овальные, узкие, размером 10х6; их округлое отверстие небольшое, расположено над латеральными папиллами. Рот сдвинут вентрально на 3/5 радиуса окружности по папиллам. Пищевод примыкает к кутикуле, его передний конец с кантиком; от него назад пищевод очень узкий – ~2. Трофосома начинается спереди сразу после нервного кольца и сзади слегка не достигает основания зачатка спикулы; трофосома наполнена неравновеликими шаровидными гранулами. Хвостовой придаток остроконечной формы, загнут на вентральную сторону, длиной ~150.

Постпаразитическая личинка отнесена к этому виду до известной степени условно, на основании сходства в отношениях размеров тела, положения рта и амфидов. Хранится в препарате № 10989.

Сходен с *G. hibernalis* Rubz. Отличается наиболее явственным расположением рта впереди головных папилл, отодвинутыми назад папиллами, вытянуто-овальной формой и расположением амфидов с отверстием позади уровня головных папилл, широкими латеральными хордами с однообразными клетками, приостренным хвостом, формой, размерами с сдвинутым вперед расположением вагины.

Местонахождение и дата сбора. Вологодская обл., оз. Кубенское, заросли рдеста, в черном грунте с остатками растительности, с глубины 1.6 м, 15 VII 1972, 1 ♀, неполовозрелая; там же, ополоски с тростника, 16 VII 1972, 1 постпаразитическая личинка ♂.

Голотип. В препарате № 10984.

*Gastromermis pachycarpa* sp. n.

К обозначеному виду условно отнесены две формы – типовая – *G. pachycarpa pachycarpa* ssp. n. и *G. pachycarpa membranacea* ssp. n., различающиеся по описанным ниже признакам.

*Gastromermis pachycarpa pachycarpa* ssp. n.

Рис. 37

♀.  $L = 11.5-16$  мм;  $a = 48-62$ ;  $\delta = \sim 3.2$ ;  $V = 52-56\%$ .  
♂.  $L = 8.5-11.5$  мм;  $a = 40$ ;  $\delta = \sim 3.2$ ;  $c = 59$ .

♀ и ♂. Кутину относительно толстая, неравномерная по телу: на большей его части  $\sim 8-9$ , перед нервным кольцом – 10-11, на головной капсуле –  $\sim 7$ , на кончике хвоста – 5-7. Латеральные хорды неширокие: на большей части тела около 1/3 диаметра тела у  $\ddot{\text{Q}}$  и 1/4 – у  $\ddot{\text{O}}$  с клетками в 4 ряда, перед нервным кольцом – 1/5-1/4 диаметра тела с клетками в 2-3 ряда, на хвосте шире – чуть более 1/3 диаметра тела, с клетками у  $\ddot{\text{Q}}$  в 3-4 ряда, у  $\ddot{\text{O}}$   $\sim 1/4$  диаметра тела, с клетками в 2-3 ряда. 6 головных папилл на одном уровне. Амфида щелевидные, вытянутые в длину, слабо различающиеся у  $\ddot{\text{Q}}$  и  $\ddot{\text{O}}$  расположены над латеральными папиллами, а их отверстие – на уровне папилл. Рот сдвинут вентрально до уровня головных папилл или едва не достигает его. Воротничок перед пищеводом относительно короткий и по длине лишь немного превышает диаметр пищевода, равный  $\sim 5-6$ . Передний конец пищевода у воротничка образует отчетливый кантик; длина пищевода около 1/3 длины тела. Трофосома спереди тупая, начинается позади нервного кольца примерно на расстоянии 1/2 диаметра тела, сзади также округлена и лишь немного не достигает конца хвоста. К хвосту тело заметно сужается, конец хвоста тупой, округленный.

♀. Диаметр тела на уровне головной капсулы – 55-56, нервного кольца – 130-136, вульвы – 240-260, заднего конца трофосомы – 100-115, т.е. средние из этих величин относятся как 1:2.4:4.5:1.9. Амфида размером 10x5. Нервное кольцо – на расстоянии 225-250. Вульва косая, позади средины тела. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая, диаметром  $\sim 60$ , 1-е колено не выражено, 2-е – длиной  $\sim 300$ , 3-е – загибается вниз и вперед, достигая примерно средины 2-го. Рукава матки широкие и длинные, наполненные яйцами в 4-5 рядов. Яичники полипропагаторные, не достигают концов тела спереди на 1.5-2.5 мм, сзади простираются до конца трофосомы; у отложивших яйца концы их удаляются проксимально от концов тела, особенно задние. Яйца шаровидные, относительно крупные, их диаметр  $\sim 45$ .

♂. Диаметр тела на уровне головных папилл – 45-50 мм, нервного кольца – 120-130, посреди тела – 200-220, ануса 100-115, т.е. средние из этих величин относятся как 1:3:5:2.5.

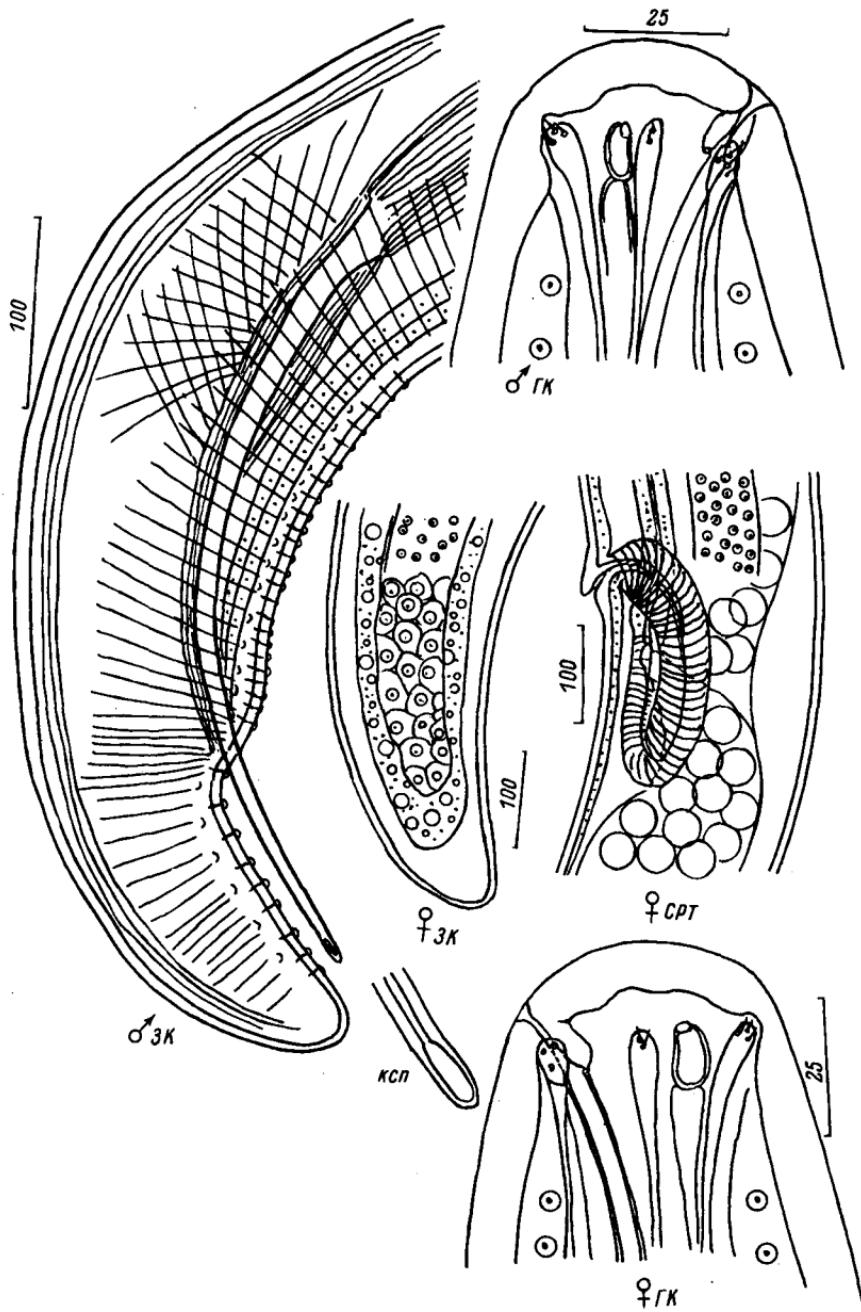


Рис. 37. *Gastromermis pachycarpa pachycarpa* ssp. n., ♂ и ♀.

Нервное кольцо на расстоянии 220–225. 8 конических папилл на одном уровне. Амфида расположены над латеральными папиллами, вытянуто–бобовидной формы, размером 10x5. Хвост позади ануса значительно тоньше, чем тело, его конец закруглен. Длина хвоста ~185, т.е. отношение его длины к диаметру тела на уровне ануса 1.7:1. Анус располагается в продольной бороздке. Половые папиллы располагаются в 3 ряда: в медиальном – выше 30 папилл, из них 25 – впереди ануса; в боковых ~20, из них 16–17 впереди ануса. Спикала одна, у основания расширена, к концу сужается, длиной 400–455. Ее кончик образует продолговатый пузырек. Мускулатура копулятивного аппарата сильно развита и дифференцирована (рис. 37, ЗК).

Сходен с *G. birosea* Rubz., описанным по материалам из Чудского озера. Названный вид отличается более высоким расположением рта (выше уровня головных папилл), более короткой спикаулой, укороченным 3-м коленом вагины и другими признаками.

М е с т о н а х о ж д е н и е и д а т а с б о р а.  
Вологодская обл., оз. Кубенское, устье р. Порозовицы, с глубины 0.4 м, 29 УП 1972.

М а т е р и а л. 2 ♀, одна из них неполовозрелая, другая – отложившая большую часть яиц, и 4 ♂.

Г о л о т и п. ♀ в препарате № 11012.

*Gastromermis pachycarpa membranacea* ssp. n.

Рис. 38

♀.  $L = 12.7$  мм;  $a = 57$ ;  $\beta = \sim 3.2$ ;  $V = 52\%$ .

♀. Диаметр тела на уровне головных папилл – 53, нервного кольца – 106, вульвы – 225, заднего конца трофосомы – 115, т.е. эти величины относятся как 1:2:4.1:2.2. Нервное кольцо – на расстоянии 200. Кутикула тонкая – 4, равномерная по всему телу. Латеральные хорды на большей части тела шириной ~1/3 его диаметра, с клетками в 4–6 рядов, перед нервным кольцом узкие, с клетками в 2–3 ряда, к хвосту расширены до 3/5 диаметра тела, с клетками в 3–4 ряда. 6 головных папилл сдвинуты вперед к слабо выпуклому переднему краю головной капсулы, латеральные – сдвинуты чуть вентрально. Амфида вытянуто–овальные, расположены над латеральными папиллами, размером 13x6, их отверстие – впереди уровня латеральных папилл. Рот сдвинут вентрально до уровня папилл. Стома узкая. Воротничок длиной ~7. Пищевод на переднем крае образует тонкий кантик, диаметр его ~4, длина ~4 мм. Трофосома на переднем конце тела клиновидно сужена, с мелкими гранулами, сзади тупо округлена и на большей части тела плотно заполнена шаровидными жировыми гранулами. Вульва косая. Вагина цилиндрическая, неправильно S-образно изогнутая, с удлиненным средним коленом (~225), диаметром ~60. Рукава матки узкие. Яичники полипропагаторные, с 4–6 рядами мелких (~15 в диамет-

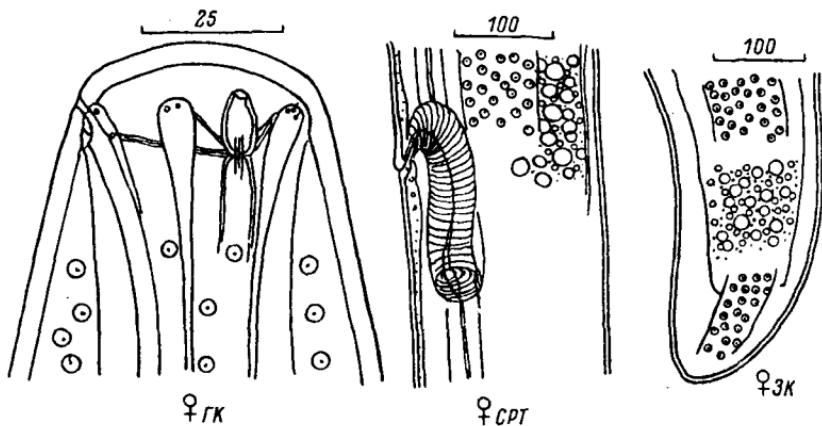


Рис. 38. *Gastromermis pachycarpa membranacea* sp. n., ♀.

ре) овоцитов (на оптическом разрезе); яичники не достигают концов тела спереди на 2.4 мм, сзади на 900. Хвост тупой, неравномерно округленный, наибольшая кривизна на вентральном конце.

Сходен с *G. birosea* Rubz., описанным по материалам из Чудского озера (Рубцов, 1973). Отличается более вентральным расположением рта (у *G. birosea* рот впереди уровня папилл), более широкими и сильнее выдвинутыми вперед амфидами, более толстым телом, короткой вагиной и другими мелкими признаками.

Местонахождение и дата сб. ор. Вологодская обл., оз. Кубенское, середина залива, среди ила с остатками *Cladocera*, 31 VII 1972, 1 неполовозрелая ♀.

Голотип. ♀ в препарате № 11036.

\* \* \*

Наряду с 11 описанными новыми видами в оз. Кубенском обнаружены еще две особи, принадлежащие двум видам из рода *Gastromermis*. Ниже дано их описание.

#### *Gastromermis hibernalis* Rubz.

Этот вид был описан по материалам из личинок хирономид (*Chironomus plumosus* L.), приобретенных в зоомагазине Ленинграда и использовавшихся для корма рыб (Рубцов, 1974а). Позднее этот вид был обнаружен в дворцовых прудах г. Павловска, затем в обводном канале Онежского озера и в Волгобалте и, наконец, в ряде волжских водохранилищ. Можно предположить, что этот массовый и широко распространенный вид в системе акваторий р. Волги проник из р. Шексны в оз. Кубенское через канал, соединяющий Волгобалт с озером.

Местонахождение и дата сбора.  
Вологодская обл., оз. Кубенское, ополоски со стеблей тростника,  
16 VII 1972, 1 постпаразитическая личинка ♀ в препарате  
№ 10988.

*Gastromermis birosea* (?) Rubz.

Вид этот описан по материалам из Чудского озера (типовая форма) и оз. Выртсъярв в Эстонии (*C. birosea membranacea* Rubz.) (Рубцов, 1973).

Судя по некоторым, пока не обработанным для печати материалам, названный вид – сборный, широко распространен в Европейской части СССР. Из-за скудности материала (1 постпаразитическая личинка ♀) мы воздерживаемся от особого ее описания, относя личинку к типовой форме вида, с которой она сходна по размерным отношениям тела, расположению латеральных хорд, амфи-дов. Некоторые отличия в строении хорд и размерных отношениях заставляют сомневаться в идентичности вида, что отражено знаком вопроса после видового названия.

Обращаясь к обсуждению вышеизложенных таксономических данных и их возможному общебиологическому значению, необходимо проявить особую осторожность и ограничиться только некоторыми, наиболее вероятными выводами, намечающимися предыдущим опытом исследования. При этом надо учесть, что из сотен и тысяч озер нашей страны, в которых, более чем вероятно, развиваются мермитиды, затронуто обследованием менее десятка.

Первое, что привлекает внимание, – это резко выраженная очаговость распространения. Из 56 проб бентоса с хирономидами (основными хозяевами мермитид) мермитиды обнаружены лишь в 13 пробах. Из них на 11 станциях добыто от 1 до 3 особей (всего 22), на станции 21 от 15–16 VII 1972 г. с глубины 1.5 м – 28 особей, а на станции 30 от 29 VII 1972 г. – 39 особей (из общего числа мермитид 89). Отмечаемая всеми исследователями очаговость распространения мермитид подтверждается, таким образом, и материалами из оз. Кубенского.

Далее обращает на себя внимание то обстоятельство, что 11 обнаруженных видов – новые для науки. Однако такие же или близкие к ним результаты были получены для всех ранее и впервые обследованных стоячих водоемов (Daday, 1913; Hagmeier, 1912; Steiner, 1929; Рубцов, 1972б, 1973 и др.).

По числу видов фауна оз. Кубенского (12 видов) может сравниваться с ранее обследованными озерами – Невшательским и другими швейцарскими (Daday, 1913), с оз. Выртсъярв. В последнем обнаружено 15 видов, но обследования там велись более длительное время (около 10 лет). Все вновь описанные виды относятся к шести известным ранее и широко распространенным в Европе родам. В целом фауна оз. Кубенского ближе к фауне озер Чудского и Выртсъярв, нежели к расположенным севернее Вашуткиным

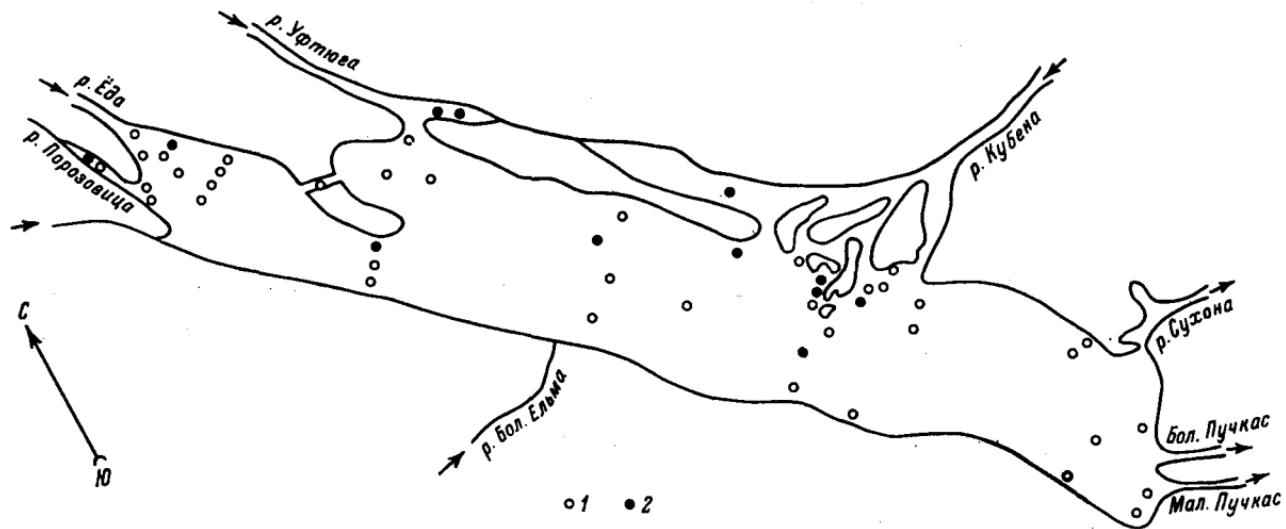


Рис. 39. Схема расположения бентосных станций на озере.

1 – обнаружены только хирономиды; 2 – обнаружены хирономиды и мермитиды.

озерам в Архангельской области. Из описываемых здесь видов некоторые (*Gastromermis pachycarpa* sp. n., *Spiculimermis kubenskiensis* sp. n., *Hydromermis gastrofaga* sp. n. и *H. micronura* sp. n.) близки к видам, обнаруженным в озерах Чудском и Выртсьярв. *Limnomeris crassisoma* sp. n. сходен с *L. europea* Rubz. из Чехословакии (Рубцов, 1971) и *L. microcarpa* Rubz. et Ipatieva из Волгоградского водохранилища (Рубцов и Ипатьева, 1975). Особый интерес представляет факт первого обнаружения в озере вида рода *Isomeritis* (?) *papillata* sp. n. До сих пор виды этого рода (*I. wisconsinensis* Welch, *I. rossica* Rubz. и др.) встречались лишь в проточных водоемах как паразиты личинок мошек, реже – в личинках хирономид (Рубцов, 1972а). Хотя хозяева мермитид оз. Кубенского установлены лишь для четырех видов, можно с большой вероятностью заключить, что и большинство остальных описанных здесь видов паразитов развивается в личинках разных видов хирономид. Интересно отметить отсутствие в оз. Кубенском некоторых широко распространенных видов и родов. Так, здесь не обнаружены представители сборного вида *Hydromermis contorta* (Linstow), паразитирующего в личинках *Chironomus f. l. plumosus*, особенно многочисленного в водохранилищах р. Волги. Вероятным замещающим *H. contorta* (Linstow) видом в оз. Кубенском может быть близкий по размерам *Hydromermis gastrofaga* sp. n. То же можно сказать про *Strelkovimermis singularis* (Strelkov) – массового паразита крупных хирономид в Рыбинском водохранилище. Связь оз. Кубенского с каналом, соединяющим оз. Белое и Рыбинское водохранилище, обнаруживается лишь по одному виду (*Gastromermis hibernalis* Rubz.). Обращает на себя внимание также отсутствие мермитид из рода *Eurymermis* и *Paramermis*, виды которых паразитируют в слепнях и дождевках. Однако следует отметить, что виды названных родов обычно обнаруживаются на мелководьях в устьях рек или в самих реках, там где чаще всего развиваются личинки слепней.

В отношении экологического распределения мермитид в оз. Кубенском нужно отметить следующее. Они встречаются на разных глубинах – от прибрежной зоны до максимальных глубин (5 м) – в течение всего вегетационного периода (рис. 39). Грунт самый различный, но чаще всего клаудоцерный ил и пески, часто с растительными остатками. Из макрофитов преобладают рдест (*Potamogeton perfoliatus* L.) и тростник (*Phragmites communis* Trin.). Здесь чаще всего в заметных количествах развиваются личинки разных видов хирономид. Мермитиды, как паразиты преимущественно хирономид, – локально и спорадично существенные регуляторы численности одного из важнейших фаунистических компонентов новых биоценозов. Хирономиды служат одним из основных элементов в корме рыб. Практическое значение мермитид, наряду с общебиологическим, объясняет быстро возрастающий ныне интерес к ним.

## Л и т е р а т у р а

- П о л о ж е н ц е в П.А., А р т ю х о в с к и й А.К. К сис-  
тематике семейства *Mermithidae* Braun, 1883  
(*Dorylaimata*, *Enoplida*). - Зоол. журн., 1959, т. 38,  
№ 6, с. 816-828.
- Р у б ц о в И.А. Мермитиды из мошек Западной Европы. -  
*Scripta Fac. sci. natur. UJEP Brun., Biol.*,  
1971, vol. 1, p. 2, p 97-132.
- Р у б ц о в И.А. Водные мермитиды. Ч. 1. Л., 1972а, 254 с.
- Р у б ц о в И.А. Новые и недостаточно описанные виды пресно-  
водных мермитид (*Nematoda, Mermithidae*) из бассейна  
реки Печоры. - Тр. Зоол. ин-т. АН СССР, 1972б, т. 52,  
с. 11-93.
- Р у б ц о в И.А. Мермитиды из озера Хубсугул. - В кн.: При-  
родные условия и ресурсы Прихубсугулья (Монгольская На-  
родная республика). Т. 1. Иркутск-Улан-Батор, 1972в,  
с. 106-118.
- Р у б ц о в И.А. Пресноводные мермитиды Эстонии. Таллин,  
1973. 172 с.
- Р у б ц о в И.А. Водные мермитиды. Ч. II. Л., 1974а, 222 с.
- Р у б ц о в И.А. Мермитиды Куйбышевского водохранилища. - В  
кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974б,  
с. 175-198.
- Р у б ц о в И.А. Мермитиды из озера Байкала. - В кн.: Новое  
о фауне Байкала. Ч.П. Новосибирск, 1976, с. 3-53.
- Р у б ц о в И.А. Новые виды мермитид из озера Зеленецкого. -  
Вестн. зоологии, 1976, № 4, с. 43-50.
- Р у б ц о в И.А., И п а т ь е в а Г.В. Мермитиды (*Nema-  
toda, Mermithidae*) из Волгоградского водохранилища.  
Сообщение 1. - Тр. Комплексн. экспедиц. Саратовского ун-та  
по изуч. Волгоградского и Саратовского водохранилищ, 1975,  
вып. 4, с. 98-113.
- С т р е л к о в А.А. Биология новой мермитиды из мотыля Ры-  
бинского водохранилища. - Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1964,  
№ 3, вып. 1, с. 55-69.
- С о м а н D. *Nematoda. Mermithidae*. - Fauna Re-  
publ. Popul. Romine, 1961, vol. II, facs. 3, 60 p.
- Д а д а ю E. Beiträge zur Kenntnis der in Süßwas-  
sern lebenden Mermithiden. - Math.-naturn. Ber.,  
Ungarn, 1913, Bd. 27, H. 3, S. 214-281.
- Н а г м е и е р A. Beiträge zur Kenntnis der Mer-  
mithiden. I. Biologische Notizen und systematische  
Beschreibung einiger alter und neuer Arten. - Zool.  
Jahrb. Abt. Syst., 1912, Bd. 32, S. 521-612.
- Р а р е н т и U. Effetto ferminilizzante dei maschi  
sulle larve indifferenziate di *Paramermis contorta*. -

Bull. Zool., 1964, vol. 31, fasc. 2, p. 2,  
p. 1099-1102.

P a r e n t i U. Male and female influence of adult  
individuals on undifferentiated larvae of the parasi-  
tic nematode *Paramermis contorta*. - Nature,  
1965, vol. 207, N 5001, p. 1105-1106.

S c h m a s s m a n n W. Beiträge zur Kenntnis  
der Mermithiden. - Zool. Anz., 1914, Bd. 44, H.  
9, S. 396-406.

S t e i n e r G. Die von A. Monard gesammelten  
Nematoden der Tiefenfauna des Neuenburger Sees. -  
Bull. Soc. Neuchatel., Sci. nat., 1919, Bd. 43,  
S. 142-240.

S t e i n e r G. Limicole Mermithiden aus dem Sa-  
rekgebirge und der Torne-Lappmark. - Naturwiss-  
schaftl. Untersuchungen des Sarekgebirges in  
Schwedisch-Lappland, 1923, Bd. 4, S. 805-828.

S t e i n e r G. On a collection of Mermithides  
from the basin of the Volga River. - Zool. Jahrb.,  
Abt. Syst., 1929, vol. 57, p. 3-4, p. 301-328.

S t e i n e r G. Die arktischen Mermithiden, Gor-  
dioiden und Nectonematoidea. - Fauna Arctica,  
1932, Bd. 6, Hf. 3, S. 161-174.

## Г л а в а 6.

### ИХТИОЦЕНОЗ ОЗ. КУБЕНСКОГО. ЕГО СОСТОЯНИЕ И ВОЗМОЖНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИ ЗАРЕГУЛИРОВАНИИ СТОКА<sup>1</sup>

Б связи с тем, что специальных исследований по изучению биологии рыб оз. Кубенского не проводилось, для оценки состояния ихтиоценоза озера были использованы следующие материалы: данные промысловой статистики, наблюдения, проведенные Вологодской госрыбинспекцией; результаты работ комплексной экспедиции ВНИОРХ 1950-1951 гг.; материалы кафедры зоологии Вологодского педагогического института. Недостаток материалов вызвал необходимость в некоторых случаях пользоваться методом аналогов, так как крупнейшие водоемы Северо-Запада, во многом сходные с оз. Кубенским (озера Ильмень и Белое, Псковско-Чудской водоем), изучены гораздо подробнее. Прогноз изменений в ихтиофауне, которые могут произойти при переброске вод северных рек в Волгу через оз. Кубенское, базируется на результатах работ комплексной экспедиции Института озероведения АН СССР.

#### 6.1. Видовой состав и история формирования ихтиофауны

В настоящее время в оз. Кубенском и его притоках насчитывается 19 видов рыб. Видовой состав приводится ниже:

Сем. лососевые **Salmonidae**

Нельма - *Stenodus leucichthys nelma*

Сиг- нельмушка - *Coregonus lavaretus nelmuschka* Pravdin

Сем. хариусовые **Thymallidae**

Хариус - *Thymallus thymallus* (L.)

Сем. корюшковые **Osmeridae**

Снеток - *Osmerus eperlanus eperlanus* (L.)

<sup>1</sup> Глава написана В.Г. Лебедевым (Вологодский государственный педагогический институт).

## Сем. щуковые Esocidae

Шука *Esox lucius* (L.)

## Сем. карповые Cyprinidae

- Плотва - *Rutilus rutilus* (L.)
- Елец - *Leuciscus leuciscus* (L.)
- Язь - *Leuciscus idus* (L.)
- Пескарь - *Gobio gobio* (L.)
- Уклей - *Alburnus alburnus* (L.)
- Густера - *Blicca bjoerkna* (L.)
- Лещ - *Abramis brama* (L.)
- Карась золотой - *Carassius carassius* (L.)

## Сем. вьюновые Cobitidae

Голец - *Nemachilus barbatus* (L.)

## Сем. тресковые Gadidae

Налим - *Lota lota* (L.)

## Сем. окуневые Peroidae

- Судак - *Lucioperca lucioperca* (L.)
- Ерш - *Acerina cernua* (L.)
- Окунь - *Perca fluviatilis* L.

## Сем. подкаменщиковые Cottidae

Подкаменщик - *Cottus gobio* L.

Все они, кроме судака, интродуцированного рыбохозяйственными организациями в 1934-1936 гг. (Титенков, 1955), и снетка, являются автохтонами водоема.

В формировании ихтиоценоза оз. Кубенского принимают участие представители трех фаунистических комплексов: ponto-каспийского (лещ, густера, судак), пресноводно-арктического (хариус, сиг, нельма, снеток, налим) и равнинно- boreального (остальные виды). Участие в формировании ихтиоценоза рыб, отличающихся по своим требованиям к условиям среды, объясняется особенностями заселения озера рыбами в прошлые эпохи, когда оз. Кубенское было связано с бассейнами других озерных водоемов, а также изменениями климата.

А.С. Берг (1947) отмечает, что в послеледниковую эпоху климат был засушливым, лесостепь доходила до Вологодской области, уровень озер был ниже современного. Для таких стенотерм-

ных рыб, как представители пресноводно-арктического комплекса, это время было серьезным испытанием их стойкости к абиотическим факторам среды. Выживанию лососевых, хариусовых и тресковых способствовала молодость озера в суббореальное время и связанные с этим меньшая заастаемость, заболоченность и заиленность по сравнению с современной эпохой.

Значительную роль в формировании современного состава ихтиофауны сыграла хозяйственная деятельность человека. Помимо судака, вселенного в водоем 40 лет назад, деятельности человека обязаны своим появлением в озере жилая форма кубенской нельмы, снеток и встречавшаяся до 40-х годов XX века стерлядь. Так, северо-двинская нельма до постройки в 1834 г. в 7 км от истока р. Сухоны плотины приходила в бассейн озера на нерест. Плотина преградила обратный путь мигрантам и оставшаяся в озере часть нерестового стада со временем образовала особую форму, отличающуюся от нельмы Северной Двины (Титенков, 1961). Снеток тоже появился в озере после постройки Северо-Двинского канала (Данилевский, 1862). Стерлядь, упоминавшаяся уже А.П. Межаковым (1855), по версии Н.Я. Данилевского (1862), попала в озеро из разбившейся прорези, в которой перевозили живую рыбу. Она, очевидно, никогда не была многочисленной, хотя приводится постоянно в списках ихтиофауны до 1940 г. (Дулькин, 1941).

## 6.2. Питание и пищевые взаимоотношения основных промысловых рыб озера

Кубенское озеро является фактически замкнутым водоемом, а в таких водоемах конкуренция в пище, особенно в условиях интенсивного рыболовства, может привести к ощутимым количественным и качественным изменениям в ихтиоценозе. Так, учитывая высокую конкурентную способность леща со стороны плотвы, окуня и ерша, можно полагать, что снижение количества леща за последние годы связано в какой-то степени с ростом количества вышеназванных сорных рыб, что и отражается в динамике уловов. Основные пищевые взаимоотношения рыб озера представлены на рис. 40. Кроме леща, в неблагоприятном положении при возрастании численности ерша, окуня и плотвы оказываются сиг и язь. Имеет место конкуренция в питании и у хищных рыб. По данным И.С. Титенкова (1955), объекты питания окуня и нельмы не совпадают, а другие хищники (судак, налим) вследствие малочисленности или ограниченности районов охоты (щука) слабо конкурируют с нельмой. Но при изучении питания хищных рыб, проведенном в 70-е годы, установлено значительное совпадение спектров питания нельмы с окунем и щукой. При просмотривании 100 желудков щуки в пятидесяти двух случаях они содержали окуня, по 4% пищевого рациона приходилось на плотву и ерша, а остальные желудки были пустые. В питании окуня можно отметить некоторое сужение спектра питания с увеличением размеров тела (свыше 20 см), но как крупный, так

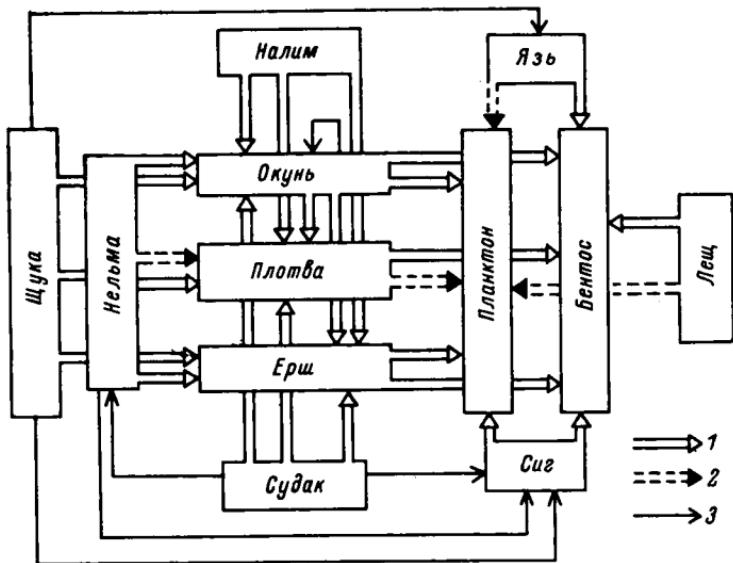


Рис. 40. Схема основных цепей питания промысловых рыб озера.

1 – преобладают в питании; 2 – часто встречаются; 3 – встречаются редко или сезонно.

и более мелкий окунь – хищник подобно нельме обладает высокой избирательной способностью к ершу (более 50% желудков окуня содержали ерша), меньше к плотве. Каннибализм отмечен у особей до 20 см длины.

Конкуренция в питании хищников подтверждается соотношением величин их уловов в отдельные пятилетия (рис. 41). Если нельма постоянно находится в противофазе окуню, то щука занимает пищевую нишу окуня только при резких падениях его численности. Другие хищники – судак и налим – имеют невысокую численность и, хотя их основная пища такая же, как у нельмы и щуки, можно считать, что их конкурентная способность невелика. Воздействие судака на запасы нельмы и нельмушки может выражаться, следовательно, лишь постольку, поскольку молодь этих рыб в летнее время на нагульных участках довольно широко представлена в пищевом рационе судака. У мелкого налима отмечаются случаи каннибализма, что можно расценить как результат конкуренции со стороны других хищников в первые годы жизни налима. В то же время налим, особенно крупный, является важным биологическим мелиоратором, так как активность его в питании возрастает осенью и зимой, когда понижается интенсивность питания основных хищных рыб.

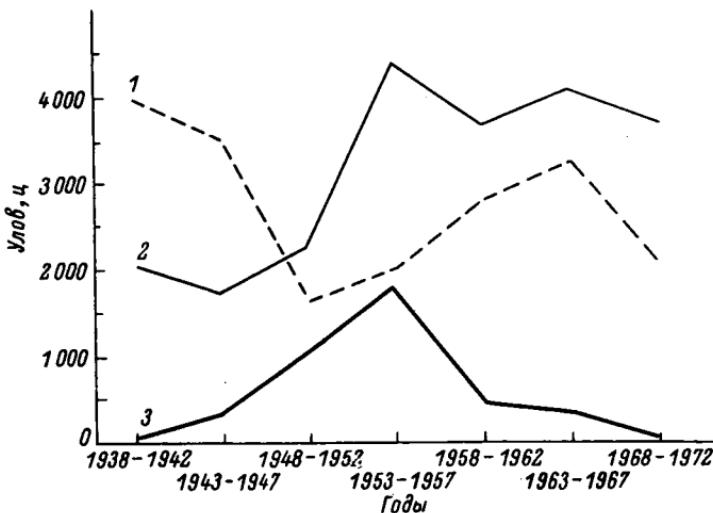


Рис. 41. Величины уловов основных хищных рыб озера по пятилетиям.

1 – окунь; 2 – щука; 3 – нельма.

Карликовый кубенский сиг–нельмушка даже при том высоком показателе видовой плодовитости, который ему свойствен (Лебедев, 1975), испытывает настолько мощную конкуренцию со стороны бентофагов и планктофагов и прямое воздействие хищников, что популяция его испытывая сильнейшие колебания численности, никогда не поднималась до высокого уровня, а в последние годы доля нельмушки в уловах постоянно снижается (табл. 13). Наилучшими условиями питания обеспечены плотва, ерш и язь. Высокая экологическая пластичность этих рыб, их большая плодовитость, повышенная по сравнению с более ценными видами сопротивляемость отрицательным воздействиям со стороны природы и человека, даже при наличии высокой численности хищников и интенсивного воздействия промыслом ставят их в доминирующее в рассматриваемом ихтиоценозе положение. На снижение количества полезных хищников, которое может произойти в результате их перелова или под воздействием неблагоприятных факторов среды, плотва отвечает устойчивым ростом популяции (рис. 42.). Таким образом, регуляция численности щуки и нельмы на уровне 25% от всей добываемой рыбы уже в настоящее время становится важной рыбохозяйственной задачей.

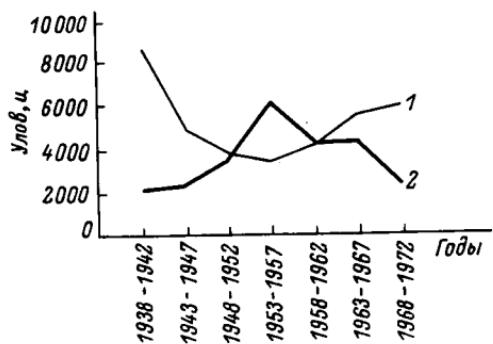


Рис. 42. Изменение величин уловов плотвы (1) на фоне изменения уловов щуки и нельмы (2).

### 6.3. Размерно-весовая характеристика промысловых рыб озера.

Отсутствие постоянных ихтиологических наблюдений на озере значительно снижает возможность точной оценки линейного и весового роста рыб, а также изменений во времени этих важных биологических показателей. Данные по линейному росту нельмы, щуки, окуня, плотвы и язя можно рассматривать поэтому лишь как усредненные величины. Для сравнения привлечен материал по нельме из оз. Зайсан (Титенков, 1961), лещу и щуке (Веткасов, 1974а, 1974б) и окуню (Пиху, Пиху, 1974). Диаграмма линейного роста (рис. 43) вышеперечисленных рыб свидетельствует о том, что на протяжении рассматриваемого периода в озере имеются достаточно хорошие условия для их роста. Все они, за исключением окуня, по своим линейным размерам превосходят одновидовых представителей из других водоемов. Основным отличием в особенностях роста рыб в длину можно отметить лучшие показатели роста для младших возрастных групп и снижение темпов роста или выравнивание с темпами роста рыб из других водоемов, для старших возрастных групп. Такая особенность роста может быть объяснена хорошими условиями для нагула молоди в мелководном и хорошо прогреваемом водоеме.

Весовые приросты рыб находятся в соответствии с их ростом в длину. Кубенская нельма по темпам прироста веса значительно обгоняет другие формы (обскую и туводную из оз. Зайсан); быстрее по сравнению с лещом из оз. Ильмень растет кубенский лещ; несколько отстает в приростах веса щука.

От темпов прироста веса, а также от величины смертности и продолжительности жизненного цикла зависит динамика ихтиомассы популяции. Скорость нарастания ихтиомассы рыб оз. Кубенского представлена на рис. 44. У леща и щуки она значительно выше, чем у плотвы, окуня, язя. Следовательно, популяции последних в силу низких темпов весового прироста с возрастом не компенсируют потерь биомассы от естественной смертности. Это оправдывает использование промыслов младших возрастных групп данных популяций. Значительно более высокие темпы весового прироста у леща,

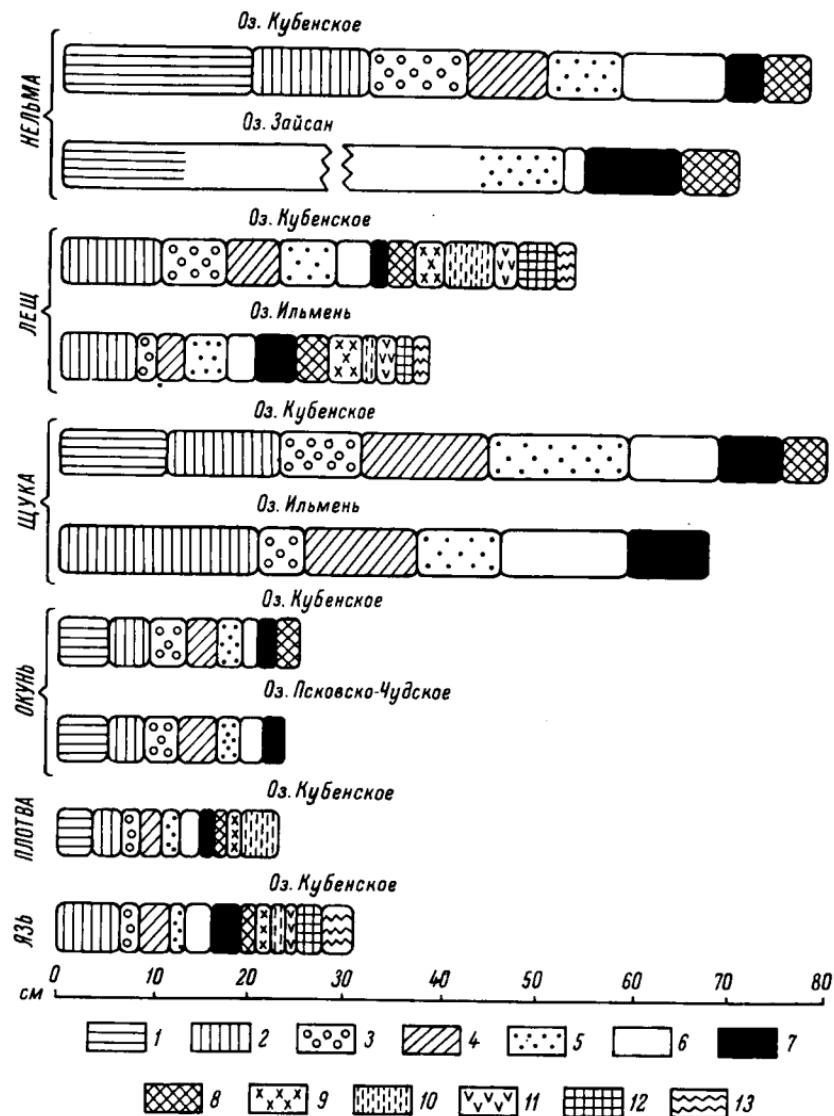


Рис. 43. Диаграмма линейного роста некоторых промысловых рыб озера.

Возраст: 1 - 0+; 2 - 1+; 3 - 2+; 4 - 3+; 5 - 4+; 6 - 5+; 7 - 6+; 8 - 7+; 9 - 8+; 10 - 9+; 11 - 10+; 12 - 11+; 13 - 12+.

Таблица 13

Динамика уловов рыбы по пятилетиям за период 1938-1973 гг.

Вид	1938-1942	1943-1947	1948-1952	1953-1957
Нельма	<u>57</u> 0.18	<u>372</u> 2.25	<u>1066</u> 6.9	<u>1776</u> 9.9
Сиг	<u>93</u> 0.21	<u>431</u> 2.7	<u>516</u> 3.35	<u>517</u> 2.8
Лещ	<u>1990</u> 7.3	<u>2502</u> 15.8	<u>2116</u> 13.7	<u>1853</u> 10.2
Щука	<u>2083</u> 7.7	<u>1721</u> 10.4	<u>2274</u> 14.7	<u>4445</u> 25.3
Окунь	<u>4017</u> 14.8	<u>3533</u> 21.48	<u>1682</u> 10.9	<u>2094</u> 11.57
Язь	<u>969</u> 3.5	<u>654</u> 3.9	<u>607</u> 3.9	<u>1054</u> 5.9
Плотва	<u>9124</u> 34.2	<u>5085</u> 30.8	<u>4045</u> 26.3	<u>3578</u> 19.8
Судак	-	-	<u>35</u> 0.4	<u>38</u> 0.2
Налим	<u>5</u> 0.01	<u>11</u> 0.07	<u>10</u> 0.15	<u>40</u> 0.2
Мелочь 3 гр.	<u>8566</u> 32.1	<u>2071</u> 12.6	<u>3099</u> 19.7	<u>2536</u> 14.13
Общий вылов	<u>26904</u> 100	<u>16409</u> 100	<u>15390</u> 100	<u>17922</u> 100
Общий % хищников	24.6	34.3	32.3	46.85

П р и м е ч а н и я: 1) В числителе - улов в ц, в знаменателе - с приловом мелкого окуня и плотвы.

	1958-1962	1963-1967	1968-1972	1973	Средний улов за год	Пределы колебаний уловов, ц
	<u>516</u> 2.7	<u>351</u> 1.78	<u>52</u> 0.28	<u>11</u> 0.3	<u>117</u> 3.03	1-615
	<u>324</u> 1.73	<u>261</u> 1.22	<u>509</u> 2.84	<u>4.5</u> 1.1	<u>75</u> 1.97	6-205
	<u>2285</u> 12.23	<u>2289</u> 11.6	<u>726</u> 4.6	<u>39</u> 0.8	<u>386</u> 10.14	24-1128
	<u>3678</u> 19.6	<u>4144</u> 21.14	<u>3770</u> 21.17	<u>623</u> 13.9	<u>632</u> 16.6	264-1259
	<u>2877</u> 15.4	<u>3299</u> 16.9	<u>1922</u> 10.85	<u>306</u> 6.8	<u>548</u> 14.4	90-120
	<u>3018</u> 16.18	<u>2112</u> 10.7	<u>1113</u> 6.4	<u>175</u> 3.9	<u>269</u> 7.06	42-950
	<u>4511</u> 24.25	<u>5644</u> 29.4	<u>6186</u> 31.15	<u>1133</u> 25.3	<u>1090</u> 28.7	273-2745
	-	<u>81</u> 0.4	<u>39</u> 0.23	<u>29</u> 0.6	<u>6</u> 0.16	4-79
	<u>61</u> 0.3	<u>124</u> 0.6	<u>175</u> 0.98	<u>38</u> 0.7	<u>13</u> 0.34	1-47
	<u>1402</u> 7.5	<u>1299</u> 6.62	<u>3101</u> 17.6	<u>2082</u> 46.6	<u>670</u> 17.6	56-2396
	<u>18672</u> 100	<u>19604</u> 100	<u>17653</u> 100	<u>4481</u> 100	<u>3806</u> 100	2076-7449
	38.4	41.7	29.5	22.3		

улов в процентах; 2) мелочь 3 гр. содержит преимущественно ерша

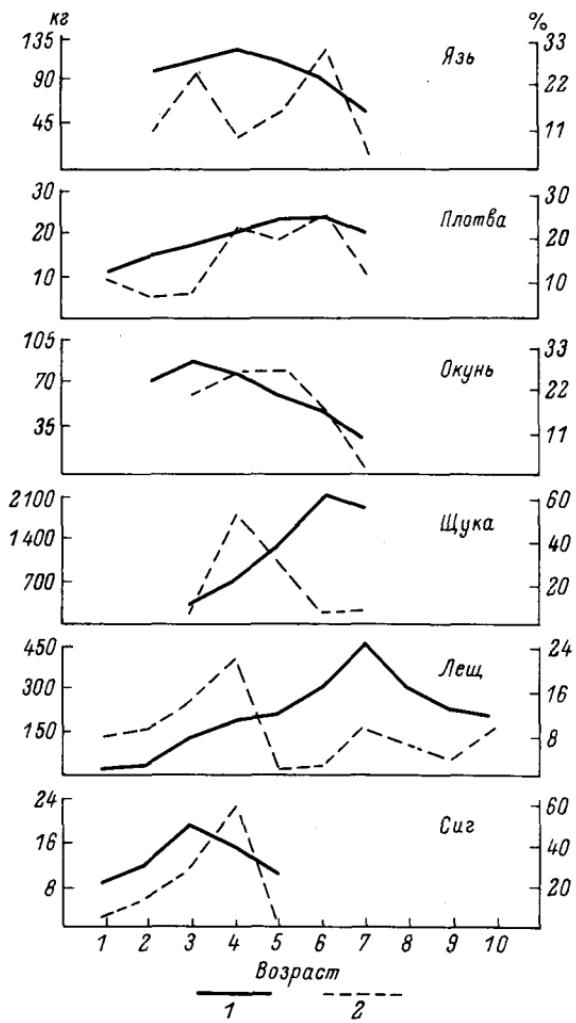


Рис. 44. Изменение ихтиомассы с возрастом и содержание возрастных групп в уловах.

1 — ихтиомасса, кг; 2 — доля возрастных групп в уловах, %.

щуки, сига с максимумом нарастания ихтиомассы в старших возрастных группах ( $7+$ ,  $6+$  и  $4+$  соответственно) позволяют сделать вывод об их высокой способности восполнить потери от естественной смертности до определенного возраста. Именно этот возраст и должен определить величину промыслового размера рыбы (Тюрик, 1968).

#### 6.4. Рыбопромысловая характеристика озера

Прямое воздействие на структуру ихтиоценоза оказывает интенсивность промысла, степень которой на озере можно оценить при сравнении потенциальных запасов биомассы рыбы с промысловой рыбопродуктивностью.

Имея в отдельные годы значительные колебания (от 20.1 до 5.6 кг/га), рыбопродуктивность в общем стабильна, близка к средней многолетней, и резким колебаниям подвержены не величины уловов, а видовое соотношение в них. Хотя отдельные сведения по количественной и качественной характеристике уловов имеются у многих авторов прошлого и начала нынешнего века (Межаков, 1855; Соллертинский, 1921; Васильев, 1921 и др.), регулярные статистические сведения по уловам имеются лишь с 1938 г. Прежде чем перейти к анализу этих данных, следует отметить, что интенсивность промысла на озере в течение всего этого времени оставалась примерно на одном уровне, периодов запуска не было. Так, уменьшение числа рыбаков, снижение доли зимнего промысла, запрет лова жаберными сетями компенсировалось увеличением размеров неводов, переводом их на механическую тягу. Данные промысловой статистики показывают, что промыслом охвачены только 10 видов из состава ихтиоценоза (табл. 13). Остальные рыбы как в силу своей малочисленности, так и малоценностя не добываются; не образуя значительных популяций и не влияя на биомассу остальных видов, они входят в рассматриваемый ихтиоценоз как дополнительные его компоненты. Поэтому, хотя они, вероятно, испытывают постоянное воздействие со стороны других, более многочисленных видов, в дальнейшем их роль в формировании ихтиомассы мы учитывать не будем. Динамика уловов, приведенная в табл. 13, позволяет сделать ниже следующие обобщения.

1. На всем протяжении рассматриваемого периода господствующими видами являются плотва, окунь, ерш, суммарный улов которых колеблется в пределах от 45 до 80 и более процентов. Каждый из этих видов в отдельности дает улов, значительно превышающий "критический порог численности", который для большинства рыб водоемов Северо-Запада определяется в 7% от общего количества улова (Тюрин, 1974). Учитывая отсутствие специализированного промысла этих малоценных видов, можно полагать, что запасы их в озере значительно больше, чем говорят об этом данные промысловых уловов.

2. Среди ценных промысловых видов, относящихся к хищникам: налим, судак, щука и нельма, только щука по численности постоянно находится выше "критического порога". Судак за 40 лет, прошедших со времени его вселения в озеро, несмотря на хороший рост, так и не образовал в водоеме достаточно мощную популяцию.

3. Чрезвычайно низка численность кубенского сига-нельмушки. Показатели уловов в пределах 0.2-3.35% всей добываемой рыбы говорят о состоянии длительной глубокой депрессии.

Запрет добычи сига на нерестилищах не принес положительных результатов.

4. Сильные колебания численности испытывает популяция наиболее ценного бентофага — леща. Если в 40–60-х годах его уловы составляли 10–15% всей рыбопродукции, то начиная с 1968 г. они резко падают, опускаясь намного ниже „критического порога численности“. Очевидно, что промысловые запасы леща подорваны в результате биологического перелова, а новые поколения уже на ранних стадиях встретили мощную конкуренцию со стороны плотвы, ерша и мелкого окуня, которые в этот период значительно увеличили свою численность.

5. Популяция язя, постепенно наращивавшая численность к 50–60-м годам, начиная с 1970 г. постоянно снижает свое количество до уровня, сигнализирующего об угрожающему низкой величине промыслового стада (3,9% в 1973 г.).

6. Вышеприведенные факты длительной депрессии наиболее ценных промысловых рыб дают основание считать, что в настоящее время Кубенское озеро находится в стадии перехода из лещевого в окунево-плотвичный водоем.

Для того чтобы рассмотреть роль промысла в наблюдаемой сукцессии, обратимся к возрастному составу уловов (рис. 44). Как видно из приводимых графиков, в большинстве случаев промыслом недоиспользуются те возрастные группы язя, окуня и сига, которые образуют наибольший прирост ихтиомассы. Если для язя и особенно для окуня такой режим рыболовства оправдан низким темпом весового прироста этих рыб (о чем говорилось выше), то для малочисленного сига с его коротким жизненным циклом, подобный характер промысла наносит вред, извлекая из популяции рыб нерестующих повторно, с более жизнестойкой икрой, т.е. основных производителей. Что же касается щуки и леща, то в данном случае промыслом не учитываются совершенно их возрастные особенности. Если щука своей скороспелостью может ослабить вредное влияние промысла, базирующегося на младшие возрастные группы, то стадо леща в таких условиях попадает в критическое положение.

Помимо промыслового лова на оз. Кубенском, особенно за последние 15–20 лет, получил сильное развитие любительский лов. Количество рыбаков-любителей неизвестно, учет их добычи не производится. Между тем, в числе объектов любительского промысла достаточно часто фигурируют такие ценные виды рыб, как сиг, щука, нельма. Отсутствие организации любительского лова на водоеме приводит к многочисленным нарушениям „Правил рыболовства“: не соблюдаются запретные сроки и промысловая мера на рыбу, имеются факты браконьерского лова в запретный период на нерестилищах с применением запрещенных орудий лова. Приблизительно можно считать, что в отдельные годы любителями извлекается из озера до 50–100% промысловой добычи. Укажем для сравнения, что в Рыбинском водохранилище, по данным Н.А. Гордеева и др. (1974), рыбаки-любители вылавливают до 30% щуки, 2% леща и 40% язя.

от всей добываемой рыбы. Такие цифры заставляют учитывать роль любительского лова при оценке продуктивности водоема и изучении протекающих в ихтиоценозе процессов.

## 6. 5. Определение ихтиомассы и потенциальной рыбопродуктивности озера

Оценка интенсивности рыболовства, степени его воздействия на ихтиоценоз, определение динамики структуры ихтиоценоза связаны с большими трудностями практического и теоретического порядка. Так, если без знания естественной и промысловой смертности рыб невозможно разработать биологические обоснования рыболовства, то для оз. Кубенского, имеющего сложный состав ихтиофауны, эта проблема усложняется по следующим причинам: 1) отсутствие подробных многолетних наблюдений за биологией рыб этого водоема; 2) отсутствие дифференциации в местообитании различных видов; 3) отсутствие в промысловом лове орудий с достаточно хорошо выраженными возрастными и видовыми селективными свойствами.

Кроме того, используя для оценки состояния рыбных запасов данные промысловой статистики, следует помнить, что они всегда занижены, так как значительная часть рыбы ценных пород оставляется рыбаками для личных нужд, а добыча рыбы рыбаками-любителями не контролируется. Заметим также, что для получения хотя бы в самом общем виде представления о процессах, проходящих в ихтиоценозе, приходится прибегать к следующим допущениям: условия среды принимать за стабильные; естественную и промысловую смертность, плодовитость, возрастные группы, охваченные промыслом и т.п., — неизменными. В силу вышеперечисленных причин следует сразу оговорить, что оценка естественной и промысловой смертности, величина потенциальной продуктивности, соотношение промысловой и непромысловой частей ихтиоценоза — средние величины для всего рассматриваемого периода (1938-1973 гг.).

Величины коэффициентов естественной и промысловой смертности ( $K_{e,cm}$  и  $K_{pr,cm}$ ) ихтиомассы промысловой и непромысловой частей популяций важнейших промысловых рыб озера приведены в табл. 14. Методика определения названных величин следующая. По процентному содержанию рыб в улове за рассматриваемый период (графа 2) устанавливается их принадлежность к группе относительной численности (графа 3). Далее заполняются по имеющимся данным графы 4-7. По этим данным находят теоретический предельный возраст рыбы (графа 8) по методике П.В. Тюрина (1963), который позволяет определить  $K_{e,cm}$ . Для определения  $K_{общ,cm}$  (коэффициент общей смертности) используется численность возрастных групп, охваченных промыслом. Разность между  $K_{общ,cm}$  и  $K_{e,cm}$  дает величину  $K_{pr,cm}$  (графа 11). Сравнивая полученные величины промысловой смертности с данными уловов, воздействия промысла на различные возрастные группы, с особенностями биологии рыб, т.е. с вопросами, рассмотренными выше, можно сделать следующее заключение.

Таблица 14

Основные популяционные биологические параметры промысловых рыб

Виды	Средняя величина процентного содержания рыбы в годовом улове	Группа относительной численности (по Тюрину) <sup>1</sup>	Численность пробы, приходящейся на 1 экз. наблюденного предельного возраста	Число промысловых возрастных групп в пробе	Наблюденный предельный возраст в пробе		Наблюденный предельный возраст во всей популяции
					годы		
Нельма	3.03	Малочисленна (10000)	555	7	9	11	
Сиг	1.87	Очень малочисленна (5000)	250	5	8	8	
Лещ	10.14	Средней численности (25000)	124	12	13	17	
Щука	16.60	Средней численности (25000)	150	7	8	12	
Плотва	28.70	Многочисленна (50000)	500	12	13	13	
Окунь	14.40	Средней численности (25000)	980	8	9	10	
Язь	7.06	Малочисленен (10000)	250	6	8	8	
Ерш	17.60	(Средней численности) <sup>2</sup> (25000)	240	7	8	8	

П р и м е ч а н и я: 1) группы относительной численности дифференцируются в скобках, так как промысловая статистика дает большие искажения для ценных рыб.

озера

Теоретический предельный возраст	K <sub>е.см</sub>	K <sub>общ.см</sub>	K <sub>пр.см</sub>	Средняя величина годового улова	Ихтиомасса промысловой части популяции		Ихтиомасса непромысловой части популяции	Ихтиомасса общая
					и			
13	40	60	20	117	585	174	759	
12	43	75	32	75	234	67	301	
29	18	35	17	386	2270	650	2290	
32	17	50	33	632	1915	572	2487	
21	25	38	13	1090	7355	28071	36456	
17	30	60	30	548	1826	5973	7799	
13	40	65	25	269	1076	3602	4678	
13	40	67	27	670	2480	8303	10783	

цированы по В.П. Тюрину (1961); 2) относительная численность ерша выражена его доли в ихтиомассе в силу направленности промысла на добычу более ценных рыб.

1. Наиболее высокие величины  $K_{e,cm}$  у нельмы, сига, ерша и язя. Если для первых двух видов это объяснимо многими причинами — плохим состоянием нерестилищ, жесткими температурными условиями, воздействием хищников, пищевой конкуренцией и пр., то для язя и ерша основной причиной естественной смертности может быть истребление молоди хищниками, так как при низких темпах роста они медленно выходят из под пресса хищников.

2. Лещ и щука имеют невысокий  $K_{e,cm}$  в силу своих биологических особенностей. Лещ не является для хищников основным компонентом пищи по причине своей высокотелости; щука при быстром темпе роста очень скоро переходит от роли жертвы к роли хищника.

3. Среднее положение по величине  $K_{e,cm}$  между рассмотренными группами занимают плотва и окунь, условия обитания которых в озере более благоприятны, чем для сига, нельмы, язя.

При сравнении  $K_{e,cm}$  с  $K_{pr,cm}$ , используя одно из основных положений П.В. Тюрина (1974) об условиях интенсивности промысла, в котором утверждается, что интенсивность промысла не должна превышать оптимального уровня ( $K_{e,cm} \geq K_{pr,cm}$  или  $K_{общ,cm} \leq 2K_{e,cm}$ ), приходим к следующим заключениям.

1. Превышение у щуки коэффициента промысловой смертности в два раза над коэффициентом естественной смертности подтверждает наличие того явления биологического перелова, о котором говорилось выше.

2. Можно значительно увеличить выход рыбопродукции за счет повышения  $K_{pr,cm}$  у плотвы, язя, ерша.

3. Учитывая небольшую величину популяции сига и нельмы, можно считать имеющийся у них  $K_{pr,cm}$  близким к норме. Для повышения численности их популяций требуется понизить  $K_{e,cm}$  производством ряда рыбоводных работ.

При определении общей рыбопродуктивности озера по известному  $K_{pr,cm}$  определялась величина ихтиомассы промысловой части популяции (графа 13) для каждого вида рыбы отдельно в зависимости от средней величины годового улова за весь период (графа 12). Остаток, т.е. ихтиомасса непромысловой части популяции, определялся по соотношению промысловой части к непромысловой у окуня, плотвы, ерша и язя как 23% к 77%, а для других рыб — как отношение 77% к 23% (Тюрин, 1974). Проведенные вычисления показывают, что без учета ихтиомассы налима, судака, уклей и других малочисленных рыб, общую ихтиомассу озера в некий средний статистический момент можно определить в 661 300 кг, или 165.4 кг/га на единицу площади. Если же считать количество рыбы, извлекаемой любительским ловом, на уровне 50-100% от промыслового, то можно ориентировочно оценить биомассу рыб, приходящуюся на 1 га озера, в 250-300 кг. Сравнивая полученные данные со средней величиной промысловой рыбопродуктивности — 10.5 кг/га, легко прийти к выводу о том, что вычисленные результаты завышены. Однако, принимая во внимание некоторые допуще-

ния, сделанные ранее (не учитывалось потребление промысловиками для личных нужд рыбы из промысловых уловов, не определялась ихтиомасса малочисленных популяций и т.д.), следует признать приведенные данные величин ихтиомассы оз. Кубенского даже несколько преуменьшенными. В этом еще более убеждают результаты, полученные для оз. Деменец, - 22 кг/га (Руденко, 1971), для Рыбинского водохранилища - 275 кг/га (Гордеев и др., 1974).

## 6. 6. Предложения по реконструкции современного состояния рыбных запасов озера

В гигантской системе водного пути от рек северных морей до Каспийского моря оз. Кубенское занимает довольно скромное место и по величине акватории, и по количеству товарной рыбопродукции. И хотя обычно при гидростроительстве рыбохозяйственные интересы если и учитываются, то в последнюю очередь, тем не менее нельзя упускать даже малейшей возможности направить изменения, идущие в ихтиоценозе, в наиболее выгодном человеку направлении. Этого требует не только необходимость бережного, человеческого отношения к природе на современном этапе всеобщего технического прогресса, но и постоянно возрастающая потребность в высококачественной белковой пище. Ясно, что уже до изменения гидрологического режима озера в связи с переброской через него вод северных рек в Волгу, следует создать приближающееся к оптимальному состоянию такое равновесие между входящими в ихтиоценоз популяциями рыб, которое могло бы противостоять возможным ухудшениям среды обитания. Предложения по реконструкции рыбных запасов учитывают их состояние на сегодняшний день и те возможности, которыми обладает местная рыбопромышленность и органы охраны рыбных ресурсов.

По величине получаемой товарной рыбопродукции оз. Кубенское несколько превосходит другие озера Вологодской области (Белое и Воже), хотя и уступает им в площади. Основное направление динамики его ихтиоценоза выражается в развитии процесса замещения ценных в промысловом отношении рыб малооценными видами. Как основные причины такого характера выступают: 1) одностороннее направление рыболовства, ориентированное преимущественно на вылов ценных и недоловов малооцененных видов рыб; 2) переход популяции леща в состояние „биологического перелова“ и приближение к этому состоянию популяции щуки; 3) длительная депрессия сига и нельмы, более требовательных к условиям существования, чем конкурирующие с ними в питании другие виды.

Учитывая, что долгосрочный прогноз климатических условий до 2000 года складывается более благоприятно для массовых и жизнестойких видов равнинно- boreального комплекса (Тюрин, 1967), можно предложить следующие мероприятия к улучшению состояния ихтиоценоза.

1. Подавление конкурентов ценных рыб — плотвы, ерша, окуня — специализированным отловом, связанным с обязательным повышением норм вылова малоценных рыб. Для стимулирования этого изменения промысла П.В. Тюрин (1974) предлагает предоставить добывающим организациям право на свободную продажу в организованном порядке добытой рыбы по ценам, удовлетворяющим рыбаков при строгом соблюдении официальной бухгалтерской отчетности. Другим путем повышения заинтересованности рыбаков в промысле малоценных видов может служить увеличение производства переработанной (вяленой, копченой) плотвы и окуня и увеличение производства рыбной муки из ерша с отчислением определенного процента промысловикам. По мере подавления малоценных рыб увеличивать размер ячей неводов.

2. Одновременно изменить возрастную структуру промысловой части популяций леща и щуки, уменьшив процент младших возрастных групп этих рыб в уловах.

3. Улучшить условия нереста леща путем организации искусственных нерестилищ.

4. Установить заповедный режим на все время нереста осенне-нерестующих рыб в р. Кубене, где в сентябре—октябре месяце проходит нерест нельмы и нельмушки.

5. Для охраны нереста весенненерестующих рыб полностью запретить при соответствующем контроле всякое движение мало-мерных судов в зоне лitorали в период нереста леща, язя, щуки.

6. Своевременно ввести в действие рыбоводный завод с организацией выпуска в озеро нельмы и сига в стадии малька.

7. Организовать постоянные ихтиологические наблюдения на озере как средство контроля за изменением в структуре ихтиоценоза.

8. Провести организацию, нормирование и контроль за любительским ловом.

#### Л и т е р а т у р а

Б е р г Л.С. Климат и жизнь. М., 356 с.

В а с и л ь е в М. О рыболовстве на Кубенском озере. — В кн.: Охота и рыболовство. Вып. 2. Вологда, 1921, с. 10-12.

В е т к а с о в С.А. Возраст, темп роста и динамика численности щуки в озере Ильмень (по данным за 1968-1970 гг.). — Изв. ГосНИОРХ, 1974а, т. 86, с. 64-72.

В е т к а с о в С.А. Возраст, темп роста и динамика численности леща по возрастным группам в озере Ильмень (по данным за 1966-1970 гг.). — Изв. ГосНИОРХ, 1974б, т. 86, с. 91-101.

Г о р д е е в Н.А., П о д д у б н ы й А.Г., И л ь и н а Л.К. Опыт оценки потенциальной рыбопродуктивности водохранилища. — Вопр. ихтиологии, 1974, т. 14, вып. 1 (84), с. 20-25.

- Данилевский Н.Я. Исследование о состоянии рыболовства в России. СПб., 1862, вып. 6.
- Дулькин А.Л. Гельминтофауна рыб Кубенского озера. - Тр. Вологодского сельскохоз. ин-та, 1941, вып. 3, с. 127-140.
- Лебедев В.Г. Плодовитость нельмушки *Coregonus lavaretus nelmschka* Pravdin и ее экологическая обусловленность. - Вопр. ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 1 (90), с. 58-63.
- Межаков А.П. Кубенское озеро и его рыбные промыслы. - Вестн. РГО, 1855, № 15, с. 63-70.
- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И. и др. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР. - Изв. ГосНИОРХ, 1968, т. 67, с. 205-228.
- Пиху Э.Х., Пиху Э.Р. Питание основных хищных рыб Псковско-Чудского водоема. - Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 83, с. 136-143.
- Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971. 312 с.
- Руденко Г.П. Ихтиомасса и численность рыб в плотвично-окуневом озере. - Вопр. ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 4 (68), с. 630-642.
- Соллертинский Е.С. Рыбы Кубенского озера в связи с рыбопроизводственной проблемой. - В кн.: Охота и рыболовство. Вып. 1. Вологда, 1921, с. 9-13.
- Титенков И.С. Рыбохозяйственное значение Кубенского озера. - В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 111-140.
- Титенков И.С. Кубенская нельма. М., 1961, 52 с.
- Тюрина П.В. Влияние уровенного режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов. - Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 395-428.
- Тюрина П.В. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах. М., 1963, 119 с.
- Тюрина П.В. Биологические обоснования оптимального коэффициента вылова и допустимого прилова молоди ценных рыб. - Тр. ВНИРО, 1967, т. 62, с. 33-50.
- Тюрина П.В. Биологические обоснования реконструкции рыбных запасов Псковско-Чудского водоема. - Изв. ГосНИОРХ, 1974а, т. 83, с. 153-179.
- Тюрина П.В. Теоретические основания рационального регулирования рыболовства. - Изв. ГосНИОРХ, 1974б, т. 86, с. 7-25.

ПРОГНОЗ ИЗМЕНЕНИЯ РЕЖИМА ОЗ. КУБЕНСКОГО  
ПРИ ВКЛЮЧЕНИИ ЕГО В СИСТЕМУ ПЕРЕБРОСКИ  
ВОД В БАССЕЙН р. ВОЛГИ <sup>1</sup>

Планируемые крупномасштабные перераспределения водных ресурсов европейской части СССР неизбежно приведут к преобразованию естественных экосистем. Чтобы этому преобразованию придать научно обоснованный характер, проводятся широкие комплексные исследования, результаты которых служат основой разработки технических проектов. Примером тому является изучение крупных озер Северо-Запада СССР – Кубенского, Воже и Лача. Расположенные в сравнительно малонаселенной местности, они могут служить источниками пополнения вод р. Волги, потребность в которых ощущается в южных густонаселенных районах страны.

Институт озероведения АН СССР не мог не откликнуться на предложение Ленинградского отделения Института Гидропроект им. Жука включиться в разработку проблемы переброски части стока крупных северных озер в бассейн р. Волги.

Слабая изученность озер продиктовала необходимость проведения всесторонних исследований, в результате чего была получена лимнологическая характеристика водоемов, которая совместно с запроектированными изменениями в отдельных звеньях режима озер легла в основу составления предварительного прогноза их будущих гидробиологического и гидрохимического режимов.

Озеро Кубенское, достаточно большое по площади ( $F = 400 \text{ км}^2$ ), но неглубокое ( $H_{cp} = 2.5 \text{ м}$ ), расположено в зоне избыточного увлажнения. Для этой территории характерен умеренно континентальный климат лесной зоны с умеренно теплым летом, умеренно холодной зимой и неустойчивым режимом погоды (Антилов, 1957, Борисов, 1958).

Реки, впадающие в озера, преимущественно снегового питания. Водный режим их характеризуется высоким весенним половодьем, низкой зимней меженью, дождевыми паводками в летнее время и осенью. Средний годовой модуль стока равен  $10 \text{ л/сек.} \cdot \text{км}^2$ . Колебания годового стока сравнительно малы, о чем свидетельствует

<sup>1</sup> Глава написана И.М. Располовым, Т.И. Малининой, И.И. Николаевым, Б.Л. Гусаковым, В.Г. Лебедевым, Г.Ф. Расплетиной.

отношение наибольших и наименьших средних годовых расходов воды основных притоков, равное 2.4-2.9 (Кириллова, 1974).

Многолетние колебания годового стока на реках бассейна отличаются большой синхронностью с чередованием маловодных и многоводных фаз, которые составляют циклы колебания общей увлажненности территории. Последний из таких циклов приходится на период 1951-1973 гг. Он в свою очередь состоит из многоводной (1951-1962 гг.) фазы и маловодной (1963-1973 гг.). Этот период был принят за расчетный для определения средних многолетних значений гидрологических характеристик (Малинина, Татаринова, 1974). Внутригодовое распределение стока главных притоков рек Кубены и Уфтуги отличается значительной долей, приходящейся на весенне-половодье (68-74% от годового). На лето приходится 6-8% стока, на осень - 16-18%, а на зиму всего 4-6%.

Характер внутригодового распределения стока рек, впадающих в озеро, определяет в основном и уровенный режим самого озера. Годовой ход уровня оз. Кубенского имеет четко выраженный сезонный характер с минимумом в марте и максимумом в мае в период весеннего половодья. Подъем уровня, как правило, начинается в апреле за счет поступления талых вод с водосбора. Максимальный уровень на 3-4 м превышает предпаводковый.

Анализ колебаний уровня оз. Кубенского показывает на его большую изменчивость как в течение года, так и в течение ряда лет. Для характеристики многолетнего режима уровня его средние значения были рассчитаны за период 1951-1973 гг. (в см над "0" графика).

1	II	III	IV	V	V1	VII	VIII	IX	X	X1	XII
68	47	36	121	384	373	312	251	195	162	141	107

За этот же период составлен водный баланс озера (табл. 15).

Основными элементами водного баланса озера являются речной приток и сток из озера, доля которых в приходной и расходной частях баланса превышает 93-96%. На испарение и осадки остается всего 4-6%.

В многоводную фазу (1951-1962 гг.) приходная часть водного баланса увеличивается на 12%. Происходит это потому, что в более прохладную и влажную многоводную фазу значительно увеличивается количество атмосферных осадков, выпадающих на поверхность озера и в его бассейне, а также увеличивается речной приток. Почти постоянное преобладание приходной части водного баланса над расходной за этот период приводит к повышению уровня воды, который к концу многоводной фазы поднялся на 65 см.

В маловодную фазу (1963-1973 гг.) поступление воды в озеро несколько сокращается. Речной приток в озеро уменьшается

Таблица 15

Водный баланс оз. Кубенского за многолетний период (1951-1973 гг.).

Приход	В км <sup>3</sup>	В %	Расход	В км <sup>3</sup>	В %
Речной приток	4.101	93.6	Сток из озера	4.213	96.2
Осадки	0.280	6.4	Испарение	0.168	3.8
Итого	4.381	100	Итого	4.381	100

на 16% по сравнению со средней многолетней величиной, а сток – на 17%. Систематическое уменьшение приходной части водного баланса в маловодную фазу привело к сработке его уровня. Уровень озера падал в среднем на 8 см в год и к концу фазы, т.е. к 1973 г. понизился на 96 см. Еще большее изменение как в объеме, так и в соотношении отдельных элементов водного баланса обнаруживается в экстремальные годы. В самый многоводный 1966 г. объем приходной части баланса увеличился на 33% по сравнению со всем циклом, а в маловодный 1973 г. уменьшение объема приходной части баланса составило 40%.

Если рассмотреть распределение элементов водного баланса в течение года, то обнаруживаются значительные неравномерности. Наибольший поверхностный приток в озеро наблюдается в апреле и мае (58% от годовой величины). Интенсивное поступление воды в озеро в течение этих двух месяцев приводит к сильному повышению его уровня – до 3–4 м. Меньше всего в течение года поступают воды в марте – всего 2% от годовой величины. Максимальный месячный приход воды в озеро в 20 раз превышает минимальный, что свидетельствует об очень малой зарегулированности оз. Кубенского. К примеру на Ладожском озере, находящемся примерно в тех же географических условиях, соотношение максимального и минимального месячного притока в озеро составляет немногим более 2-х. Малая зарегулированность оз. Кубенского объясняется тем, что его водосборный бассейн в 37 раз превышает площадь озера. Поэтому, если количество воды, поступающее за год выразить в слое на его поверхность, то такой слой достигнет 10–12 м.

Большое значение для режима озера имеет показатель отношения поступающей в него воды в течение года к объему самого озера (коэффициент условного водообмена). Для больших и глубоких озер, таких как Ладожское, Онежское это соотношение около 0.1. Менее 10% водной массы этих озер участвует в ежегодном круговороте. В оз. Кубенском коэффициент условного водообмена достигает 3.7, т.е. в озеро в течение года поступает количество воды, в четыре раза большее его среднего объема. По величине условного водообмена оз. Кубенское относится к группе аккумулятивно-транзитных водоемов. В водоемах такого типа транзит выражен слабо,

стоковые течения прослеживаются только в зонах впадения рек, причем вода движется не сплошным потоком, а постепенно расширяющимся, что приводит к быстрому затуханию скоростей течения. Стоковые течения, таким образом, носят локальный характер и основную роль в переносе водных масс в озере выполняют ветровые течения, которые в летний период, когда ветры часто меняют свое направление и скорости, имеют неустановившийся характер.

Наибольшую повторяемость имеют течения со скоростью от 3 до 15 см/сек (76%). Максимальные скорости – до 25 см/сек – наблюдаются в районе Шелина мыса.

Течения в поверхностном слое воды обычно следуют за направлением ветра, несколько отклоняясь вправо, но не более чем на 30–60°. На глубине 1,5–2,0 м при ветрах с южной составляющей возникают компенсационные течения обратного направления. При северных ветрах компенсационных течений не наблюдается.

В придонных слоях озера существует постоянное течение, направленное от р. Порозовицы к р. Сухоне.

Плотностные течения на оз. Кубенском отсутствуют, поскольку озеро имеет довольно однородное распределение температуры воды как по площади, так и по глубине (Охлопкова, 1974).

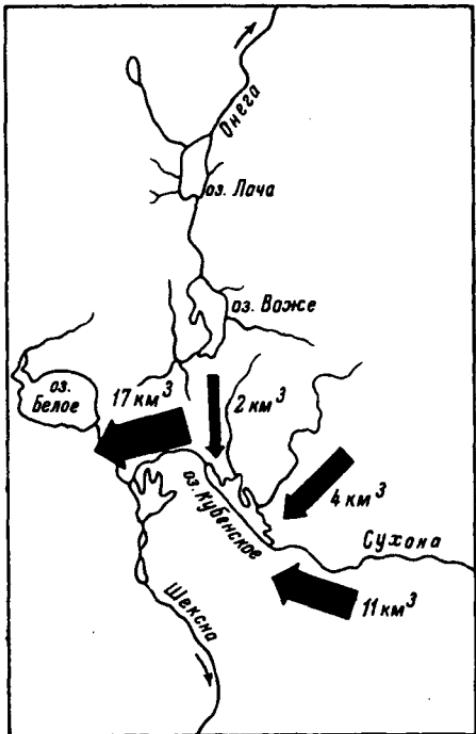
Для мелководных озер в открытый период характерна прямая связь между термическими условиями поверхности водоема и воздуха в приводном слое. Температура воды озера быстро меняется вслед за изменением температуры воздуха. Поэтому для водной массы озера характерны довольно частые колебания его температуры в течение открытого периода.

К началу весеннего нагревания теплозапасы в воде и донных отложениях истощаются, и озеро характеризуется очень низкой температурой воды. После очищения озера ото льда вода быстро прогревается и передает часть своего тепла донным отложениям. Максимальный прогрев воды наступает во второй половине июля, а с августа начинается постепенное охлаждение озера вплоть до его замерзания, которое обычно приходится на конец октября (Тихомиров, Егоров, 1974).

Продолжительность ледостава в среднем составляет 150–180 дней. Очищение озера ото льда, как правило, приходится на первую половину мая. С этого момента и вплоть до замерзания озеро доступно ветровому перемешиванию. Наблюдения над волнением показали, что уже при ветре 3 м/сек водная масса озера перемешивается до дна. Следствием этого является отсутствие термической стратификации. Почти всегда водная масса озера имеет одинаковую температуру как по акватории, так и по глубине. Различия в температуре воды прибрежных и центральных районов озера, если и наблюдаются, то редко превышают 1–2°.

Таковы основные черты гидрологического режима оз. Кубенского, которые послужили основой прогноза изменений его режима

Рис. 45. Схема предполагаемой переброски вод северных рек в бассейн Волги.



в связи с проектом переброски части стока северных рек на юг. По этому проекту предусматриваются следующие изменения для Кубенского озера: около  $2 \text{ км}^3$  воды из оз. Воже по р. Уфтуоге будет направлено в оз. Кубенское; далее на реке Сухоне и Малой Северной Двине построят несколько водохранилищ, из которых около  $11 \text{ км}^3$  также будет направлено в оз. Кубенское. Эти  $13 \text{ км}^3$ , а также почти полный годовой сток самого озера (около  $4 \text{ км}^3$ ) проектом предусмотрено переправить по Северо-Двинскому каналу в Рыбинское водохранилище и далее в р. Волгу (рис. 45).

Следует сразу же отметить положительный момент проекта, который не предусматривает значительного изменения уровенного режима озера. В проекте отказались от повышения уровня озера и превращения его в сточное водохранилище, поскольку такой вариант, хотя и более дешевый, привел бы к значительному затоплению водосборной площади озера и нанес существенный ущерб сельскому хозяйству. Колебания уровня оз. Кубенского предусмотрены в пределах естественных отметок его максимальных и минимальных годовых уровней. Произойдут лишь небольшие изменения во внутригодовом распределении в сторону некоторого понижения максимальных месячных уровней и увеличения меженных (рис. 46).

Наибольшие изменения в гидрологическом режиме произойдут с водным балансом озера и его проточностью.

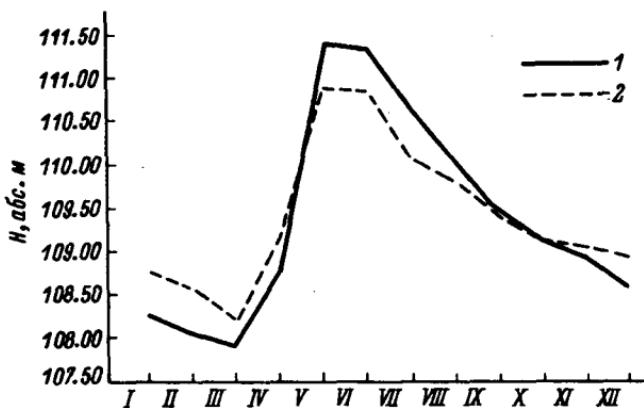


Рис. 46. Средний многолетний ход уровня оз. Кубенского.

1 – естественный; 2 – проектируемый.

Переброска стока северных рек будет осуществляться последовательными этапами. На первом этапе в оз. Кубенское поступит около  $2 \text{ км}^3$  воды из оз. Воже. Эти два кубических километра воды значительно (почти на 50%) увеличат приходную часть водного баланса оз. Кубенского, а коэффициент условного водообмена возрастет до 5. Затем в оз. Кубенское направится вода из Сухонских водохранилищ, вначале из Камчугского, а затем и Великоустюгского, общим объемом около  $11 \text{ км}^3$ . Поступление такого количества воды увеличит приходную часть водного баланса озера уже более чем в 3 раза, а коэффициент условного обмена возрастет до 14 (рис. 47).

Какие же изменения произойдут в режиме самого озера? При передаче воды из оз. Воже по рекам Ухтомице и Уфтиюге предусматриваемый расчетный расход переброски составляет  $150 \text{ м}^3/\text{сек.}$ . Расчеты и наблюдения над стоковыми течениями, сделанные А.Н. Охлопковой, показали, что в естественных условиях при максимальном весеннем расходе воды р. Уфтиюги ( $67.5 \text{ м}^3/\text{сек.}$ ) уже на расстоянии 0.5 км в глубь озера скорости стоковых течений не превышают 0.5 см/сек. В случае увеличения расхода до  $150 \text{ м}^3/\text{сек.}$  примерно втрое, увеличится скорость стокового течения, но и тогда ее величина едва достигнет 1.5 см/сек, что не имеет никакого практического значения.

Несколько большие изменения следует ожидать при подаче воды из Сухонских водохранилищ. Однако расчеты скоростей стоковых течений, которые следует ожидать при переброске около  $7 \text{ км}^3$  из Камчугского водохранилища, не показали существенного их увеличения. Скорости течений в устьях рек, которые не превышают 10 см/сек, быстро затухают по мере удаления в озеро.

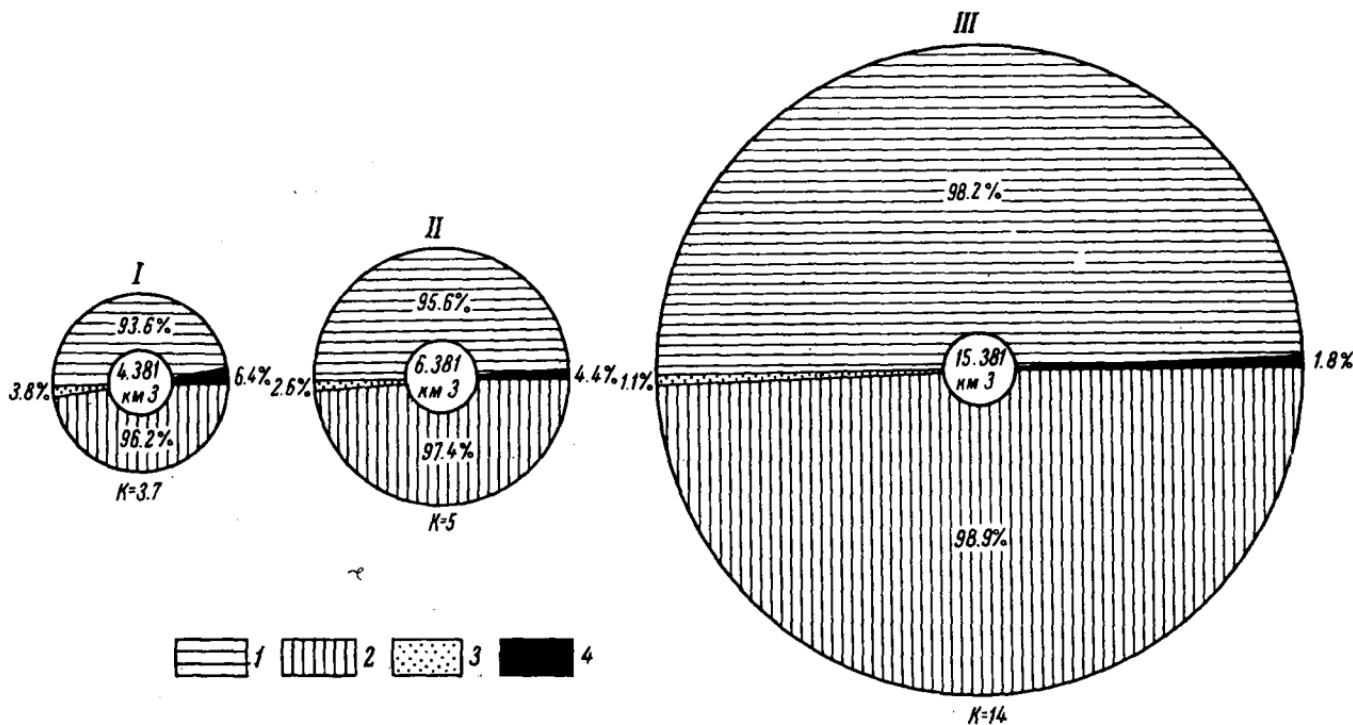


Рис. 47. Водный баланс оз. Кубенского.

I – настоящее время; II – при переброске 2  $\text{км}^3$  из оз. Воже; III – при переброске из оз. Воже и водохранилищ на р. Сухоне; 1 – приток; 2 – сток; 3 – испарение; 4 – осадки.

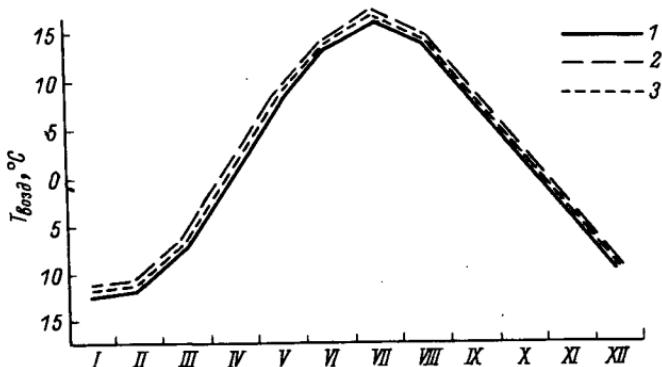


Рис. 48. Средние многолетние значения температуры воздуха в бассейнах по показаниям трех метеостанций в бассейнах озер Лача, Воже, Кубенское.

1 – Каргополь; 2 – Коробово; 3 – Чарозеро.

При попутных юго-восточных и юго-западных ветрах возможен транзитный сток в сторону р. Порозовицы. Вероятно, этот сток несколько возрастет, когда будет осуществлена переброска стока в оз. Кубенское из Великоустюгского водохранилища.

В то же время, несмотря на возможное увеличение стоковых течений, в озере при осуществлении переброски основными течениями по-прежнему останутся ветровые. Именно ветровое перемешивание, которое распространяется до дна уже при ветре 3 м/сек., в основном осуществляет внутренний водообмен в озере.

Не произойдет существенных изменений в термическом режиме озера. Как уже было отмечено, термический режим оз. Кубенского определяется климатическими условиями и прежде всего зависит от температуры воздуха и ветра. Вследствие мелководности озера тепловая инерция его очень мала. Температура воды в водоеме быстро реагирует на уменьшение погоды, повышаясь или понижаясь сразу же вслед за температурой воздуха (Изотова, 1974).

Поскольку проектом переброски предусмотрено сохранение уровенного режима близким к естественному, то морфометрические показатели озера не изменяются и площадь озера и средняя глубина остаются теми же. Следовательно, сохранится воздействие тех же факторов на формирование термического режима озера: по-прежнему температура воздуха будет определять температуру воды.

Не окажет существенного влияния на изменение температурных условий озера и поступление воды с оз. Воже и Сухонских водохранилищ, поскольку эти водоемы находятся в тех же климатических условиях, что и оз. Кубенское (рис. 48).

Таблица 16

Обеспеченность средних месячных температур воды  
оз. Кубенского

Месяц	1%-ная	10%-ная	30%-ная	50%-ная	70%-ная	90%-ная	100%-ная
Май	13.9	11.0	9.2	8.1	7.1	5.8	3.4
Июнь	20.5	18.3	16.8	15.9	14.9	13.5	10.8
Июль	22.9	20.8	19.3	18.4	17.4	16.1	13.2
Август	19.9	18.2	17.3	16.6	16.0	14.9	12.7
Сентябрь	13.9	12.0	10.8	10.0	9.2	8.2	6.5
Октябрь	7.0	5.2	4.2	3.4	2.8	2.1	0.9

Именно потому, что бассейны оз. Кубенского и Воже, а также создаваемых вновь водохранилищ лежат в одной климатической зоне, где смена атмосферной циркуляции и погоды происходит одновременно, то при сходных морфометрических показателях этих водоемов температура воды в них будет иметь довольно близкие значения и, следовательно, не окажет какого-либо значительного воздействия на формирование термического режима оз. Кубенского. Обеспеченность средних месячных температур воды оз. Кубенского приводится в табл. 16.

Таким образом, температурный режим оз. Кубенского после осуществления переброски через него части стока северных рек в бассейн р. Волги не претерпит существенных изменений. Определяющими факторами в формировании термического режима по-прежнему останутся погодные условия.

Мелководное оз. Кубенское, объем и уровень воды которого сильно меняются по сезонам, обладает малой гидрохимической инерцией. Минерализация его воды колеблется в широких пределах – от 80–85 до 400–450 мг/л. Максимальных значений минерализация воды достигает в конце зимней межени маловодных лет. Минимальные значения, характерные для периода половодья, варьируют в зависимости от водности года в пределах от 85 до 120 мг/л. К концу лета минерализация воды в озере повышается до 140–160 мг/л, к концу осени – до 170–190 мг/л. На участках с замедленным водообменом сезонные колебания минерализации воды имеют более ограниченные пределы – от 150 до 280 мг/л. Средняя многолетняя величина минерализации составляет 161 мг/л.

Несмотря на широкие пределы колебания минерализации воды в озере, состав ее устойчив: все сезоны года она относится к гидрокарбонатному классу кальциевой группы. На долю гидрокарбонатного иона приходится 60–70 экв. % суммы анионов,  $\text{Ca}^{2+}$  составляет 58–64 экв. % суммы катионов. Содержание сульфатного иона –

Таблица 17

Пределы колебания концентраций растворенного кислорода, биогенных и органических веществ в оз. Кубенском

Месяцы	рН	Кислород		Цветность в градусах	Окисляемость перманганата, мг $\text{MnO}_4^-/\text{л}$	БПК <sub>5</sub> , мг $\text{O}_2/\text{л}$	$P_{\text{МИН.}}$ , мг/л	$N_{\text{NO}_3^-}$ , мг/л
		Мг/л	%					
III	6.9-7.3	0.8-4.5	6-32	27-73	1.2-1.6	1.0-2.5	0.006-0.011	0.18-0.26
IV	7.4-8.0	10.3-11.4	1.03-1.16	78-80	12.2-14.4	1.0-2.0	0.002	0.14-0.16
V-VI	7.7-8.1	7.4-9.2	9.0-11.2	50-74	11.4-15.1	1.2-2.8	0.0	0.02-0.09
VII	8.2-8.3	8.6-11.8	8.1-13.1	39-61	11.5-12.6	1.5-2.8	0.0	0.02-0.04
IX	7.7-8.1	10.6-11.4	8.9-9.7	38	11.7	1.4-1.5	0.005	0.06-0.10

значительно выше, чем хлоридного. В табл. 17 даны пределы колебаний содержания некоторых химических компонентов (по материалам 1972-1973 гг.).

В воде озера содержится довольно много растворенных органических веществ, но, судя по величинам цветности и БПК<sub>5</sub>, преимущественно в формах, устойчивых против деструкции.

В зимний период содержание растворенного кислорода в озере не превышает 32% насыщения, а в отдельных пунктах снижается до предзиморного состояния (6% насыщения). Значения pH воды в это время колеблются в пределах от 6.9 до 7.3. Весной и летом под влиянием вегетации фитопланктона содержание кислорода повышается до 90-130% насыщения, значения pH до 8.0-8.3.

В мелководном оз. Кубенском ветровое перемешивание создает условия для выравнивания состава воды как по вертикали, так и акватории. Под влиянием фотосинтетической деятельности планктона в ясную штилевую погоду возникает стратификация кислорода с разницей концентрации между поверхностными и придонными слоями воды в 2-3 мг/л. Однако возникающая стратификация легко разрушается даже при слабом ветре.

Таблица 18

Современная и будущая минерализация воды оз. Кубенского и ионный сток в него

Месяц	Минерализация, мг/л			Ионный сток, тыс. т			
	совре- менная	после пере- броски вод оз. Воже	после пере- броски вод оз. Воже и водо- хранилищ р. Сухоны	из прито- ков оз. Ку- бенского	из оз. Воже	из Камчуг- ского водо- хранилища	из всех водохранилищ на р. Сухоне
Январь	215	200	256	22.6	21.6	14.6	241.9
Февраль	230	230	290	31.1	19.4	9.5	225.0
Март	296	270	311	30.3	20.8	10.5	226.4
Апрель	250	200	229	54.2	29.9	71.4	238.5
Май	100	105	122	155.8	24.0	34.0	130.0
Июнь	115	100	120	64.6	22.1	22.3	175.2
Июль	120	118	156	46.8	17.7	14.6	203.3
Август	154	136	188	52.8	19.6	4.3	158.1
Сентябрь	160	156	204	38.0	20.9	9.8	121.0
Октябрь	180	168	208	68.5	30.9	25.9	226.2
Ноябрь	185	175	210	50.9	24.3	24.0	193.1
Декабрь	195	185	224	27.4	24.2	16.0	217.4
За год	161	150	194	643.0	275.4	256.9	2356.1

Биогенные элементы присутствуют в воде озера в заметных количествах только зимой и в начале весны, с наступлением вегетативного периода концентрации их в воде приближаются к аналитическому нулю.

Как указывалось выше, переброска воды в бассейн р. Волги будет происходить по этапам. 1 этап предусматривает переброску собственного притока оз. Кубенского, вод оз. Воже и частично воды из Камчугского водохранилища на р. Сухоне, П-й этап предусматривает дополнительно к озерным водам (~6 км<sup>3</sup>) переброску воды каскада сухонских водохранилищ (~11 км<sup>3</sup>).

После осуществления I этапа проекта водный приток оз. Кубенского будет складываться из бокового притока, который не претерпит значительных изменений (в среднемноголетнем значении), переброски воды из оз. Воже и из Камчугского водохранилища (1.7 км<sup>3</sup>). Имеющиеся у нас сведения по гидрохимическому режиму оз. Кубенского в современном состоянии и величины минерализации перебрасываемых вод, полученные нами в результате расчета, дали возможность рассчитать будущую минерализацию воды оз. Кубенского (табл. 18).

Минерализация оз. Кубенского после осуществления проекта изменится незначительно как в среднегодовом аспекте, так и по сезонам. Некоторое уменьшение величины минерализации – до 150 мг/л – произойдет из-за того, что максимальные переброски будут осуществляться в весенне-летний период. Ионный состав перебрасываемой воды близок ионному составу воды озера, поэтому нет оснований ожидать каких-либо заметных изменений в ее составе. Вода оз. Кубенского по-прежнему будет относиться к гидрокарбонатному классу кальциевой группы. Основная доля анионного состава придется на ион  $\text{HCO}_3^-$  – 60–80 экв.% суммы катионов, а на ион  $\text{Ca}^{2+}$  – 55–70 экв.% суммы катионов.

Сопоставление среднего содержания биогенных элементов в воде оз. Кубенского, впадающих в него рек и перебрасываемых вод указывает на увеличение их суммарного поступления в озеро после переброски, а следовательно, повышения обеспеченности питательными веществами озерной флоры. В результате этого можно ожидать повышения биологической продуктивности озер, а также расширения пределов сезонных колебаний концентрации биогенных элементов в нем.

В период интенсивного развития фитопланктона (весна–лето) содержание биогенных элементов в озере не будет существенно отличаться от современного. В зимний период процессы разложения и минерализации автохтонных органических веществ обеспечат более высокий уровень накопления их. Среднегодовые концентрации биогенных элементов в озере также немного повысятся (табл. 19).

Влияние переброски на окисляемость и цветность воды озера в целом невелико, оно будет проявляться преимущественно локально. При ветрах южной составляющей в северо-западной части озера создаются условия для возникновения зоны влияния вод оз.

Таблица 19

Средние концентрации биогенных элементов в оз. Кубенском до и после переброски

	$P_{\text{мин.}}$	$N_{\text{NH}_4}$	$N_{\text{NO}_3}$	Окисляемость перманганатная, мг $\text{O}_2$ /л
	мг/л			
Естественный режим	0.004	0.13	0.07	13.0
I этап переброски	0.02	0.17	0.06	14.8
II этап переброски	0.03	0.20	0.06	17.1

Воже, отличающихся от Кубенских вод повышенными значениями цветности и окисляемости воды и пониженной минерализацией (рис. 49). В южной части озера может периодически формироваться зона влияния вод Камчугского водохранилища, максимальной обеспеченности биогенными элементами, в первую очередь, соединениями фосфора, но мало отличающихся от центральных районов озера по содержанию растворенных гуминовых веществ. Так как недостаток фосфора обычно лимитирует развитие альгофлоры в озере, в этой зоне можно ожидать наибольшую интенсивность ее развития.

При смене направления ветров границы намеченных зон будут размываться.

Режим растворенных газов и динамика pH, тесно связанные с развитием в водоеме продукционных и деструкционных процессов, не могут быть прогнозированы расчетным путем. Только знание общих закономерностей и взаимосвязи внутриводоемных процессов дает представление о сезонной динамике этих ингредиентов.

Учитывая соображения, изложенные выше, режим растворенного кислорода и pH в оз. Кубенском представляется в следующем виде.

Весной после вскрытия озера при интенсивном водообмене и ветровом перемешивании всей толщи воды происходит обогащение ее кислородом за счет инвазии из атмосферы и фотосинтеза развивающегося фитопланктона, а также выравнивание содержания как по акватории озера, так и по вертикали. В мае абсолютное содержание кислорода в озере составляет 7-10 мг/л, что соответствует 80-100% насыщения, pH воды равняется 7.6-8.0. При штилевых погодах на участках более интенсивного развития планктона содержание кислорода может возрастать до 110-120%.

По мере развития альгофлоры и интенсификации процессов фотосинтеза насыщенность воды кислородом повышается, и летом при штилевой погоде возникает вертикальное расслоение воды по содержанию кислорода. На большей части акватории озера содержание кислорода в поверхностных слоях воды в этих условиях

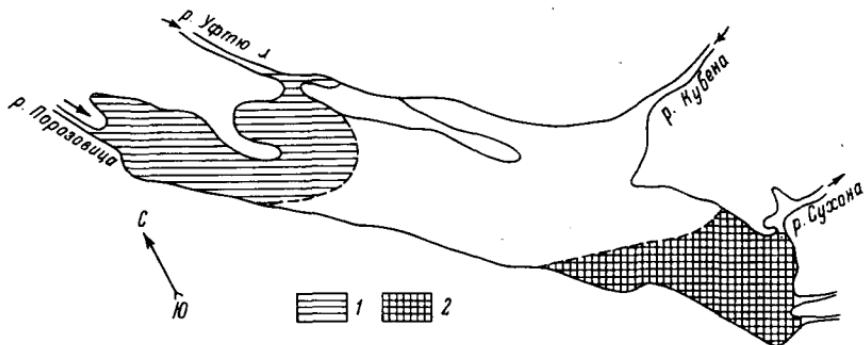


Рис. 49. Зоны озера, которые будут испытывать влияние перебрасываемых вод.

1 – воды оз. Воже; 2 – воды будущего Камчугского водохранилища.

будет достигать 110–140% (при  $\text{pH} = 8.0\text{--}8.8$ ), в то время как в придонных не будет превышать 50–70%. Более высоких концентраций кислорода и более резко выраженную стратификацию его можно ожидать в этом случае в южных районах озера – зоне влияния перебросок из Камчугского водохранилища. Здесь насыщение поверхностных вод кислородом может достигать 130–150%,  $\text{pH}$  – до 8.8–9.0.

В придонных слоях воды в этом районе можно ожидать снижения содержания кислорода до 20–50%. Однако вертикальная и пространственная неоднородность в распределении кислорода в озере неустойчива, она легко будет нарушаться при ветреной погоде, особенно ближе к осени.

Снижение интенсивности продукционных процессов, преобладание над ними деструкционных процессов в осенне время приведет к снижению процента насыщения воды кислородом до 70–90%,  $\text{pH}$  – до 7.0–7.8.

Дальнейшее расходование кислорода на окисление органических веществ вызывает обеднение всей толщи воды озера в зимний период. К концу его содержание кислорода в воде северного и центрального районов озера будет составлять 5–30% от полной растворимости, а в южном районе возможно возникновение заморных явлений.

Переброска воды в верхнюю Волгу, предусмотренная II этапом, вызовет значительное изменение водного баланса оз. Кубенского, которое скажется на гидрохимическом режиме этого водоема.

Составленные нами прогнозы минерализации проектируемых водохранилищ на р. Сухоне позволили рассчитать будущую минерализацию воды оз. Кубенского (табл. 18).

Таблица 20

Пределы колебаний содержания биогенных элементов и значений окисляемости воды в оз. Кубенском до и после переброски

	Р <sub>мин.</sub>	N <sub>NH4</sub>	N <sub>NO3</sub>	Окисляемость перманганатная, мг O <sub>2</sub> /л	Кислород, %	pH
		мг/л				
В естественном состоянии	0.0-0.011	0.02-0.26	0.0-0.40	11.0-25.0	6-130	6.9-8.6
После переброски	0.0-0.06	0.08-0.40	0.0-0.20	15.0-30.0	0-150	7.0-9.0

После осуществления II этапа переброски произойдет повышение минерализации воды в оз. Кубенском в среднем на 20-30%. Средняя за год минерализация составит 194 мг/л. По ионному составу вода озера по-прежнему будет относиться к гидрокарбонатному классу кальциевой группы.

После переброски ведущую роль в приходной части водного баланса будут играть воды, поступающие из водохранилищ р. Сухоны. Естественно, что гидрохимический режим озера будет во многом определяться составом перебрасываемых вод. Поскольку среднее содержание органических и особенно биогенных веществ в воде, перебрасываемой из р. Сухоны, значительно превышает их содержание в воде озера, следует ожидать обогащения этими веществами озерных вод. Сравнительные величины среднего за год содержания минеральных форм азота и фосфора и перманганатной окисляемости приведены в табл. 20.

Содержание минеральных соединений азота сохранится на прежнем уровне. Возможно некоторое увеличение поступления в озеро более окрашенных вод, а отсюда - возрастание перманганатной окисляемости воды в озере. Особенно резко (в 7.5 раз по сравнению с естественным режимом) возрастет в озере содержание минерального фосфора.

Колебания в концентрации биогенных элементов в течение года значительны (табл. 20). Максимальное содержание всех биогенных элементов будет зимой, в период накопления их в озере (январь-апрель). В вегетационный период, особенно в высокопродуктивные годы, содержание некоторых из них (Р<sub>мин.</sub>, N<sub>NO3</sub>) может снижаться до аналитического нуля.

В настоящее время минеральный фосфор является фактором, лимитирующим развитие альгофлоры. Поэтому при значительном увеличении его содержания можно ожидать повышения трофического уровня озера.

В результате переброски в южной части озера, в зоне влияния вод, перебрасываемых из водохранилищ р. Сухоны, периодически может возникать зона высокой обеспеченности биогенными элементами, в первую очередь фосфором фосфатов. В этой

зоне можно ожидать наибольшей интенсивности развития альгофлоры.

Пределы изменения содержания растворенного кислорода и pH воды также даны в табл. 20. Весной после вскрытия озера при интенсивном водообмене и ветровом перемешивании всех толщ воды происходит обогащение ее кислородом за счет инвазии из атмосферы и фотосинтеза развивающегося фитопланктона. Содержание кислорода в этот период будет равномерным как по акватории, так и по вертикали. В мае абсолютное содержание кислорода составит 7–10 мг/л, или 80–100% насыщения, значение pH будет равняться 7.6–8.0. При штилевой погоде в районах более интенсивного развития планктона относительное содержание кислорода в поверхностном слое может возрастать до 110–120%, pH – до 8.2–8.3.

В летний период содержание растворенного в воде кислорода будет близким к насыщению, или несколько выше 100%, значение pH – 8.0–8.8. В штилевые периоды, особенно в районах с замедленным водообменом, возможна вертикальная кислородная стратификация при отсутствии температурной: 110–140% на поверхностях при 50–70% в придонных горизонтах.

Наиболее резко выраженную кислородную стратификацию можно ожидать в южном районе озера, зоне влияния переброски вод из водохранилищ р. Сухоны. За счет повышенного содержания биогенных элементов в этом районе возможно интенсивное развитие синезеленых водорослей, что приведет к повышению относительного содержания кислорода в поверхностных слоях до 130–150% (pH – 8.8–9.0) при резком снижении его концентраций в придонных горизонтах – до 20–40%. Вертикальная неоднородность в распределении кислорода, однако, будет нарушаться даже при ветрах небольшой силы.

Осенью снижение интенсивности продукционных процессов и преобладание над ними деструкционных приведет к уменьшению содержания кислорода в воде озера до 70–90%. Значение pH будет находиться в пределах 7.0–7.8.

Повышение уровня трофии озера, увеличение биомассы фитопланктона приведет к тому, что расход кислорода на окисление и минерализацию органического вещества возрастет и процентное насыщение воды кислородом в зимний период, при отсутствии обмена с атмосферой, снизится до 10–30%, а в зонах с замедленным водообменом – до 5–10%. Увеличение проточности за счет переброски вод будет способствовать улучшению зимнего кислородного режима в фарватерной части озера. В то же время в районах с замедленным водообменом зимний кислородный дефицит может усилиться и возможно падение его концентраций до аналитического нуля, а следовательно, возникновение заморных явлений, которые в отдельные годы отмечаются и в настоящее время.

При осуществлении биологической очистки бытовых и промышленных сточных вод, поступающих в водохранилища Верхней Сухоны, необходимо предусмотреть освобождение их от избытка био-

генных элементов для предотвращения повышения уровня трофики озера.

При составлении прогноза гидробиологического режима оз. Кубенского мы исходили из того, что уровеньный режим при осуществлении переброски воды в бассейн р. Волги будет мало отличаться от современного и что промышленные стоки целлюлозно-бумажных комбинатов, расположенных в бассейне р. Сухоны и промышленно-бытовые стоки г. Вологды и других населенных пунктов будут подвергнуты полной очистке от загрязнения.

Озеро Кубенское интенсивно зарастает макрофитами: 120 км<sup>2</sup>, или 30%, средней площади водоема занято группировками водных растений. Около 540 га занимают заросли тростника обыкновенного. Тростниковые группировки не образуют сплошной полосы вдоль берегов озера, а создают массивы в приусьтевых его участках. В дельте р. Кубены фитомасса тростника достигает 768 г/м<sup>2</sup>, а при устье р. Уфтуги она наибольшая – 1860 г/м<sup>2</sup>.

Широкое распространение получили ассоциации, строителем которых является горец земноводный, и группировки рдестов пронзенолистного и блестящего. Общая площадь зарослей горца близка к 2000 га. Основные их массивы расположены вблизи устьев рек, впадающих в оз. Кубенское, и в южной части озера, где берут начало р. Сухона и протоки Бол. и Мал. Пучкас. Группировки рдеста пронзенолистного занимают свыше 1800 га. Они встречаются во всех частях озера на различных грунтах на глубине от 1 до 3 м. Очень разреженную чистую ассоциацию создает рдест блестящий, площадь которой около 7000 га. Фитомасса рдеста составляет всего 30 г/м<sup>2</sup>. Фитоценозы рдеста блестящего получили распространение в северо-западной части озера на глубине около 3.5–4.0 м. При строительстве гидротехнических сооружений для переброски кубенских и сухонских вод в бассейн р. Волги, вероятнее всего, наибольшее влияние испытает именно эта группировка, что приведет к сокращению ее площади, а также подвергнутся механическому уничтожению группировки макрофитов при устьях рек Порозовицы и Уфтуги, где расположены наиболее продуктивные заросли тростника (*Phragmites communis*).

В тесной связи с макрофитами находится развитие и распространение водорослей обрастания (перифитона).

В распространении перифитона на оз. Кубенском была установлена следующая закономерность: в дельте р. Кубены, в приусьтевых участках Уфтуги и в истоке р. Сухоны, т.е. там, где имеются мелководные заливы, наиболее широкое распространение получили зеленые нитчатые водоросли родов *Bulbochaete*, *Oedogonium*, *Spirogyra*. Обрастание очень обильное, биомасса растений достигала 5–7 мг/см<sup>2</sup>. Реже в затишных участках озера доминировала синезеленая водоросль *Gloeotrichia intermedia*, которая обычно доминировала в обрастаниях, развитых на макрофитах в открытой части озера. Численность *Gloeotrichia* в открытой части водоема достигала 10–15 колоний на 1 см<sup>2</sup> при био-

массе 0.5–1.5 мг абсолютно-сухого веса (Рычкова, 1974).

При переброске вод в бассейн р. Волги значительных изменений в видовом составе перифитона и его продуктивности не ожидается, поскольку не предвидится существенных изменений в скорости течений и площадях, занимаемых макрофитами, за исключением приусьеевых участков рек Уфтуги и Порозовицы и истоков р. Сухоны, где изменяются скорости течений, влияющие на развитие перифитона, и сократятся площади зарослей высших водных растений.

Оз. Кубенское характеризуется довольно продуктивным фитопланктоном, представленным 302 видами водорослей, среди которых преобладают виды диатомовых, синезеленых и зеленых. Доминируют *Asterionella formosa*, *Melosira ambigua*, *M. italica*, *M. granulata*, *Tabellaria fenestrata* и *Diatoma elongatum* из диатомовых водорослей и виды р. *Anabaena*, *Microcystis pulvrea*, *Aphanothece clathrata*, *Aphanizomenon flos-aquae* из синезеленых.

Наблюдения над фотосинтезом планктонных водорослей показали, что продуцирование ими органического вещества протекает довольно интенсивно. Причем летом 1972 г., характеризовавшемся очень теплой и штилевой погодой, отмечалась более высокая интенсивность фотосинтеза, чем в 1973 г., когда в летние месяцы наблюдалась ветреная погода. Суточная валовая продукция кислорода под 1 м<sup>2</sup> (Ф) в 1972 г. находилась в пределах 0.34–3.52 г О<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>, а в 1973 г. она колебалась от 0.13 до 2.46 г О<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>. Величина деструкции (Д) в 1972 г. изменялась от 0.98 до 3.3 г О<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>, а в 1973 г. – от 0.29 до 2.6 г О<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>. Отношение Ф/Д в поверхностном метровом слое воды в летний период обычно превышало 1, изменяясь от 1.2 до 2.7.

В вегетационный период основным фактором, ограничивающим развитие планктона в мелком оз. Кубенском, является ветровое перемешивание водной массы, которое сказывается на уменьшении прозрачности воды за счет взмучивания илистых донных отложений, ведущем к снижению фотосинтеза водорослей, а также в механическом повреждении последних. В ветреные дни при интенсивном перемешивании водной толщи отношение Ф/Д составляло 0.6–0.7.

После зарегулирования оз. Кубенского, а также после осуществления планируемой переброски вод из водохранилищ, существенных изменений в видовом составе планктонных водорослей не ожидается. Возможно небольшое обогащение видами за счет приноса с водами северных озер. С возрастанием проточности оз. Кубенского доминирующим станет комплекс диатомовых. В южной части озера, куда поступят обогащенные биогенами воды сухонских водохранилищ, можно ожидать интенсивного развития фитопланктона и повышения его продуктивности.

По обилию зоопланктона оз. Кубенское относится к среднекормным водоемам. Применение наряду с сетным метода микрофильтрации позволило полнее количественно учесть все размерные группы

этого сообщества и получить более реальные показатели численности и биомассы при существующем режиме. Отмечены очень резкие как кратковременные, так и долгопериодные колебания обилия зоопланктона. Например, в августе 1972 г. численность ракообразных колебалась от 20 до 230 тыс. экз. в  $m^3$ , а в июле 1973 г. - от 80 до 360 тыс. экз. в  $m^3$ .

В период интенсивного ветрового перемешивания вод наблюдается повышение продуктивности крупной фракции планктона (ракообразных) и депрессии мелкой фракции (ковораток и инфузорий). В летние месяцы 1972 г., когда скорость ветра была на 1-2 м/сек ниже нормы и, следовательно, ветровое перемешивание воды озера было ослаблено, многочисленнее была мелкая фракция планктона. Ветровой режим 1973 г. был близок к средним многолетним. Ветровое перемешивание вод было значительным. В планктоне преобладали ракообразные - крупная фракция.

Анализ имеющихся в нашем распоряжении данных позволяет сделать следующее предположение - планируемое изменение водного режима оз. Кубенского не вызовет существенного изменения в видовом составе зоопланктона, которые могли бы заметно повлиять на уровень биологической продуктивности водоемов и на качество его вод. В соотношении же размерных и таксономических групп можно ожидать большего развития ракообразных и депрессии ковораток и инфузорий. Это в большей степени будет выражено в северной части озера.

Донная и фитофильная фауна оз. Кубенского характеризуется фаунистическим богатством, что объясняется разнообразием биотопов, отсутствием больших глубин и значительным процентом зарастания озера макрофитами.

Хорошее ветровое перемешивание водных масс обеспечивает благоприятный газовый режим для развития бентоса. Дефицит кислорода и появление  $H_2S$  наблюдается лишь в изолированных заливах в густых зарослях макрофитов.

Поскольку коренных изменений в зарастании озера, распределении грунтов и газовом режиме не предвидится, уровень развития бентоса и его видовое разнообразие серьезных изменений не претерпит. Однако в районе впадения р. Порозовицы вследствие увеличения мутности, вызванной строительством канала, можно ожидать некоторого уменьшения видового разнообразия бентоса (особенно если пострадают заросли рдестов, расположенные в этом районе). Небольшое увеличение проточности озера может вызвать более широкое распространение крупных пелореофильных форм (*Isochae-tides newaensis*), обитающих в настоящее время в приусտьевых участках рек.

На основании имеющихся у нас данных по микробиологии можно сделать следующие выводы: в оз. Кубенском, получающем загрязненные воды притоков - р. Кубены, Уфтуги, Порозовицы и других более мелких рек, а также вследствие интенсивного судоходства по озеру, санитарное состояние озерной воды значительно хуже, чем в

оз. Воже. При поступлении в оз. Кубенское даже очищенных вод р. Сухоны (очистка типа существующей на Байкальском ЦБК) загрязнение озера будет возрастать и распространяться в его удаленные части. Поэтому, чтобы достичь удовлетворительного санитарного состояния воды оз. Кубенского, необходимо предусмотреть не только очистку сухонской воды от взвешенных веществ, но и химическую – от сульфатных и фосфорных соединений, накопление которых вызовет развитие нежелательных процессов сульфаторедукции и евтрофирования водоема.

Осуществление переброски через оз. Кубенское сухонских вод и вод оз. Воже вызовет трансформацию ихтиоценоза.

А.Г. Поддубный (1971) выделяет три основных фактора, действующих на видовой состав ихтиоценоза и величину ихтиомассы в новых условиях: а) видовой состав и численность исходного рыбного населения водоема; б) наличие комплекса условий, необходимых для успешного воспроизводства отдельных видов рыб; в) направление и объем акклиматизационных работ. Учитывая первостепенное значение для будущего состояния ихтиоценоза оз. Кубенского первых двух факторов, отметим, что при условии выполнения намеченных рыболовных мероприятий, которые должны привести к созданию в озере достаточно сильных популяций леща, щуки и нельмы, необходимость в акклиматизационных работах отпадает. Что же касается тех условий, в которые попадут рыбы озера при переброске через него воды из Воже и р. Сухоны, то в этом случае главная роль будет принадлежать воздействию таких физико-химических факторов, как изменение уровня, проточности и химизма воды. Эти факторы будут влиять не только прямо, но и опосредованно, через изменение трофических связей.

Некоторое изменение уровенного режима, запланированное для оз. Кубенского и предусматривающее более плавный ход колебаний уровня, будет оптимальным для весенне-нерестующих рыб, так как обеспечивает (при наличии других положительных условий) успешность их естественного воспроизводства (Тюрин, 1961). Для нельмы с ее сроком нереста новый уровенный режим может оказаться благоприятным только в том случае, когда он будет сопровождаться одновременным углублением р. Ельмы, которая в настоящее время не используется нельмой как местом нереста из-за мелководности приусыевого участка.

Усиление проточности озера, особенно на втором этапе, когда коэффициент условного водообмена возрастет в 3.5 раза, дифференцированно скажется на жизненных условиях различных видов. Очевидно, что для таких типично реофильных рыб, как язь и елец, это изменение режима водообмена будет носить положительный характер. Для рыб озерного комплекса (лещ, плотва, густера и др.) новые условия менее благоприятны, и можно ожидать увеличения их концентраций локально, на участках с замедленным течением. Такое явление в свою очередь вызовет обострение пищевой конкуренции между лещом, плотвой и мелким окунем.

Прогнозируемый кислородный режим озера в силу имеющейся четкой видовой специфики рыб окажет различное воздействие на условия существования отдельных видов. Ухудшение режима растворенного кислорода на первом этапе с падением его количества в северной и центральной частях озера до 5-30% в зимнее время и образованием заморов в первую очередь окажет отрицательное воздействие на жизненные условия таких оксифильных рыб данного ихтиоценоза, как нельма, сиг, налим, подкаменщик. В более выгодном положении окажутся рыбы, требующие сравнительно небольшого количества кислорода: плотва, окунь, ерш, карась. Хотя на втором этапе кислородный режим несколько улучшится, в зонах замедленного водообмена заморы по-прежнему остаются возможными. Следовательно, это ограничит площадь зимовок рыб. Нужно также помнить о реальной возможности снижения растворенного в воде кислорода до сублетальных для рыб пределов в зимний период в связи с увеличением площади болотного водосбора (истоки рек Сухоны и Пучкаса) и с приходом воды из сухонских водохранилищ, где на затопленных участках поймы будет происходить отмирание растительности.

По величине минерализации, колеблющейся в широких пределах в зависимости от сезона, оз. Кубенское может быть отнесено к такому типу водоемов, в котором имеются приближающиеся к оптимуму условия для развития фитопланктона, бактериопланктона, а следовательно, и зоопланктона (особенно раккового) и рыб. Повышение уровня минерализации на 20-30%, прогнозируемое при втором этапе, совместно со значительным увеличением поступления биогенных веществ и резкого возрастания количества минерального фосфора, значительно ускорит процесс евтрофикации озера. Учитывая постоянно увеличивающееся в связи с интенсификацией сельского хозяйства количество поступающих с водой азота и фосфора антропогенного происхождения, следует прийти к выводу об усилении неблагоприятных условий существования для лососевых рыб.

Сравнивая действие различных факторов, влияющих на структуру ихтиоценоза, можно сделать нижеследующие выводы.

1. Переброска вод через оз. Кубенское, связанная с повышением трофического уровня водоема, вызовет повышение биомассы ихтиоценоза.

2. Этот процесс пойдет за счет количественного усиления популяций малоценных рыб. Возможны резкие подъемы численности плотвы, ельца, ерша, окуня.

3. Из хищных рыб в наилучшем положении окажется только щука. Условия обитания нельмы несколько ухудшатся.

4. Без проведения серии рыбоводных мероприятий по поддержке ценных видов, без очистки промышленных вод, которые будут приноситься р. Сухоной, процесс превращения данного ихтиоценоза в окунево-плотвичный станет необратимым, а скорость его увеличится.

## Л и т е р а т у р а

- А н т и п о в Н.П. Климат. - В кн.: Природа Вологодской области. Вологда, 1957. 327 с.
- Б о р и с о в А. А. О климатообразующих факторах природы Вологодской области. - Вестн. ЛГУ, 1958, № 18, с. 115-124.
- И з о т о в а А.Ф. Особенности метеоусловий открытого периода 1972 г. и его положение в многолетнем ряду. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 5-7.
- К и р и л л о в а В.А. Характеристика притоков озера, - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 9-11.
- М а л и н и н а Т.И., Т а т а р и н о в а Т.А. Уровенный режим и водный баланс. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 11-13.
- О х л о п к о в а А.Н. Течения и внутренний водообмен. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 15-16.
- П о д д у б н ы й А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971, 312 с.
- Р ы ч к о в а М.А. Перифитон. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 22-24.
- Т и х о м и р о в А.И., Е г о р о в А.Н. Температурный режим озера и его возможные изменения. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 7-9.
- Т ю р и н Н.В. Влияние уровенного режима в водохранилищах на формирование рыбных запасов. - Изв. ГосНИОРХ, 1961, т. 50, с. 395-428.