

На правах рукописи

ВЕЦЛЕР
НАТАЛЬЯ МИХАЙЛОВНА

**СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ДИНАМИКА
ЗООПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА В ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА
ДАЛЬНЕЕ (КАМЧАТКА)**

03.00.18 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Борок – 2009

Работа выполнена в Камчатском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО)

Научный руководитель: доктор биологических наук
Ирина Константиновна Ривьер

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Юрий Степанович Решетников

доктор биологических наук, профессор
Галина Васильевна Шурганова

Ведущая организация: Лимнологический институт СО РАН

Защита состоится «5» февраля 2009 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская область, Некоузский район, пос. Борок.

Тел./факс: 8 (48547) 24042

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан «16» декабря 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Озеро Дальнее, расположенное на юго-востоке Камчатского п-ва, — нерестово-нагульный водоем, в котором происходит естественное воспроизводство тихоокеанского лосося — нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.). В пелагиали озера молодь нерки нагуливается до ската в море и питается в это время планктонными ракообразными (Марковцев, 1972; Тиллер, 1978; Крогиус и др., 1987). Выживаемость и качественные показатели роста молоди в пресноводный период, определяющие кратность возврата половозрелых рыб на нерест (Крогиус, 1961; Koenings et al., 1991), в значительной степени, зависят от кормовых условий в озере: количества, состава и особенностей динамики зоопланктонных организмов.

Озеро Дальнее, признанное модельным для изучения условий пресноводного развития молоди нерки, широко известно специалистам, не только Камчатки, но и на территории России и за рубежом. Особая значимость и уникальность озера определяется многолетним рядом научных исследований, проводимых с 1930-х гг. Влияние антропогенных и климатических факторов в последнее двадцатилетие прошлого столетия привело к значительным изменениям в экосистеме озера и экстремальным ситуациям на различных продукционных уровнях, не имеющих аналогов в многолетнем ряду наблюдений. Так, в начале 1980 гг. был зарегистрирован исторический минимум фосфатов (Погодаев, 2002; Вецлер и др., 2007), в 1986 г. — численности популяции нерки (проходной и карликовой форм) (Погодаев, 1995), в 1991 г. — биомассы кормового зоопланктона (Вецлер, 2007). С промежутком в два года (1981 и 1984) были отмечены сначала минимум, а затем максимум захода половозрелой нерки на нерест (Погодаев, 1993). Многие изменения, произошедшие в экосистеме озера, вероятно, являются необратимыми: в популяции нерки отсутствует весенняя раса, из планктонного сообщества полностью исчез *Leptodiatomus angustilobus* Sars (Вецлер, 1992; 2006). Настоящая работа представляет собой результат комплексного изучения гидрометеорологических и гидрохимических условий, структуры и динамики

зоопланктонного сообщества, кормовой базы молоди нерки и ее пищевой обеспеченности в пелагиали водоема и анализа изменений, произошедших в экосистеме озера в 1981–2003 гг.

Цель работы: определить основные факторы, влияющие на формирование видового состава, уровень количественного развития и динамику зоопланктонного сообщества, а также оценить роль зоопланктона в обеспеченности пищей молоди нерки в пелагиали оз. Дальнее. Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. охарактеризовать гидрологические условия района исследований и их влияние на динамику зоопланктонного сообщества;
2. проанализировать гидрохимический режим водоема для оценки условий обитания зоопланктеров;
3. определить видовой состав зоопланктона озера с учетом достижений современной систематики;
4. изучить вертикальное распределение зоопланктонных организмов;
5. исследовать распределение зоопланктона по акватории пелагиали;
6. изучить особенности биологии основных видов зоопланктона, проанализировать сезонные и многолетние изменения их численности;
7. выявить факторы, определяющие состояние кормовой базы молоди нерки, и оценить пищевую обеспеченность рыб в пелагиали озера в 1981–2003 гг.

Основные положения, выносимые на защиту:

Плотность нагуливающейся молоди нерки, зависящая от величины захода производителей, определяет видовой и размерный состав зоопланктонного сообщества, межгодовые изменения численности и биомассы ракообразных.

Образование локальных скоплений зоопланктонных организмов на акватории пелагиали тесно связано со слоями их вертикальной концентрации и определяется глубиной биотопа. Однородный характер распределения зоопланктона в глубоководной части озера, занимающей почти 70% общей

площади, подтверждает вывод о репрезентативности данных центральной станции, относительно других участков пелагиали.

Биологические показатели (возраст и масса тела) смолтов зависят от трофических условий и численности молоди нерки в нагульный период.

Научная новизна. Проведена ревизия видового состава зоопланктонных организмов озера. Проанализированы многолетние изменения численности и биомассы ракообразных за период с 1938 по 2003 гг. Рассмотрены причины сукцессии зоопланктона и факторы, влияющие на формирование структуры и динамику зоопланктонного сообщества в озерной экосистеме. Впервые проведены исследования пространственного распределения зоопланктонных организмов на всей акватории водоема. На основе анализа многолетних изменений температуры воздуха в бассейне оз. Дальнее и термического режима озера установлена связь между температурой воздуха, термикой водоема и динамикой зоопланктоценоза. Впервые показано, что концентрация минерального фосфора, влияющая на трофические условия зоопланктеров, зависит от его суммарного поступления с рыбой за предшествующие три года. Рассчитаны пищевые потребности молоди нерки, нагуливающейся в озере, и определена степень ее воздействия на сообщество ракообразных. Рассмотрено влияние пищевой обеспеченности молоди нерки на продолжительность ее пресноводного нагула, и установлена тесная связь массы тела смолтов с биомассой ракообразных.

Практическая значимость. Результаты исследований позволяют оценить условия нагула молоди нерки, выяснить причины колебаний численности планктонных ракообразных и прогнозировать состояние кормовых ресурсов в пелагиали озера в зависимости от величины захода рыб-производителей. Представленные материалы имеют ценность для дальнейшего их использования при мониторинге экосистемы водоема и исследованиях состояния воспроизводящегося в нем стада нерки.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на XI Всесоюзном симпозиуме «Биологические проблемы Севера» (Якутск, 1986), на

IV региональной конференции молодых ученых (Владивосток, 1989), на IX съезде Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006), на Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьковского (Магадан, 2006), на отчетной сессии КамчатНИРО (2007), на Международной научно-практической конференции «Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов» (Волгоград, 2007), на Всероссийской школе-конференции «Cladocera: систематика и биология» (Борок, 2007), на III Международной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Нарочь, 2007), на IV конференции «Чтения памяти профессора В.Я. Леванидова» (Владивосток, 2008), на научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова «Современное состояние водных биоресурсов» (Владивосток, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 работ, в том числе две статьи в журналах из списка ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 175 страницах и содержит 113 рисунков, 10 таблиц и 4 приложения. Список цитируемой литературы включает 202 работы, из них 34 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность и признательность своим учителям: к.б.н. И.И. Куренкову и к.б.н. В.П. Луферову, под руководством которых автор начинал свою работу в КамчатНИРО, научному руководителю д.б.н. И.К. Ривьер, коллегам по институту за всестороннюю помощь и ценные советы при написании работы и сотрудникам Дальнеозерского наблюдательного пункта за участие в сборе материалов. Отдельная благодарность д.б.н. В.Р. Алексееву (ЗИН РАН) за уточнение подвидовой принадлежности *Cyclops scutifer*, к.б.н. И.В. Арову (Иркутский госуниверситет) за помощь в определении коловраток и к.б.н. Н.Г. Шевелевой (Лимнологический институт СО РАН) за консультации и дружескую поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы

1.1. Материалы. Работа основана на материалах, собранных на Дальнеозерском наблюдательном пункте КамчатНИРО в 1981–2003 гг. Автором были обработаны 745 проб планктона, данные ежедневных метеонаблюдений, первичные материалы гидрохимических исследований, данные по температуре и прозрачности воды в озере (табл. 1). В работе также были использованы материалы по численности пелагических ракообразных за 1938–1978 гг. (Крохин, Кожевников, 1973; Куренков, 2005), пропуску рыб-производителей и скату молоди нерки в 1934–2003 гг. (Крогиус и др., 1987; Рикер и др. 2005) и данные Е.Г. Погодаева по массе тела покатной молоди и численности нагуливающейся молоди нерки.

1.2. Методы. Для изучения многолетней динамики зоопланктонных организмов пробы планктона отбирали в центре озера (станция № 1) методом вертикального лова в слое 0–50 (0–55) м сетью Джели с диаметром входного отверстия 18 см (рис. 1). В каждую дату наблюдений на этой же станции проводили измерение прозрачности, отбор проб для гидрохимического анализа и определение температуры воды на 8 горизонтах опрокидывающимся батометром Нансена с глубоководным термометром. Материал собирали круглогодично: один раз в месяц в период ледостава и до трех раз — в безледный период (табл. 1).

Для исследования горизонтального распределения гидробионтов тотальные пробы планктона отбирали в июле 1984 и 1985 гг. на пятнадцати станциях, расположенных на всей акватории пелагиали, и в безледный период 1986 г. — на станциях №№1–3 (рис.1, табл. 1).

В 1988 г., для изучения вертикального распределения зоопланктонных организмов, отбор проб проводили по слоям при помощи замыкающейся сети Джели на 6–10 станциях в безледный период и на станции № 1 — зимой. Пробы планктона отбирали в соответствии с сезонными изменениями гидрологического режима озера.

Таблица 1. Характеристика использованных материалов

Название работы	Время сбора (год: месяц, интервал)	Место сбора (слой – глубина)	Оборудование	Кол-во проб (измерений)
1. Изучение сезонной и межгодовой динамики численности популяций зоопланктонных организмов	1981–2003 гг.: VI–XI — 1–3 раза в месяц; XII–V — 1 раз в месяц	станция №1 — 0–50 (0–55) м	сеть Джели (газ №№64–67, диаметр входного отверстия 18 см)	350
2. Изучение вертикального распределения зоопланктона	1988 г.: 9.VI, 18.VII, 1.IX, 22.IX; I–IV, XII — 1 раз в месяц	станции №№1–10: 5–8 слоев, толщиной 3–15 м	замыкающаяся сеть Джели (газ №67, диаметр входного отверстия 18 см)	185
3. Изучение горизонтального распределения зоопланктона	18–20.VII 1984 г., 11–12.VII 1985 г. 1986 г.: V–XI ежедекадно	станции №№1–15 — 1,1 м ² , слои 0–20 — 0–56 м	сеть Джели (газ №64, диаметр входного отверстия 18 см)	75
4. Изучение сезонной и межгодовой динамики численности фитопланктона	1993–2003 гг.: VI–XI — 1–3 раза в месяц; XII–V — 1 раз в месяц	станция №1 — 0–50 (0–55) м	сеть Джели (газ №№64–67, диаметр входного отверстия 18 см)	135
5. Измерение количества осадков	1981–2003 гг.: ежедневно	метеопост	осадкомер	6940
6. Измерение температуры воздуха	1981–2003 гг.: ежедневно, три раза в сутки	метеопост	термометр	20820
7. Измерение уровня воды	1981–2003 гг.: ежедневно	В истоке р. Дальняя	мерная рейка	6940
8. Измерение температуры воды	1981–2003 гг.: VI–XI — 1–3 раза в месяц; XII–V — 1 раз в месяц	станция № 1 – 0, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50 (55) м	глубоководный термометр	2750
9. Измерение прозрачности воды	1981–2003 гг.: V–XI — 1–3 раза в месяц;	станция № 1	диск Секки	224
10. Гидрохимический анализ	1981–2003 гг.: VI–XI — 1–3 раза в месяц; XII–V — 1 раз в месяц	станция № 1 — 0, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50 (55) м	опрокидывающийся батометр	350

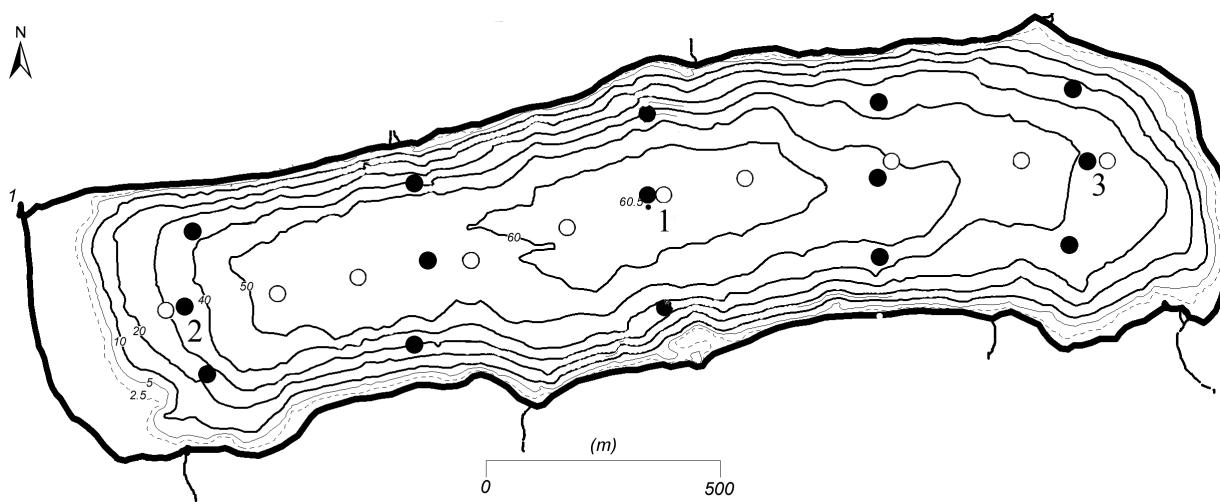


Рис. 1. Схема расположения станций сбора материалов в пелагиали оз. Дальнее: \circ — отбор проб для изучения вертикального и \bullet — горизонтального распределений зоопланктонных организмов

Обработку планктонных проб проводили под микроскопом МБС-9 в камерах Богорова и Горяева по стандартным гидробиологическим методикам (Киселев, 1969; Методические рекомендации..., 1984). Средние значения массы тела ракообразных и коловраток рассчитывали по уравнению: $w=qL^b$, где w — масса тела (мг), L — длина тела (мм), q и b — эмпирические константы (Балушкина, Винберг, 1979), для коловраток $b=3$ (Алимов, 1989). Элиминацию отдельных возрастных стадий *C. scutifer* рассчитывали по методу М.Б. Ивановой (1985). Количественное развитие зоопланктона на разных участках пелагиали сравнивали по индексу биотического сходства: $K=\sum \min P_{ij}$, где P_{ij} — наименьшая доля двух сравниваемых видов (Константинов, 1979).

Количество фосфора, вносимое в озеро со сненкой (телами отнерестовавшей нерки), рассчитывали, исходя из численности рыб-производителей и их средней массы. Содержание P_2O_5 в телах половозрелой нерки принималось равным 0.28% от массы рыбы (Кизеветтер, 1948).

При оценке степени обеспеченности молоди нерки пищей использовали данные по ее численности в пелагиали озера и величине суточных рационов рыб, рассчитанных Е.М. Крохиным (1957).

Математическую обработку данных проводили с помощью компьютерной программы MS Excel XP (Microsoft Inc.).

Глава 2. Характеристика района исследований и экосистемы озера

Озеро Дальнее расположено на высоте 29.7 м над уровнем моря на юго-востоке Камчатского п-ва в бассейне р. Паратунка, впадающей в Авачинскую губу. Длина водоема составляет 2.5 км, средняя ширина — 0.54 км, максимальная — 0.66 км, площадь зеркала — 1.39 км², средняя глубина — 31.5 м. Максимальная глубина (60.5 м) находится в центральной части озера (рис. 1).

В главе охарактеризованы климат и метеоусловия района, рассмотрены колебания таких факторов, как температура воздуха, осадки, уровень и прозрачность воды в озере, его термический режим, содержание в воде кислорода и биогенных элементов, представлена характеристика альгоценоза и ихтиофауны водоема. Показано, что среднегодовая температура воздуха, в основном, зависит от колебаний температуры воздуха за летне-осенний период ($r=0.76$, $P<0.01$, $n=18$) и, в меньшей степени, — за зимний ($r=0.57$, $P<0.05$, $n=18$). Изменения температуры воздуха в бассейне водоема характеризуются потеплением со второй половины 1980-х до середины 1990-х гг. и похолоданием в первую половину 1980-х, во второй половине 1990-х и в начале 2000-х гг. Озеро в течение шести месяцев покрыто льдом (декабрь–май). Образование ледового покрова препятствует сильному выхолаживанию водной массы и резким колебаниям температуры воды: амплитуда многолетних изменений зимней температуры воды не превышает 1°C. Вследствие этого, среднегодовая температура воды, в основном, зависит от изменений термического режима водоема за летне-осенний период ($r=0.76$, $P<0.01$, $n=18$)

В 1981–2003 гг. среднегодовая температура воды составляла 3.9–5.0°C и, преимущественно, превышала среднемноголетний показатель, равный 4.6°C. Повышение температуры воды происходило в начале 1980-х и в 1999–2003 гг.

Водная масса озера характеризуется высоким содержанием кислорода в слое 0–20 м. Дефицит кислорода отмечен только в придонном горизонте в периоды зимней и летней стратификации. Скорость потребления кислорода увеличивается в полноводные годы и при высоких заходах половозрелой нерки

на нерест (более 40 тыс. шт.), что связано с его затратами на дыхание рыб и окисление органического вещества, поступившего со стоковыми водами и образующегося в результате разложения тел отнерестовавшей рыбы.

Многолетние изменения содержания минерального фосфора и азота связаны с динамикой нерестовых заходов нерки. В соответствии с периодом водообмена (3.6 г.) (Крогиус и др., 1969), поступивший с рыбой фосфор участвует в круговороте в течение трех лет. Проведенный анализ показал, что концентрация фосфатов в придонном слое и во всей водной толще (0–50 м) зависит от суммарного притока фосфора с телами отнерестовавшей нерки за предшествующие три года (соответственно, $r=0.80$, $P<0.01$, $n=23$ и $r=0.55$, $P<0.01$, $n=22$). Доминирующей формой минерального азота является аммоний. Значительное повышение его концентрации происходит при минерализации органического вещества, образующегося в результате разложения сненки. Содержание железа и кремния довольно стабильно и не испытывает резких межгодовых колебаний. Сезонные изменения концентрации биогенных элементов значительны и зависят от динамики внутриводоемных процессов, поступления со стоком и интенсивности «цветения» водорослей.

Развитие фитопланктона в озере происходит круглогодично. Численность водорослей в подледный период на порядок меньше, чем летом. Доминирующий вид в «сетном» планктоне — *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Naworth, составляющий от 70 до 90% общей численности водорослей. Летний пик «цветения» фитопланктона приходится на июль, осенний — на октябрь.

Нерка представлена проходной и карликовой формой. Наибольший рост численности карликов в водоеме происходит в периоды депрессивного состояния популяции (Крогиус, 1981). Повышение биомассы ракообразных при снижении численности молоди нерки, нагуливающейся в озере, приводит к росту численности карликовой формы (Крохин, 1967). Карлики обладают более быстрым ростом, чем покатная молодь и созревают в озере, не мигрируя в море в возрасте 2+ и 3+ при средней массе тела — 150 г. Карликовая форма, в

основном, представлена самцами (95%), которые, достигая половозрелости, принимают активное участие в нересте проходной нерки (Крогиус и др., 1987).

Глава 3. Фаунистическая характеристика и пространственная структура зоопланктонного сообщества

3.1. Видовой состав зоопланктона. Приведен список ракообразных и коловраток, обнаруженных в озере в 1981–2003 гг. К основным видам ракообразных относятся *Cyclops scutifer wigrensis* Kozminski и *Daphnia longiremis* Sars. Отмечено возрастание роли *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) и исчезновение из планктона *Leptodiptomus angustilobus* Sars, а также появление в 2002–2003 гг., не встречавшейся ранее *Daphnia galeata* Sars. Видовой состав коловраток включает 12 видов, среди которых впервые отмечены *Keratella irregularis* Lauterborn, *Polyarthra minor* Voigt, *Synchaeta kitina* Rousselet.

3.2. Пространственное распределение зоопланктона в пелагиали озера

3.2.1. Сезонные изменения вертикального распределения зоопланктонных организмов. В соответствии с сезонными изменениями гидрологического режима озера выделено пять основных фаз вертикального распределения зоопланктона: весенняя, летняя, позднелетняя, осенняя и зимняя. Установлено, что во все сезоны года озеро характеризуется неоднородностью распределения зоопланктона по вертикали. Основные факторы, определяющие сосредоточение гидробионтов в определенных слоях воды — пища, температура, освещенность и концентрация кислорода. Зоопланктонные организмы расселены во всей водной толще от поверхности до дна. Ракообразные, в основном, сосредоточены в наиболее темных слоях озера (ниже 30 м), что служит приспособлением для снижения выедания рыбами-планктонофагами (Nilssen, 1977; Gliwicz, Rowan, 1984). Мелкие зоопланктонные организмы, менее поедаемые рыбой, предпочитают освещенные, богатые фитопланктоном, наиболее аэрированные верхние слои озера. Повышение численности ракообразных в поверхностных горизонтах происходит в период летней стратификации, за счет роста численности

ветвистоусых рачков и концентрации их в эпи- и металимнионе. Оптимальное соотношение пищевых, температурных и кислородных условий в металимнионе в летнюю фазу способствует максимальному скоплению гидробионтов в этом слое. В зимний период зоопланктон сосредоточен в двух полярных горизонтах водной толщи и избегает области перепада температур. Наиболее тесную связь с изменениями термического режима водоема в течение года демонстрируют коловратки. *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *Polyarthra remata* и *Bipalpus hudsoni* предпочитают наиболее теплые слои озера. *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, и *Filinia terminalis* находятся в верхних горизонтах зимой и в периоды гомотермии, летом концентрируются, в основном, в более холодных водах гиполимниона.

3.2.2. Распределение зоопланктона по акватории озера. Простая морфометрия озера определяет сходство структуры и плотности биоценозов отдельных районов. Синхронность темпов развития и идентичность видового состава зоопланктона характерна для всей акватории пелагиали. Наиболее плотные скопления ракообразных отмечены в глубоководной части водоема. С уменьшением глубины численность ракообразных снижается, количество коловраток, напротив, возрастает (рис. 2).

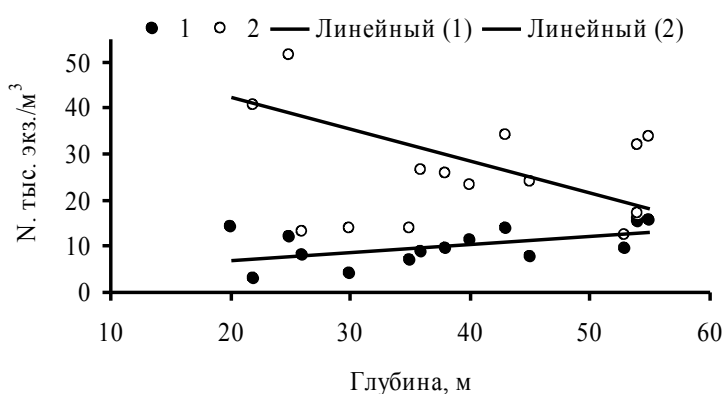


Рис. 2. Численность (N) ракообразных (1) и коловраток (2) на пелагических станциях в районах различных глубин (июль 1984 г.)

Индекс биотического сходства (ИБС) глубоководных районов с имеющими глубину менее 30 м составляет 54–92%.

Наименьшее сходство по количественному уровню развития зоопланктона имеют сообщества пелагиали с глубиной менее 30 м (ИБС — 37–81%). Районы озера с глубиной больше 40 м, характеризующиеся однообразными температурными и трофическими условиями (Сорокин, Павельева, 1972), наиболее сходны между собой. ИБС глубинных участков водоема составляет

71–94%. Учитывая, что глубины, превышающие 40 м, занимают около 70% общей площади озера (Крохин, 1948), полученные результаты подтверждают вывод о репрезентативности данных центральной станции относительно других участков водоема.

Озеро Дальнее находится в зоне интенсивной циркуляции воздушных масс и регулярно подвергается длительному и сильному ветровому воздействию. Над водоемом, вытянутым с запада на восток и зажатым между двумя возвышенностями, прикрывающими озеро с севера и юга, господствуют ветры только двух направлений: западного и восточного. Изменение плотности ракообразных на трех станциях, ориентированных с запада на восток (рис. 1) не зависит от воздействия ветров. В распределении коловраток, преимущественно, заселяющих верхние, наиболее подверженные ветровому воздействию слои озера, прослеживается связь с интенсивностью и направлением ветров ($r=0.50$, $P<0.01$, $n=39$).

Глава 4. Динамика зоопланктонного сообщества в пелагиали озера

4.1. Сезонная и многолетняя динамика планктонных коловраток. Для зоопланктона оз. Дальнее характерно преобладание коловраток по числу видов, а в отдельные годы и по обилию. В 1986–1988 и 1990–1996 гг. они составляли 60–80%, в 1999–2003 гг. — 50–60% от общей концентрации зоопланктона. Численность коловраток в многолетней динамике зоопланктонного сообщества регулируется количеством пищевых ресурсов в озере и температурой воды. Максимальный сезонный рост численности коловраток совпадает с периодом повышения количества их пищевых объектов в озере (диатомовых водорослей, простейших, бактерий (Павельева, 1974)) и приурочен ко времени наибольшего прогрева озера. Межгодовые колебания общей численности коловраток связаны с динамикой термического режима водоема ($r=0.53$, $P<0.05$, $n=21$). Наибольший рост обилия коловраток происходит при повышении прогрева озерных вод (рис. 3).

Коловратки — чуткие индикаторы эвтрофирования водоемов (Галковская, Митянина, Головчиц, 1988), и реагируют резкими колебаниями

численности на изменение трофических условий (Бакаева, Макаров, 1999). В результате повышения заходов производителей нерки в оз. Дальнее в середине 1980-х годов происходило постепенное накопление фосфора в экосистеме и увеличение содержания взвешенного и растворенного органического вещества, что, в конечном итоге, обусловило повышение численности коловраток (рис. 3).

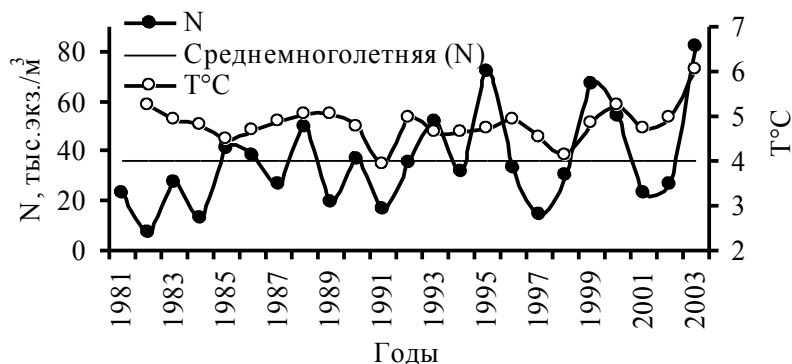


Рис. 3. Межгодовые изменения численности коловраток (N) и среднегодовой температуры воды в слое 0–50 м (T°C) в 1981–2003 гг.

Влияние трофических условий на рост обилия коловраток косвенно

подтверждает однонаправленность трендов общей биомассы коловраток и количества фосфора, ежегодно поступающего в озеро с отнерестовавшей неркой (рис. 4).

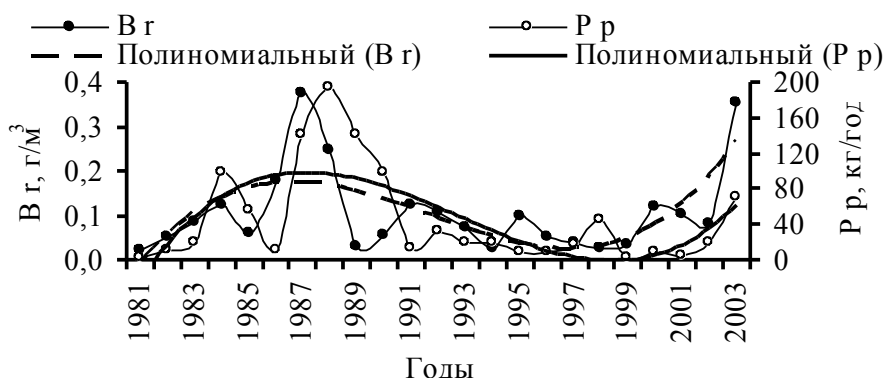


Рис. 4. Межгодовые изменения биомассы коловраток (B r) и поступления фосфора с нерестующей неркой (P p) в 1981–2003 гг.

4.2. Характеристика структуры популяций, численности и плодовитости пелагических ракообразных

4.2.1. *Cyclops scutifer wigrensis* — доминирующий вид в оз. Дальнее, составляющий, в среднем, 70% от общей численности ракообразных. Популяция *C. scutifer* состоит из трех когорт (Куренков 1975) и в течение года представлена всеми возрастными стадиями. Наиболее многочисленна первая когорта, определяющая общую численность популяции. Термические условия влияют на темп роста и скорость созревания рачков в каждой когорте и

определяют размеры их тела. Особи первой когорты, метаморфоз которых проходит, в основном, в теплое время года, имеют минимальные размеры, по сравнению с рачками второй и третьей когорты. Наибольшая смертность *C. scutifer* происходит на науплиальной, минимальная — на I–III стадиях метаморфоза. Элиминация старших копеподитов определяется численностью потребителей и значительно возрастает при повышении плотности молоди нерки, нагуливающейся в пелагиали озера. До взрослого состояния доживает не более 7% рачков относительно количества отложенных яиц.

Межгодовые изменения численности *C. scutifer* тесно связаны с динамикой нерестовых заходов нерки. Многолетние колебания возвратов нерки на нерест в оз. Дальнее совпадают с тенденциями изменений численности лососей по всей Северной Пацифике (Рикер и др., 2005). В 1930–1940-е гг. численность воспроизводящегося в озере стада нерки была максимальной и достигала 21.6–150.5 тыс. экз. (Крогиус и др., 1987). Затем в течение 35 лет (1948–1983 гг.) дальнеозерское стадо нерки находилось в депрессивном состоянии: численность заходов рыб-производителей составляла 0.4–21.0 тыс. экз. В 1938–1983 гг., вследствие сокращения стада нерки и снижения выедания ракообразных ее молодь, происходило постепенное повышение численности *C. scutifer* (рис. 5).



Рис. 5. Межгодовые изменения численности *Cyclops scutifer* (N) в 1938–2003 гг.

В 1984–1990 гг. возвраты половозрелой нерки возросли до уровня 1930–1940-х гг. (23.5–

83.7 тыс. экз.). В результате усиления пресса молоди нерки в 1986–1992 гг. произошло резкое снижение численности *C. scutifer*. В 1993–2003 гг., при сокращении заходов половозрелой нерки и снижении количества потребителей, было отмечено быстрое восстановление и рост численности циклопов (рис. 5).

В 1981–2003 гг. прослеживалась обратная связь между численностью *C. scutifer* и величиной нерестовых заходов нерки за два смежных года, потомство которых одновременно нагуливалось в озере ($r=-0.43$, $P<0.05$, $n=23$). В период повышения заходов нерки зависимость численности циклопов от плотности нагуливающейся молодежи значительно возрастала ($r=-0.72$, $P<0.01$, $n=11$). Плодовитость *C. scutifer* зависела от численности популяции и трофических условий, косвенно оцененных по величине суммарного поступления фосфора с нерестующей неркой за три года. Постепенное накопление фосфора в экосистеме способствовало максимальному росту плодовитости в условиях интенсивного выедания рачков молодеью нерки (рис. 6).

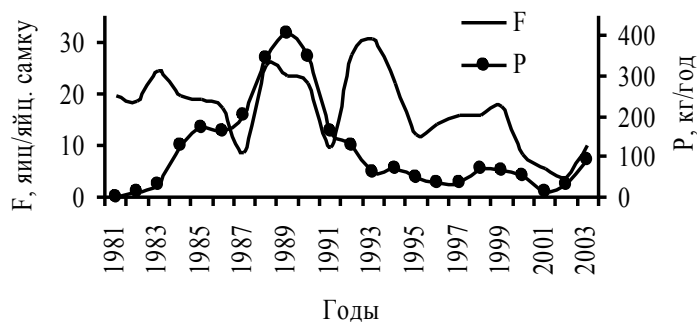


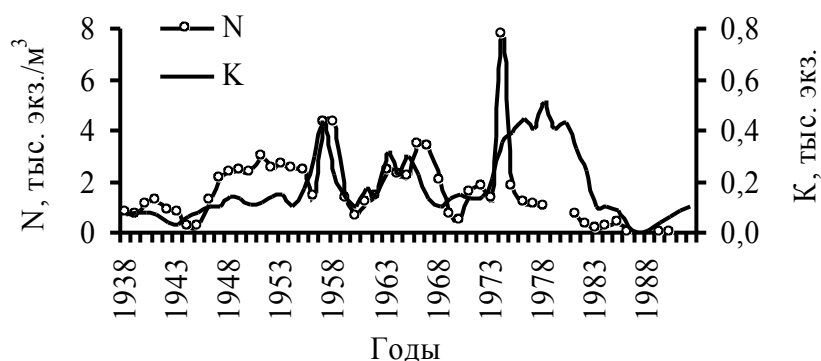
Рис. 6. Межгодовые изменения плодовитости (F) *Cyclops scutifer* и суммарного поступления фосфора с отнерестовавшей неркой за предшествующие три года (P) в 1981–2003 гг.

При умеренном прессе рыб и повышении численности

популяции *C. scutifer* плодовитость снижалась, но ее колебания были связаны с динамикой поступления фосфора со снеткой ($r=0.60$, $P<0.05$, $n=12$).

4.2.2. *Leptodiptomus angustilobus*. За 50-летний период исследований озера (1938–1991 гг.) значение *Leptodiptomus* изменилось от доминирования среди ракообразных до полного исчезновения из водоема. Избирательное выедание наиболее крупного вида ракообразных при максимальном росте численности карликов, имеющих повышенные пищевые потребности, по сравнению с проходной молодеью нерки, явилось причиной снижения концентрации *L. angustilobus* в озере в 1981–1985 гг. (рис. 7). Резкое усиление пресса молодежи нерки (проходной формы) на зоопланктон в 1986–1990 гг. привело к полному выеданию *Leptodiptomus*. К причинам, способствующим исчезновению диаптомуса, относятся длительность его жизненного цикла, продолжающегося около шести месяцев, обитание в слоях, наиболее доступных

для рыб-планктонофагов (0–20 м (Кожевников, 1968)) и невысокая



плодовитость (2.7–6.0 яиц/яйц. самку).

Рис. 7. Межгодовые изменения численности *Leptodiamptus angustilobus* (N) и карликовой формы нерки (K) в 1938–1992 гг.

4.2.3. *Daphnia longiremis* — круглогодичный вид, встречается по всей акватории озера, достигая наибольшей численности в пелагиали. Сезонная динамика *Daphnia* характеризуется ежегодным повышением численности в осенне-зимний период и снижением в мае-июне. В многолетней динамике популяции прослеживается обратная связь с количеством молоди нерки, нагуливающейся в озере. Выедание дафний многочисленными поколениями нерки ограничивало рост численности популяции в годы максимальных заходов половозрелой нерки на нерест (1938–1948). В 1950–1960-е гг. происходило постепенное увеличение численности *D. longiremis*, что, безусловно, связано с уменьшением количества потребителей. В конце 1960-х и в 1970-е гг., вероятно, в результате элиминирующего воздействия карликов вновь стала прослеживаться тенденция к снижению численности *Daphnia*. В 1981–1991 гг. численность *D. longiremis* лимитировалась молодью нерки и



была, в основном, ниже среднемноголетнего уровня (2.3 тыс. экз./м³) (рис. 8).

Рис. 8. Межгодовые изменения численности *Daphnia longiremis* (N) в 1938–2003 гг.

Повышение численности потребителей и селективное изъятие наиболее крупных и яйценосных особей

влиять на плодовитость *D. longiremis* ($r=-0.67$, $P<0.05$, $n=11$) и размерный состав популяции (рис. 9).

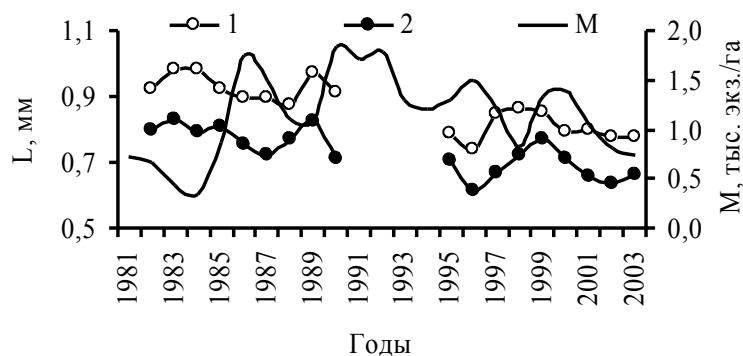


Рис. 9. Межгодовые изменения плотности нагуливающейся молоди нерки (М), средней длины тела (L) яйценосных особей (1) и среднего популяционного размера (2) *Daphnia longiremis* в 1981–2003 гг.

При ослаблении пресса молоди нерки решающее значение в регуляции

численности и плодовитости дафний приобретал трофический фактор. В 1993–2003 гг. в колебаниях численности *D. longiremis* прослеживалась прямая связь с биомассой *A. subarctica* ($r=0.70$, $P<0.05$, $n=11$) и суммарным количеством фосфора, поступившим в озеро с отнерестовавшей неркой за три предшествующих года ($r=0.71$, $P<0.01$, $n=11$), а постепенное накопление фосфора в экосистеме способствовало росту плодовитости ($r=0.51$, $P<0.05$, $n=20$).

4.2.4. *Bosmina longirostris* развивается в озере с июля по декабрь, достигая максимума численности в сентябре–октябре. Этот мелкий ветвистоусый рачок впервые был обнаружен в 1970-е гг. В 1981–2003 гг. его численность в озере значительно возросла (рис. 10) и составила 18% от общего количества ракообразных.

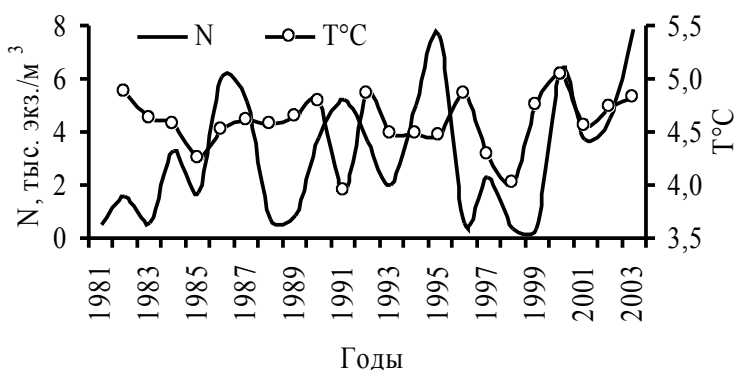


Рис. 10. Межгодовые изменения численности *Bosmina longirostris* (N) и температуры воды в слое 0–50 м (T°C) в 1981–2003 гг.

По данным Кинингса и Баркетта (Koenings, Burkett, 1987), молодь нерки питается зоопланктоном, имеющим

размер 0.40 мм и выше. При нагуле многочисленных поколений нерки и выедании ею крупных видов происходило массовое развитие *B. longirostris*,

имеющей размеры 0.03–0.49 мм и способной успешно существовать в условиях сильного пресса рыб. В результате, численность *Bosmina* находилась в прямой зависимости от плотности нагуливающейся молоди нерки ($r=0.63$, $P<0.01$, $n=16$). В 1997–2003 гг. при снижении количества потребителей ведущим фактором, регулирующим численность *B. longirostris*, становится температура среды обитания рачков (рис. 10).

Анализ динамики зоопланктонного сообщества оз. Дальнее показал, что в 1981–2003 гг. всем популяциям пелагических ракообразных были свойственны значительные колебания численности. Резкое усиление пресса молоди нерки во второй половине 1980-х гг. явилось сильным дестабилизирующим фактором, приведшим к структурной перестройке зоопланктоценоза: резкому снижению численности *C. scutifer* и *D. longiremis*, исчезновению крупного рачка — *L. angustilobus*. Размерная структура планктонного комплекса сдвинулась в сторону преобладания мелких видов: произошло измельчание популяции *D. longiremis*, и возросла роль мелкого рачка *B. longirostris*. При сокращении количества молоди нерки, нагуливающейся в озере, происходил обратный процесс: уменьшение численности мелких видов и увеличение обилия основных кормовых объектов — *C. scutifer* и *D. longiremis*. Потепление озерных вод, отмеченное в 1999–2003 гг., отразилось на популяциях теплолюбивых, короткоциклических видов ракообразных: способствовало росту численности *B. longirostris* и появлению в озере единичных экземпляров *D. galeata*.

Ведущее значение *C. scutifer* в планктоне озера связано с его высокой пищевой пластичностью. *Cyclops* является полифагом и, наряду с растительной пищей и детритом, потребляет простейших, коловраток, молодь ракообразных (Павельева, Сорокин, 1971), поэтому в условиях нехватки пищевых ресурсов этот вид оказывается в преимущественном положении по сравнению с фильтраторами, питающимися исключительно пищей растительного происхождения. Неодинаковая уязвимость популяций ракообразных при усилении пресса молоди нерки карликовой и проходной формы определяется характером их вертикального распределения, различиями в плодовитости и

размерно-генеративной характеристике. Доминирующее положение *C. scutifer* в озере поддерживается благодаря его высокой плодовитости (8.6–30.7 яиц/яйц. самку) и способности копеподитов старших стадий и половозрелых особей, для снижения выедания, находиться в светлое время суток в глубинных слоях водоема (глубже 35 м). Фильтраторы в безледный период, в основном, концентрируются в верхних горизонтах и подвергаются интенсивному выеданию молодью рыб. Яйценозные самки *B. longirostris* созревают при длине 0.26 мм и эффективно обеспечивают воспроизводство популяции даже в условиях сильного пресса нерки. Размеры яйценозных самок *D. longiremis* составляют 0.43–1.45 мм. При усилении пресса рыб, вследствие селективного изъятия более крупных особей, происходит измельчение половозрелых дафний до 0.43–0.78 мм. Рачки таких размеров выедаются в меньшей степени и способны обеспечить воспроизводство потомства, правда, на очень низком уровне, поскольку плодовитость мелких дафний минимальна. Размеры самок *L. angustilobus* независимо от пресса нерки изменяются в очень узких пределах (1.35–1.58 мм) и, как самые крупные, потребляются рыбой в первую очередь.

Глава 5. Многолетняя динамика биомассы ракообразных и ее роль в формировании кормовой базы молоди нерки

5.1 Межгодовая изменчивость биомассы ракообразных. Колебания численности нагуливающейся молоди, зависящие от величины заходов нерки на нерест, определяют межгодовые изменения биомассы ракообразных. В 1938–1945 и 1984–1992 гг. при многочисленных нерестовых заходах рыбы происходит снижение биомассы ракообразных, периоды повышения биомассы



соответствуют депрессивному состоянию дальнеозерского стада нерки (рис. 11).

Рис. 11. Межгодовые изменения биомассы ракообразных (В) в 1938–2003 гг.

На основании многолетних изменений биомассы ракообразных и расчета квартилей распределения были установлены границы диапазонов биомассы, характеризующие условия нагула молоди нерки. Диапазон от 0.350 до 0.650 г/м³ является средним, биомасса меньше 0.350 г/м³ — низкой, больше 0.650 г/м³ — высокой.

В 1981–2003 гг. величину общей биомассы ракообразных, в основном, определяла биомасса *C. scutifer* (68.6%). Доля биомассы *D. longiremis*, в среднем, составляла 22.0%, *B. longirostris* — 8.7%, *L. angustilobus* — 0.7% в общей биомассе ракообразных.

5.2 Оценка пищевой обеспеченности молоди нерки в 1981–2003 гг.

Основным критерием оценки условий нагула молоди нерки в водоеме является масса тела смолтов. В 1981–2003 гг. к основным возрастным группам покатной молоди нерки относятся годовики (1+) и двухгодовики (2+). Количество трехгодовиков (3+), в среднем, составляет 6% от всей скатившейся молоди. Доля трехгодовиков значительно возрастает в 1999–2003 гг.: в 1999 и 2002 гг. они составляют более 80% от численности смолтов. Масса тела годовиков находится в прямой ($r=0.71$, $P<0.01$, $n=18$), а их количество в скате — в обратной зависимости ($r=-0.62$, $P<0.01$, $n=18$) от биомассы ракообразных перед миграцией. В колебаниях массы тела двухгодовиков и трехгодовиков прослеживается прямая зависимость от средней биомассы ракообразных за два года нагула молоди нерки перед скатом (соответственно, $r=0.58$, $P<0.01$, $n=21$ и $r=0.85$, $P<0.05$, $n=7$). Трофические условия в водоеме определяют относительную численность двухгодовиков и трехгодовиков в скате: при биомассе 0.3 г/м³ и выше более 50% рыб мигрируют в возрасте 2+, повышение биомассы более 0.7 г/м³ приводит к образованию карликов и удлинению периода нагула молоди нерки в водоеме до трех лет.

ВЫВОДЫ

1. Термический режим оз. Дальнее определяется летне-осенним прогревом водоема и влияет на скорость роста и созревания зоопланктеров, внутригодовую и межгодовую динамику популяций короткоциклических видов.

2. Концентрация кислорода, минерального азота и фосфора в озерной воде тесно связана с величиной заходов половозрелой нерки на нерест. Динамика фосфатов, определяя трофические условия гидробионтов, влияет на плодовитость ракообразных и обилие коловраток, а в условиях умеренного пресса молоди нерки — и на межгодовые колебания численности *Daphnia longiremis*.

3. В 1981–2003 гг. отмечены существенные изменения в видовом составе зоопланктона: исчезновение *Leptodiptomus angustilobus*, появление *Daphnia galeata* и трех новых видов коловраток: *Synchaeta kitina*, *Keratella irregularis*, *Polyarthra minor*. Увеличение заходов производителей нерки в озеро в середине 1980-х гг. обусловило рост обилия коловраток и выедание *L. angustilobus* многочисленными поколениями нагуливающейся молоди.

4. Сезонные изменения вертикального распределения зоопланктонных организмов регулируются абиотическими факторами среды, среди которых основное значение имеют пищевые и температурные условия, освещенность и содержание кислорода. Для мелких форм, слабо выедаемых планктонофагами, характерна концентрация в верхних горизонтах, кормовой планктон, в основном, сосредоточен в глубинных слоях водоема (ниже 30 м).

5. Наиболее плотные скопления ракообразных характерны для глубоководной части пелагиали. С уменьшением глубины плотность ракообразных снижается, а коловраток, напротив, возрастает. В распределении коловраток в западном и восточном районах озера прослеживается связь с интенсивностью и направлением ветра.

6. Основной фактор, определяющий колебания численности ракообразных, — количество молоди нерки, нагуливающейся в пелагиали. Влияние высокой плотности рыб выражается в снижении численности и биомассы кормовых организмов, смене доминирующих видов, измельчании популяций ветвистоусых ракообразных. Степень выедания ракообразных молодью нерки зависит от характера их вертикального распределения, различий в плодовитости и размерно-генеративной характеристике видов.

7. Состояние кормовой базы и пищевая обеспеченность молоди нерки зависят от биомассы ракообразных и численности потребителей, нагуливающих в пелагиали, и определяют возрастной состав и массу тела покатной молоди. В условиях избытка пищи (при биомассе более 0.7 г/м³) происходит рост численности карликов, и период нагула молоди нерки в водоеме удлиняется до трех лет.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Лихарева Е.И., **Вецлер Н.М.** Продукционная характеристика *Neutrodiaptomus angustilobus* Sars (Copepoda, Calanoida) в оз. Дальнем (Камчатская область) в связи с возможностью его акклиматизации в водоемах Северо-Запада // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 232. С. 71–80.
2. **Вецлер Н.М.** Продукция пелагических ракообразных лососевого озера Дальнего (Камчатка) // «Ихтиол., гидробиол., гидрохимия, энтомол. и паразитол.» Тезисы докладов XI Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Вып. 4. Якутск. 1986. С. 81–82.
3. **Вецлер Н.М.** Факторы, регулирующие динамику численности *Daphnia longiremis* Sars в озере Дальнем (Камчатка) // Гидробиологический журнал. Киев: АН УССР, 1989. Деп. в ВИНТИ. №2645–В89. 15 с.
4. **Вецлер Н.М.** Продукция пелагических ракообразных озера Дальнего в условиях интенсивного выедания молодью нерки // «Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана». Тезисы докладов IV регион. конф. молодых ученых и специалистов Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 16–17.
5. **Вецлер Н.М.** Изменение структуры зоопланктонного сообщества при увеличении численности красной в озере Дальнем (Камчатка) // Экология. 1992. №6. С. 56–61.
6. **Вецлер Н.М.**, Погодаев Е.Г. Состояние экосистемы озера Дальнего (прошлое, настоящее, будущее). Многолетняя динамика пелагических ракообразных // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. VII. Петропавловск-Камчатский. 2004. С. 44–50.
7. **Вецлер Н.М.** Влияние рыб, как фактор изменения видового состава зоопланктонного сообщества озера Дальнее (Камчатка) // Тезисы докладов IX съезда Гидробиол. общ-ва РАН. Тольятти. 2006. Т. 1. С. 79.
8. **Вецлер Н.М.**, Уколова Т.К., Свириденко В.Д. Гидрохимический режим оз. Дальнее в 1999–2004 гг. // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. VIII. Петропавловск-Камчатский. 2006. С. 142–149.
9. **Вецлер Н.М.** Многолетние колебания температуры воздуха в бассейне озера Дальнее (п-ов Камчатка) и их влияние на термический режим водоема // Геология, география и биол. разнообразие Северо-Востока России. Материалы Дальневост. регион. конф., посвященной памяти А.П. Васьковского. Магадан. 2006. С. 206–209.

10. **Вецлер Н.М.** Многолетняя динамика сообщества коловраток в озере Дальнее и факторы, ее определяющие // Тезисы докладов IX съезда Гидробиол. общ-ва РАН. Т. 1. Тольятти. 2006. С. 80.
11. **Вецлер Н.М.** Многолетние изменения биомассы ракообразных и условий нагула молоди нерки в пелагиали озера Дальнее // Материалы Международн. научно-практич. конф. «Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов». Волгоград. 2007. С. 57–60.
12. **Вецлер Н.М.** Структурные особенности и динамика зоопланктонного сообщества озера Дальнее (Камчатка) // Тезисы докладов III Международн. конф. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Нарочь. 2007. С. 208.
13. **Вецлер Н.М.** Биология и динамика численности Cladocera в озере Дальнее (Камчатка) // Материалы Всерос. школы-конф. «Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология». Борок. 2007. С. 217–221.
14. **Вецлер Н.М.** Условия нагула молоди нерки в пелагиали озера Дальнее в 1999–2005 гг. // Материалы VIII Международн. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский: Изд-во Камчатпресс. 2007. С. 25–28.
15. **Вецлер Н.М.,** Уколова Т.К., Свириденко В.Д. Многолетняя динамика содержания кислорода и минерального фосфора в озере Дальнее (Камчатка) // Водные ресурсы. 2007. Т. 34. №6. С. 713–718.
16. **Вецлер Н.М.** Гидрологическая и гидрохимическая характеристика озера Дальнего (Камчатка) в 2000–2006 гг. // Материалы научн. конф. «Современное состояние водных биоресурсов», посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: Дальнаука. 2008. С. 470–474.
17. **Вецлер Н.М.,** Уколова Т.К., Свириденко В.Д.. Сравнительная характеристика гидрохимического режима Паратунских озер // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. X. Петропавловск-Камчатский. 2008. С. 5–12
18. **Вецлер Н.М.** Сезонные изменения вертикального распределения зоопланктонных организмов в озере Дальнее (Камчатка) // Материалы конф. «Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова». Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. 2008. С. 208–223.