

УДК 581.526.325

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА ОЗЕРА КУРИЛЬСКОЕ И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ

Е. В. Лепская



Проанализирована динамика численности и биомассы фитопланктона оз. Курильское в 1980–2000 гг. Установлено, что межгодовая динамика численности и биомассы обычно синхронизирована, за исключением тех лет, когда на экосистему озера оказывается экстремальное экзогенное воздействие в виде пеплопада. Динамика функционирования фитопланктонного сообщества носит циклический характер с периодичностью в шесть–семь лет. Предполагается, что ритмы фитопланктона являются эволюционной адаптацией к ритмам Солнца, которая выражается в регуляции жизненных циклов диатомовых и характером ритма и силой освещенности, в то время как гидрохимические параметры влияют только на амплитуду колебаний. Следовательно, выведение биомассы диатомовых структурообразующего комплекса на достаточно высокий стационарный уровень путем внесения минеральных удобрений в озеро представляется проблематичным.

E. V. Lepskaya. Many-years dynamics of phytoplankton stock abundance and biomass in the lake Kurilskoye and determining factors // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 7. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2004. P. 79–87.

Phytoplankton stock abundance dynamics and biomass in the lake Kurilskoye in 1980–2000 has been analyzed. Stock abundance and biomass interannual dynamics are synchronized normally in exclusion of the years when this lake ecosystem got under extreme exogenic influence in the case of ash fall. Phytoplankton community functioning dynamics is of cyclic character with periodicity of 6–7 years. It has been suggested that phytoplankton rhythms are evolution adaptation to the solar rhythms what is exhibited in diatom life cycle regulation and rhythm character and lightening intensity, while hydro chemical parameters influence the fluctuation amplitude only. Hence, getting the diatom structure creating complex biomass at rather high constant level through introduction mineral fertilizers into the lake seems problematic.

Озеро Курильское, расположенное на юге Камчатского полуострова, служит нерестово-нагульным водоемом тихоокеанского лосося нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), стадо которого является крупнейшим на сегодня в Азии. В связи с этим большое значение имеет решение вопроса о рациональном использовании её нерестово-нагульного резервуара, которое должно выражаться в сбалансированном подходе к его продукционным возможностям. Этот подход, в свою очередь, требует формирования представлений о свойствах базового продукционного звена любого водоема — фитопланктона.

Среди гидробиологов, исследовавших сетные пробы, в отношении фитопланктоценоза оз. Курильское прочно устоялось мнение о безоговорочном и постоянном доминировании *Aulacoseira subarctica* (Носова, 1972), поэтому в период с 1940 по 1980 годы количественный учет фитопланктона сводился к определению численности колоний или клеток *Aulacoseira*. В ее многолетней динамике И.А. Носовой были выделены функциональные циклы, приблизительно укладывавшиеся в одиннадцатилетний период, равный полупериоду солнечной активности. Разовые попытки оценить значение первичного продуцирования как по биомассе фитопланктона, так и по величине его продукции сформировали мнение о низком уровне развития первичного продукционного звена озера (Воронихин, 1937; Павельева, Ларионов, 1979).

В совокупности все вышеперечисленные факты явились обоснованием необходимости удобрения озерной экосистемы, имевшей конечной целью увеличение

ее рыбопродуктивности (Куренков, Тарасов, 1986; Куренков, 1988а, б). К тому времени благодаря, в частности, работам Крохина (1957, 1959, 1967), в отношении нерковых нерестово-нагульных водоемов устоялось мнение о зависимости продуктивности последних от поступления фосфора, главным источником которого в рассматриваемых экосистемах являлась отнерестовавшая рыба. Применительно к оз. Курильское была выработана схема, согласно которой внесение фосфорных удобрений должно было увеличить первичную продукцию и, соответственно, биомассу *Aulacoseira subarctica* и далее по трофической цепи повлиять на численность и биомассу зоопланктона в сторону их увеличения.

Анализ результатов влияния удобрений на *Aulacoseira subarctica* (период проведения экспериментальной фертилизации оз. Курильское) по данным обработки сетных проб выявил тенденцию увеличения ее численности и биомассы, которую, в том числе, наблюдали и после прекращения внесения удобрений (Миловская, 2000). Данные по первичной продукции, напротив, не показали значительного увеличения этого показателя по сравнению с теми годами, когда удобрение озерных вод не проводили (Лепская, 1986, 1988).

Исследование фитопланктона в батометрических пробах с использованием более совершенной микроскопической техники, начавшееся в 1980 г., показало, что водоросли отдела Bacillariophyta занимают в оз. Курильское главенствующее положение не только по видовому богатству, но и по численности. Как

правило, но не всегда, в фитопланктонном сообществе доминирует *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth (Лепская, Маслов, 1998; Лепская, 2003). Субдоминантами первого порядка являются *Stephanodiscus alpinus* Hustedt (Lepskaya, 2001) и *Cyclotella tripartita* Håkansson (Genkal et al., 2002); субдоминантами второго порядка — *Cyclotella pseudostelligera* Hustedt, *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg, *Synedra cf. tabulata* (Agardh) Kützing и комплекс *Fragilaria* (Лепская, 2002, 2004). В совокупности они образуют доминантное ядро и играют роль структурообразующих (Лепская, 2004).

Дальнейшее накопление данных по межгодовой динамике численности структурных элементов фитопланктонного сообщества и их общей биомассы выявило наличие циклов с периодом примерно в пять-шесть лет (Лепская, Маслов, 1998; Lepskaya, 1998). В связи с этим возник ряд вопросов: во-первых, о причинах, формирующих подобную цикличность; во-вторых, о возможности поддержания численности и биомассы фитопланктона при условии сохранения его природной структуры на определенном стационарном уровне путем манипулирования потоком фосфора. Таким образом, цель настоящей работы формулируется как анализ многолетних изменений численности и биомассы фитопланктона и оценка причин, их вызывающих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования фитопланктона послужили батометрические пробы, собранные по акватории оз. Курильское за период с 1980 по 2003 годы. Всего обработано около 3000 проб, в которых определяли видовой состав водорослей, их размеры, а также подсчитывали численность.

Методические приемы сравнения данных. Для репрезентативного сравнения массива разнородных гидробиологических данных использовали следующие методические приемы:

а) средневзвешенные для единицы водного объема показатели численности и биомассы фитопланктона и его составляющих рассчитывали для слоя воды 0–200 м;

б) многолетняя динамика гидробиологических характеристик рассмотрена по средним значениям за июнь–сентябрь (вегетационный период).

Методы исследования фитопланктона. Пробы отбирали с горизонтов 0, 2, 5, 7, 10, 15, 20, 40, 70, 100, 150, 200 м батометрами Нансена или Рутгнера.

Количество «живых» водорослей в планктоне подсчитывали в 50 мл пробы, отфильтрованной на мембранные фильтры СЫНПОР № 3 или 2 и

MILLIPORE с диаметром пор не более 0,8 мкм после окрашивания осадка карболовым раствором эритрозина (Сорокин, Павельева, 1972). Биомассу рассчитывали для отдельных составляющих фитопланктона, с учетом их численности и средних клеточных объемов (табл. 1). Для математической обработки данных использовали программы Excel и Statistica.

Обоснование репрезентативности выбора станции в центральной части озера пелагиали. Комплексный мониторинг фитопланктонного сообщества озер с большой акваторией весьма трудоемок. В таких случаях крайне важно решение вопроса о разумной минимизации количества точек отбора проб.

До 1980 г. в течение почти сорока лет планктонные пробы отбирали малой сетью Джеди на станции, расположенной в центральной части озера, которая была названа «Центральной» и принята в качестве стандартной (рис. 1).

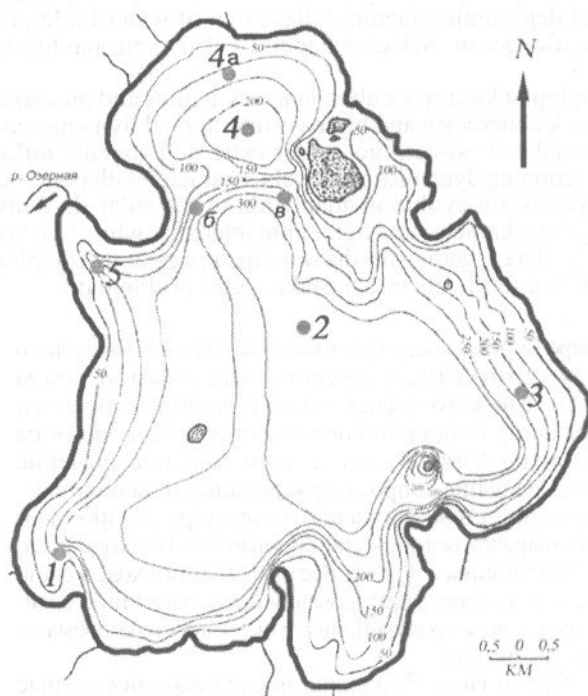


Рис. 1. Карта-схема станций оз. Курильское в 1980–2000 гг. Условные обозначения: 1 — станция в б. Южная (Юг), 2 — стандартная станция «Центральная» (Центр); 3 — станция в б. Восточная (Восток); 4, 4а, б, в — станции в б. Северная (Север); 5 — станция в б. Исток (Исток)

Таблица 1. Средние размеры (мкм) клеток и клеточные объемы (мкм³) доминантного и субдоминантных видов фитопланктона

Вид	Диаметр	Высота	Длина	Ширина	Объем
<i>Aulacoseira subarctica</i>	5,96	17,09	—	—	476,50
<i>Cyclotella tripartita</i>	10,10	3,00	—	—	240,30
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	18,80	3,50	—	—	971,60
<i>Stephanodiscus</i> sp.	5,00	4,00	—	—	109,97
<i>Fragilaria cf. intermedia</i>	—	2,50	21,14	3,54	93,50
<i>Synedra ulna</i>	—	4,50	150,00	4,10	1383,70
<i>Synedra cf. tabulata</i>	—	2,00	50,40	1,80	90,70

Эта точка для отбора проб была выбрана в большой степени случайно. Тем не менее за почти сорокалетний период был накоплен огромный материал по динамике численности *Aulacoseira subarctica* (в цитируемых работах И.А. Носовой она называется *Melosira italica* или мелозира). Введение батометрического метода отбора проб было продиктовано необходимостью углубленного изучения процессов функционирования фитопланктоценоза. Это повлекло за собой постановку задачи подтверждения выбора станции в центре озера в качестве стандартной, т. е. адекватно отражающей процессы фитопланктонной динамики, происходящие в озерной пелагиали в целом. В связи с этим в 1980–1992 гг. пробы отбирали как в центре озера (средняя глубина 280 м), так и на более мелководных участках, так называемых бухтах, где максимальная глубина составляла 80–180 м (рис. 1).

На Центральной станции пробы отбирали с горизонтов 0, 2, 5, 7, 10, 15, 20, 40, 70, 100, 150, 200 м. В бухтах отбор проб велся на тех же горизонтах, но максимальная глубина зависела от толщины водного слоя от поверхности до дна и колебалась от 80 до 180 м.

Так как динамика основных характеристик фитопланктонного сообщества (численность, биомасса) определяется несколькими структурообразующими видами (Лепская, 2004), для сравнительного анализа были выбраны численность этих видов и их общая биомасса.

Для сглаживания «шумового» влияния флуктуаций численности и биомассы при вертикальном распределении и нивелирования разницы в количестве собранных проб в разных районах озера (табл. 2) сравнение проводили между средними за вегетационный период значениями, рассчитанными по средневзвешенным величинам в слое 0–200 м или слое 0–дно.

Графики зависимости численности *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus* и *Cyclotella tripartita* и биомассы фитопланктона от времени свидетельствуют о синхронных изменениях этих показателей по станциям (рис. 2).

Среднесезонная численность *A. subarctica* (рис. 2N_A) практически одинакова на всех станциях. Изменения численности *S. alpinus* и *C. tripartita* также хорошо синхронизированы (рис. 2N_S, N_C). Из общей картины выделяется бухта Исток в 1982 и 1987 гг. Ранее (Миловская, 1986) и нашими исследованиями было показано, что наиболее вероятная причина такого несоответствия состоит в заметном влиянии сгонно-нагонных явлений в периоды длительного воздействия ветров западной или восточной четверти.

Межгодовая динамика биомассы фитопланктона в центре озера и на прибрежных станциях (рис. B_{ph}) синхронизирована не так явно, как численность. Не-

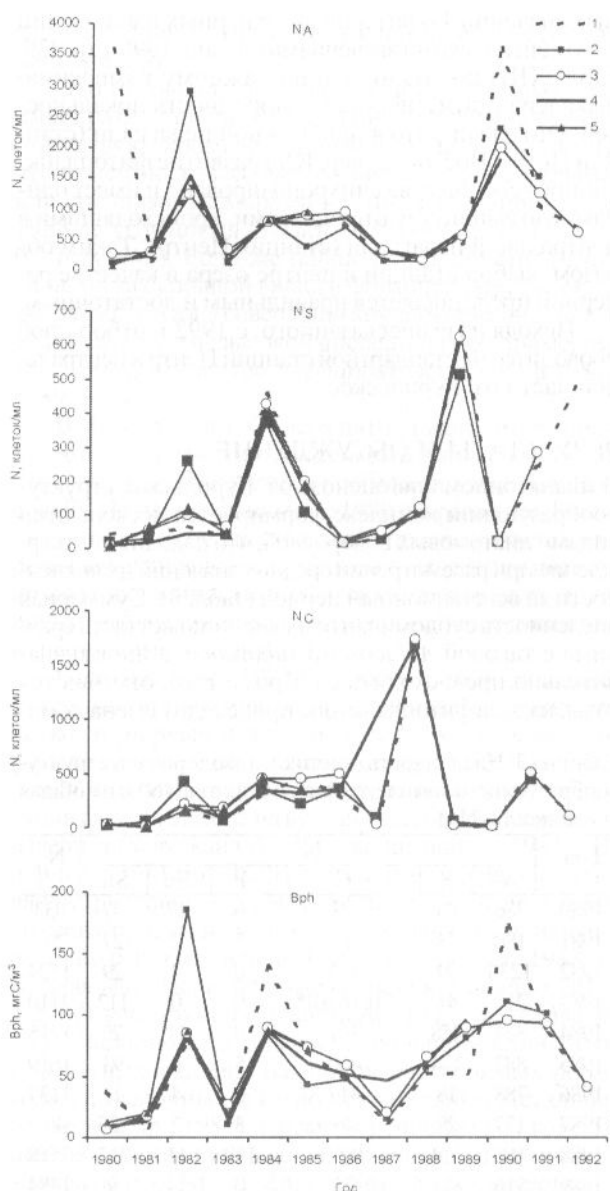


Рис. 2. Динамика численности *Aulacoseira subarctica* (N_A), *Stephanodiscus alpinus* (N_S), *Cyclotella tripartita* (N_C) и биомассы фитопланктона (B_{ph}) на пелагических станциях оз. Курильское: 1 — Центр; 2 — Исток; 3 — Восток; 4 — Север; 5 — Юг

которые расхождения в ходе кривых могут быть вызваны следующими причинами. Во-первых, если в планктоне в массе развиваются мелкоклеточные виды, как в 1983 и 1988 гг., когда наблюдали флуктуации численности мелких *Cyclotella*. Во-вторых, если имеет место некоторое увеличение численности крупноклеточных форм, например *Stephanodiscus alpinus* в 1984, 1989 и 1992 гг.

Для подтверждения репрезентативности данных станции Центр относительно других участков озерной пелагиали провели сравнение измерений по парному T-критерию Вилкоксона (Лакин, 1990). Выбор этого метода обусловлен тем, что исследуемые выборки (численность и биомасса) независимы в каждой точке (станции) и связаны общим условием, в нашем случае — годом (рис. 2). Сравнение получен-

Таблица 2. Количество проб, собранных на пелагических станциях оз. Курильское в 1980–1992 гг.

Название станции	Центр	Исток	Восток	Северная	Юг
Номер станции на карте	2	5	3	*	1
Количество проб	700	90	80	300	30

*Для бухты Северная показатели дополнительно усреднялись по четырем станциям 4, 4а, б, в (рис. 1)

ных значений Т-критерия для n парных наблюдений с его критическими значениями (Лакин, 1990, стр. 339, табл. XIII) показало, что по каждому измерению выявлена статистическая однородность локальностей. Это значит, что в прибрежной пелагиали (станции Исток, Восток, Север, Юг) развитие фитопланктонного сообщества синхронизировано и имеет одинаковую амплитуду с процессами, происходящими в центральной пелагиали (станция Центр). Таким образом, выбор станции в центре озера в качестве реперной представляется правильным и достаточным.

Исходя из вышесказанного, с 1992 г. отбор проб проводится на стандартной станции Центр в центральной части оз. Курильское.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В планктонном альгоценозе оз. Курильское структурообразующий комплекс формируется несколькими видами диатомовых водорослей, что находит подтверждение при рассмотрении средних значений их численности за вегетационный период (табл. 3). Суммарная численность субдоминантных видов может быть сравнима с таковой *Aulacoseira subarctica*, а иногда значительно превосходить ее. Кроме того, отмечаются годы, когда в фитопланктоне происходит смена доми-

Таблица 3. Численность (клеток/мл) водорослей структурообразующего комплекса фитопланктона (N) и их общая численность (N_{ph})

Год	N						N_{ph}
	A	S	C	F	Su	Sta	
1980	786	48	29	6	17	47	933
1981	180	38	15	5	2	27	267
1982	1238	99	153	0	4	29	1524
1983	216	41	70(1670)*	0	0	112	2110
1984	864	458	307	0	11	76	1715
1985	882	174	460	5	6	93	1619
1986	788	18	317	0	4	11	1137
1987	137	28	46	3	2	235	452
1988	182	114	1859	139	11	213	2518
1989	516	821	25	0	14	9	1384
1990	3710	15	16	0	6	10	3755
1991	1694	232	518	6	1	14	2464
1992	679	388	103	0	55	23	1249
1993	289	16	24	4	30	96	459
1994	303	20	8	8	16	34	389
1995	1042	8	6	3	8	13	1081
1996	1929	24	26	1	30	11	2020
1997	3445	22	29	0	19	8	3524
1998	1475	65	21	9	57	10	1636
1999	1195	20	1	0	12	3	1230
2000	775	25	21	5	18	8	851
2001	735	78	67	1	27	80	987
2002	1599	245	233	1	19	4	2102
2003	1775	137	178	6	33	59	2187

Условные обозначения: A — *Aulacoseira subarctica*, S — *Stephanodiscus alpinus*, C — *Cyclotella tripartita*, F — комплекс *Fragilaria*, Su — *Synedra ulna*, Sta — *Synedra cf. tabulata*;

* — в скобках указана численность *Cyclotella pseudostelligera*, массовое развитие которой наблюдали в 1983 г.

нант. Например, когда в 1983 г. наблюдали массовое развитие мелкой *Cyclotella pseudostelligera*, или в 1988 г. — *C. tripartita*, численность *Aulacoseira subarctica* была на порядок ниже (табл. 3).

Что касается биомассы (табл. 4), то вклад в ее формирование разных таксонов не равнозначен и зависит не только от их численности, но и от клеточных объемов. Самые крупные клетки имеет *Synedra ulna*, на втором месте по величине клеточного объема стоит *Stephanodiscus alpinus*, на третьем — *Aulacoseira subarctica*, и так далее (табл. 1).

Aulacoseira subarctica не всегда в значительной мере определяла фитопланктонную биомассу. Например, в 1981, 1983, 1985, 1987, 1991, 1993 и 2002 гг. суммарная биомасса субдоминантных видов составляла более 30%, а в 1984, 1988, 1989 и 1992 гг. — более 50% от общей фитопланктонной биомассы (табл. 4). Как правило, основной вклад в формирование высоких значений биомассы субдоминант принадлежал *Stephanodiscus alpinus* (1984, 1989 и 1992 гг.). В 1983 г. большая часть биомассы субдоминант приходилась на *Cyclotella pseudostelligera*, а в 1988 г. — на *C. tripartita*.

Таким образом, не следует отождествлять понятия «биомасса *Aulacoseira*» и «биомасса фитопланктона», как это было принято до сих пор. Хотя, спра-

Таблица 4. Биомасса ($mg\ C/m^3$) водорослей структурообразующего комплекса фитопланктона (B), суммарная биомасса субдоминантных видов (B_{sd}) и их общая биомасса (B_{ph})

Год	B						B_{sd}	B_{ph}
	A	S	C	F	Su	Sta		
1980	37,46	4,71	0,69	0,06	2,30	0,42	8,18	45,64
1981	8,56	3,72	0,37	0,05	0,27	0,24	4,65	13,21
1982	59,01	9,63	3,67	0,00	0,61	0,26	14,17	73,18
1983	10,31	3,95	1,69(6,55)*	0,00	0,02	1,02	13,23	23,54
1984	41,17	44,45	7,37	0,00	1,48	0,69	53,99	95,16
1985	42,02	16,87	11,04	0,05	0,77	0,84	29,57	71,59
1986	37,53	1,77	7,61	0,00	0,48	0,10	9,96	47,49
1987	6,55	2,68	1,12	0,03	0,33	2,13	6,29	12,84
1988	8,67	11,10	44,67	1,30	1,47	1,93	60,46	69,13
1989	24,58	79,77	0,59	0,00	1,91	0,08	82,35	106,93
1990	176,76	1,44	0,37	0,00	0,83	0,09	2,73	179,49
1991	80,72	22,53	12,45	0,05	0,11	0,12	35,27	115,98
1992	32,36	37,66	2,48	0,00	7,63	0,21	47,98	80,34
1993	13,77	1,55	0,57	0,03	4,14	0,87	7,18	20,95
1994	14,44	1,99	0,18	0,07	2,15	0,31	4,71	19,15
1995	49,67	0,77	0,15	0,03	1,11	0,12	2,18	51,85
1996	91,90	2,30	0,62	0,01	4,21	0,10	7,23	99,13
1997	164,15	2,17	0,70	0,00	2,68	0,07	5,62	169,78
1998	70,29	6,29	0,50	0,08	7,88	0,09	14,84	85,13
1999	56,92	1,96	0,02	0,00	1,65	0,03	3,65	60,57
2000	36,91	2,42	0,50	0,04	2,48	0,07	5,52	42,43
2001	35,00	7,62	1,61	0,01	3,67	0,72	13,64	48,64
2002	76,19	23,85	5,60	0,01	2,68	0,04	32,18	108,37
2003	84,57	13,27	4,28	0,06	4,51	0,53	22,65	107,23

Условные обозначения: A — *Aulacoseira subarctica*, S — *Stephanodiscus alpinus*, C — *Cyclotella tripartita*, F — комплекс *Fragilaria*, Su — *Synedra ulna*, Sta — *Synedra cf. tabulata*;

* — в скобках указана биомасса *Cyclotella pseudostelligera*, массовое развитие которой наблюдали в 1983 г.

ведливости ради, надо отметить, что в нашем случае «биомасса фитопланктона» подразумевает суммарную биомассу видов структурообразующего комплекса, которые на самом деле являются определяющими в ее формировании.

Установлено, что значительным регулирующим воздействием на структуру фитопланктона обладает температура воды. Если ее среднегодовые значения опускаются ниже или равны $3,4^{\circ}\text{C}$ («холодные годы»), то в планктоне, как правило, доминирует один холодолюбивый вид *Aulacoseira subarctica*. Этот процесс характеризуется увеличением индекса доминирования и уменьшением выравненности в структурообразующем комплексе. В «теплые годы», при среднегодовой температуре воды выше $3,4^{\circ}\text{C}$, увеличивается численность субдоминантных видов, что ведет к увеличению выравненности в фитопланктоне (Лепская, 2004).

В «теплые годы», когда индекс доминирования был невысоким — 0,45 (выровненное сообщество), средние значения фитопланктонной биомассы ($46,63 \text{ мг C/м}^3$) уступали этому показателю в «холодные годы» ($81,74 \text{ мг C/м}^3$), когда установилось доминирование *Aulacoseira subarctica* (индекс доминирования 0,73). Более того, в монодоминантном сообществе максимальные значения биомассы фитопланктона вдвое превосходили наибольшую ее величину в период выравненности (табл. 4).

Степень выравненности определенным образом характеризует разнообразие в сообществе. Из всего вышесказанного следует, что чем разнообразнее сообщество, тем ниже его продуктивность. Вывод этот неоригинален. Подобные результаты были получены для 33 озер США, где наибольшее биоразнообразие наблюдалось при относительно низких величинах первичной продукции (Dodson et al., 2000). Наблюдения за динамикой видового разнообразия литорального фитопланктона Рыбинского водохранилища показали, что периоды роста этого показателя, как правило, соответствовали периодам спада развития водорослей. Другими словами, в периоды повышения первичной продукции и следовавшим за этим увеличением биомассы видовое разнообразие альгоценоза характеризовалось сравнительно низкими показателями (Девяткин и др., 1997).

При сопоставлении динамики средних значений численности и биомассы фитопланктона следует,

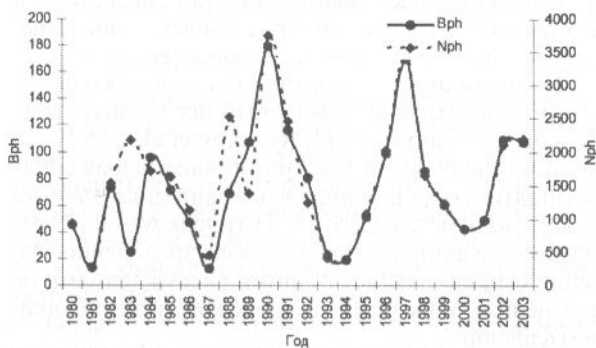


Рис. 3. Динамика численности (Nph) и биомассы (Bph) фитопланктона

что ход кривых этих показателей не всегда совпадает (рис. 3).

Это несовпадение в зависимости от характера имеет разные причины. Если пикам численности соответствуют провалы в кривой биомассы, это значит что отмечалось массовое развитие видов с малыми или средними размерами клеток, как, например, в 1983 г. (*Cyclotella pseudostelligera*) и в 1988 г. (*C. tripartita*). Если же наблюдается обратная картина, тогда основной вклад в формирование биомассы фитопланктона совершали крупноклеточные виды с относительно невысокой численностью. Примером тому служит развитие *Stephanodiscus alpinus* в 1984, 1989 и 1992 гг.

В 40–70-х годах XX века пяти-, шестилетняя цикличность в развитии *Aulacoseira subarctica* была отмечена по данным сетных проб (сообщение И.А. Носовой). По нашим данным, с 1980 г. в развитии фитопланктонного сообщества также прослеживается определенная цикличность, причем в выделении циклов кривые численности и биомассы дополняют друг друга и позволяют определить периодичность циклов в шесть–семь лет (рис. 3).

Если, начиная с 1988 г., цикличность в динамике численности и биомассы прослеживается довольно четко, то первый цикл в начале 80-х годов можно выделить только по численности (рис. 3). Причина данного несовпадения кроется, на наш взгляд, в реакции фитопланктона на вулканическое проявление — извержение вулкана Алаид в конце апреля 1981 г. В период с 1981 по 1983 гг. экосистема озера испытывала стрессовое воздействие пепла, выпавшего на его акваторию и водосей. Его количество ориентировочно было оценено в 30 тыс. т (Куренков, 1988а). Водная вытяжка пепла имела кислую реакцию, $\text{pH} \approx 5,2\text{--}6,0$ (по архивным данным И.И. Куренкова и Ю.В. Ларионова) и содержала большое количество сульфатных и хлоридных ионов, растворимых форм железа, щелочных и щелочноземельных металлов (Флеров и др., 1982). Кроме перечисленных компонентов в состав пепла должны были входить микроэлементы (Co, Ni, Cu, Zn, Pb, Sn), так как качественный их состав можно предположить аналогичным пеплам извержения вулкана Северный Толбачик (Центральная Камчатка, 1976 г.) из-за сходства геохимического строения районов (Меняйлов и др., 1980). Очевидно, суммарное действие всех этих факторов привело к ингибированию продукционных процессов в 1981 г. и помешало ожидавшемуся росту численности и биомассы фитопланктона в ответ на внесение минеральных удобрений в начале апреля того же года.

Положительная реакция планктонных водорослей на фертилизационные мероприятия, выразившаяся в одновременном увеличении их численности и биомассы, наблюдалась в 1982 г. В это время, как и в предыдущий год, таксономический состав структурообразующего комплекса был обычен и включал *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus*, *Cyclotella tripartita*, *Synedra ulna*, *S. cf. tabulata* и комплекс *Fragilaria*. В 1983 г. произошло дальнейшее увеличение численности планктонных водорослей, но не за счет традиционных видов. Причиной этого послужило «цветение» мелкоклеточной *Cyclotella pseudostelligera*. К сожалению, инструментальные

возможности того времени не позволили сразу и правильно определить эту водоросль, поэтому в работе, посвященной влиянию пеплопада на фитопланктон оз. Курильское (Лепская, 1993), она помещена в ряд «недиатомовых». Как бы там ни было, массовое развитие *C. pseudostelligera* отмечает пик первого цикла, а ее мелкие размеры объясняют отсутствие пика по биомассе.

Рассуждая о причинах, благоприятствовавших развитию этого таксона, следует вспомнить, что массовое появление мелкоклеточных видов происходит, когда повышается трофический уровень водоема, чему сопутствует обогащение его вод органическим веществом (Корнева, 2001; Трифонова 1990, 1998, 2001). Уровень растворенного органического вещества в озере, оцененный по величине перманганатной окисляемости, в 1983 г. был одним из самых высоких за двадцать лет (рис. 4) и совпал с так называемым теплым периодом.

Можно лишь предполагать, что явилось причиной его появления в воде при довольно низких заходах нерестовых рыб. Возможно, внесение минеральных удобрений в предыдущие два года в комплексе с водорастворимыми компонентами пепла сыграли стимулирующую роль в развитии микробных процессов, а тонкодисперсная пепловая фракция послужила для этого своеобразным субстратом.

Извержение вулканов — явление нечастое, а возможность наблюдать влияние продуктов извержения на водные экосистемы предоставляется еще более редко. Этот недостаток можно компенсировать, исследуя керны со дна водоемов. Например, исследования диатомовых в колонках грунта со дна озера Вашингтон показали, что пеплопад от извержения вулкана Мацама привел к изменению структуры фитопланктона, в том числе к повышению численности *C. pseudostelligera* (Abella, 1988).

Таким образом, в начале 1980-х годов цикличность продуцирования биомассы фитопланктона оз. Курильское была нарушена вмешательством экстремального природного фактора — вулканического извержения. Однако ритм функционирования планктонного фитосообщества, прослеженный по динамике численности, остался неизменным.

Анализируя межгодовую динамику численности *Aulacoseira subarctica* по данным сетных обловов, Миловская (2000) показала, что на среднегодовые величины численности и биомассы этой водоросли

существенно влияет эффект накопления фосфора, высвобождающегося при минерализации снетки за предыдущие восемь и шестнадцать лет. Отсюда, по ее мнению, цикличность в развитии аулакозеиры меняется в зависимости от количества осевшего органического вещества и скорости его деструкции в придонном слое. Следуя этому предположению, в 1970-х и начале 1980-х годов (период низкого поступления фосфора с рыбой) она выделяет двухлетние, далее трех- и четырехлетние, а по мере увеличения поступления фосфора с рыбой, в 1990-е годы, — пятилетние циклы. Однако если вникнуть в предлагаемое объяснение, возникают следующие возражения. Количество осевшей органики, которое, несомненно, является источником биогенов и в частности фосфора, способно влиять на долговременные тенденции в увеличении амплитуды максимумов биомассы, но никак не на периодичность ее продуцирования именно потому, что скорость деструкции органического вещества в придонном слое из-за низкой и практически неизменной температуры мала и относительно постоянна.

Анализ многолетней динамики продуктивности планктонных водорослей Рыбинского водохранилища и ряда абиотических факторов (солнечная радиация, температура воды, биогенный режим) позволил высказать предположение, что собственно динамика контролируется факторами физической природы, в то время как гидрохимические условия, включая обеспеченность биогенными элементами, определяют лишь некоторый средний ее уровень (Девяткин и др., 2000). Тогда цикличность в функционировании фитопланктонного сообщества может отражать влияние на экосистему такого глобального фактора, как солнечная активность. Анализируя сорокалетний ряд биотических (численность *Aulacoseira subarctica*) и абиотических (осадки, температура воды) параметров экосистемы оз. Курильское (архивный материал, И.А. Носова выделяет в их динамике десяти–одинадцатилетние циклы, совпадающие с полциклами солнечной активности. Период комплексного наблюдения за фитопланктоном с 1980 по 2000 годы охватывает почти полный солнечный цикл, в который укладываются три полных периода динамики фитопланктона. Можно лишь предполагать, каким образом периодические воздействия Солнца определяют ритмику развития планктонных водорослей. В этом отношении несомненный интерес представляет попытка построения модели, объясняющей колебания межгодовой динамики фитопланктона оз. Байкал, одного из немногих, где налажен долговременный комплексный мониторинг экосистемы и поэтому собран длительный ряд данных по численности и биомассе планктонных водорослей.

Периодичность динамики байкальского фитопланктона отмечалась многими исследователями (Кожова, Кобанова, 1998; Rychkov et al., 1989). По мнению Рычкова с соавторами, явно выраженная квазипятилетняя цикличность в динамике *Melosira baikalensis* отмечалась до 1968 г. (Rychkov et al., 1989). Однако все авторы в попытке объяснить данное явление ограничивались общими рассуждениями об изменении гидрохимического режима и антропогенном влиянии.

Предложенная биофизиками модель «стоячих волн», в основу которой положен постулат о том, что

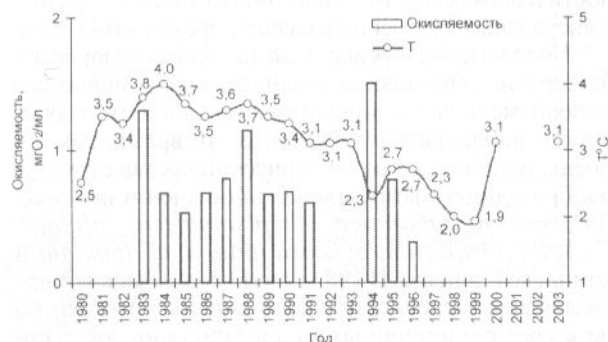


Рис. 4. Динамика среднегодовой температуры воды в слое 0–200 м (Т) и перманганатной окисляемости

цикличность фитопланктонного сообщества генерируется не внешними факторами, а является устойчивым ритмом системы, выработанным в ходе эволюции, как ответ на длительные периодические воздействия Солнца, позволила объяснить изменения длительности периодов между урожайными и неурожайными годами *Aulacoseira baikalensis* (Бондаренко, Евстафьев, 1999; Евстафьев, Бондаренко, 2000).

В приложении к планктонному альгоценозу оз. Курильское подобной моделью, вероятно, можно объяснить нерегулярные ритмы *A. subarctica*, выделенные Л.В. Миловской. Однако если рассматривать фитопланктонное сообщество в целом, которое особенно в «теплые годы» формируется в большой степени субдоминантными видами, то получается, что «ритмический каркас» с периодом в шесть–семь лет остается неизменным, так как в период неблагоприятный для развития аулякозеи ее место занимают сопутствующие таксоны структурообразующего комплекса, развивающиеся при этом значительную численность.

Ритмичность поступления солнечной энергии влияет также на жизненные циклы планктонных диатомовых, регулируя фазы вегетативного и полового размножения. Показано, что абиотические условия, благоприятствующие вегетации водорослей, т. е. наращиванию ими численности и биомассы, не всегда оказываются оптимальными для полового воспроизведения. Интегрированное действие режима освещения, основного экзогенного фактора, влияющего практически на все этапы жизненного цикла диатомей, проявляется в том, что сочетание условий, индуцирующих половой процесс водорослей, достигших подходящего размера, за которым следует очередная волна вегетативного размножения, возникает достаточно редко (Давидович, 2002). Вследствие этого стартовое количество первичных продуцентов одного вида должно ежегодно изменяться и таким образом влиять на его межгодовую динамику. Периодичность циклов в фитопланктоне оз. Курильское, вероятно, детерминирована длительностью жизненного цикла обычно доминирующей в планктоне *Aula-coseira subarctica*, который для данного вида из оз. Лоо Неа (Lough Neagh), Северная Ирландия, определен в 4–6 лет (Jewson, 1992).

Таким образом, в озерах с диатомовым типом фитопланктона, где комплекс абиотических факторов способствует установлению доминирования одного вида, увеличение продуктивности первого трофического уровня путем внесения минеральных удобрений представляется проблематичным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В «холодные годы», когда в фитопланктонном сообществе устанавливается высокий индекс доминирования, *Aulacoseira subarctica* превалирует по численности и определяет общую фитопланктонную биомассу. В «теплые годы», характеризующиеся выравниваемостью в планктонном альгоценозе, *Aulacoseira subarctica* уступает доминирующее положение группе субдоминантных видов как по численности, так и по биомассе. Однако когда в планктоне развиваются в массе мелкоклеточные таксоны, она сохраняет доминирующее положение в формировании биомассы.

Размах колебаний биомассы в период доминирования одного вида значительно превосходит таковой в период выравниваемости. Межгодовая динамика численности и биомассы обычно синхронизированы, за исключением тех лет, когда на экосистему озера оказывается экстремальное экзогенное воздействие в виде пеплопада.

Динамика функционирования фитопланктонного сообщества носит циклический характер с периодичностью в шесть–семь лет. Три полных цикла в его развитии укладываются в один цикл солнечной активности. Ритмы фитопланктона, вероятно, являются эволюционной адаптацией к ритмам Солнца и носят физический характер, а гидрохимические параметры влияют только на амплитуду колебаний. Таким образом, регулирование продуктивности фитопланктонного сообщества оз. Курильское путем внесения минеральных удобрений, основной целью которого является ежегодное выведение биомассы диатомовых структурообразующего комплекса на достаточно высокий стационарный уровень, представляется проблематичным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю сотрудников Озерновского наблюдательного пункта за самоотверженный труд по сбору проб и гидрометеорологических данных, а также сотрудника лаборатории популяционной биологии и генетики Р. А. Шапорева за помощь в расчете Т-критерия Вилкоксона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондаренко Н.А., Евстафьев В.К. 1999. Солнечные ритмы фитопланктона озера Байкал // Тез. докл. 2-го съезда биофизиков России (Москва, 23–27 августа 1999 г.). Т. 3. С. 864–865.
- Воронихин Н.Н. 1937. Фитопланктон Курильского озера // Тр. Тихоокеан. комитета. Т. IV. С. 178–187.
- Давидович Н.А. 2002. Фоторегуляция полового воспроизведения у Bacillariophyta (Обзор) // Альгология. Т. 12. № 2. С. 259–272.
- Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. 2000. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: влияние гидрофизических факторов на динамику фотосинтеза фитопланктона // Биология внутренних вод. № 1. С. 45–52.
- Девяткин В.Г., Митропольская И.В., Метелева Н.Ю. 1997. Динамика видового разнообразия фитопланктона в зависимости от некоторых экологических факторов // Биология внутренних вод. № 2. С. 5–12.
- Евстафьев В.К., Бондаренко Н.А. 2000. Модель «стоячих волн» многолетней динамики байкальского фитопланктона // Биофизика. Т. 45. Вып. 6. С. 1089–1095.
- Кожова О.М., Кобанова Г.И. 1998. О вспышках численности некоторых планктонных водорослей как показатель антропогенных изменений Байкала // Тез. докл. II(X) съезда Рус. ботанического об-ва «Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков» (Санкт-

- Петербург, 26–29 мая 1998 г.). СПб.: Ботанический ин-т РАН. Т. 2. С. 99.
- Корнева Л.Г.* 2001. Закономерности изменения структурной организации фитопланктона при эвтрофировании и ацидификации пресных вод // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. об-ва РАН (Калининград, 16–23 сентября 2001 г.). Т. 1. С. 167–169.
- Крохин Е.М.* 1957. Источники обогащения нерестовых озер биогенными элементами // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 45. С. 29–35.
- Крохин Е.М.* 1959. О влиянии количества отнерестовавших в озере производителей красной на режим биогенных элементов // Докл. АН СССР. Т. 128. № 3. С. 626–627.
- Крохин Е.М.* 1967. Влияние размеров пропуска производителей красной на фосфатный режим нерестовых озер // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 57. С. 31–54.
- Куренков И.И.* 1988а. Озеро Курильское и работы по его фертилизации // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 20–25.
- Куренков И.И.* 1988б. Озеро Курильское и работы по его фертилизации // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 20–25.
- Куренков И.И., Тарасов В.И.* 1986. Лимнологические исследования озера Курильского в связи с разработкой мер по увеличению его биологической продуктивности // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 5–9.
- Лакин Г.Ф.* 1990. Биометрия. М.: Высш. шк., 352 с.
- Лепская Е.В.* 1986. Фитопланктон оз. Курильского в связи с проблемой фертилизации // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 67–71.
- Лепская Е.В.* 1988. Фитопланктон озера Курильского в эксперименте по фертилизации водоема // Проблемы фертилизации лососевых озер Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 34–38.
- Лепская Е.В.* 1993. Влияние пепла вулкана Алаид на фитопланктон озера Курильского (Южная Камчатка). Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 2. С. 21–24.
- Лепская Е.В.* 2002. Особенности фито- и микропланктонного сообщества озера Курильское во второй половине 90-х годов XX века. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 55–66.
- Лепская Е.В.* 2003. *Aulacoseira subarctica* (O. Muller) Haworth (Bacillariophyta) в озерах Камчатки // Материалы XI Съезда Рус. ботанического об-ва (Новосибирск–Барнаул, 17–27 августа 2003 г.). Барнаул: Азбука. С. 121–122.
- Лепская Е.В.* 2004. Фитопланктон в экосистеме озера Курильское // Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 24 с.
- Лепская Е.В., Маслов А.В.* 1998. Многолетняя динамика фитопланктонного сообщества оз. Курильское (Южная Камчатка). Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 4. С. 182–188.
- Меняйлов И.А., Никитина Л.П., Шапарь В.Н.* 1980. Геохимические особенности эжгаляций Большого трещинного Толбачинского извержения. М.: Наука, 235 с.
- Миловская Л.В.* 1986. Общая характеристика летнего распределения кормового копепоидного планктона в оз. Курильском // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 72–82.
- Миловская Л.В.* 2000. Роль каркасного фосфора в формировании рыбопродуктивности Курильского озера (Южная Камчатка) // Докл. II обл. научно-практ. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатрыбвод. С. 92–98.
- Носова И.А.* 1972. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 25 с.
- Носова И.А.* 1986. Межгодовые изменения в пелагическом планктоне оз. Курильское. К проблеме фертилизации // Комплексные исследования озера Курильского. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 83–97.
- Павельева Е.Б., Ларионов Ю.В.* 1979. Продуцирование органического вещества в оз. Курильское // Журн. общ. биол. Т. XL. № 5. С. 689–697.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б.* 1972. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 23(26). С. 24–38.
- Трифонова И.С.* 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 184 с.
- Трифонова И.С.* 1998. Водоросли фитопланктона как индикаторы эвтрофирования // Тез. докл. II(X) съезда Русского ботанического общества «Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков» (Санкт-Петербург, 26–29 мая 1998 г.). СПб.: Ботанический ин-т РАН. Т. 2. С. 118–119.
- Трифонова И.С.* 2001. Влияние климатических факторов и эвтрофирования на многолетнюю динамику фитопланктона мезотрофного озера // Тез. VIII съезда Гидробиол. об-ва РАН (Калининград, 16–23 сентября 2001). Т. 1. С. 207–208.
- Флеров Г.Б., Иванов Б.В., Андреев В.Н., Будников В.А., Меняйлов И.А.* 1982. Вещественный состав продуктов извержения вулкана Алаид в 1981 г. // Вулканология и сейсмология. № 6. С. 28–43.
- Abella S.E.B.* 1988. The effect of the Mt. Mazama ashfall on the planktonic diatom community of lake Washington // Limnol. and Oceanogr. V. 33, N 6. Pt. 1. P. 1376–1385.

Dodson S.I., Arnott S.E., Cottingham K.L. 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness // *Ecology (USA)*. V. 81. N 10. P. 2662–2679.

Genkal S.I., Lupikina E.G., Lepskaya E.V. *Cyclotella tripartita* Hakansson from the lakes of Kamchatka // Abstracts of 17th International Diatom Symposium (Ottawa, Canada. 2002). Ottawa. 2002. P. 41.

Jewson D.H. 1992. Size reduction, reproductive strategy and the life cycle of a centric diatom // *Philosophical Transactions of the Royal Society. Ser. B*. V. 336, N 1277. P. 191–213.

Lepskaya E.V. 1998. Ecology and many-year's successions of diatoms, forming feeding base of

zooplankton of Kurilskoe lake (Southern Kamchatka) // Abstracts for II(X) Congress of the Russian Botanical Society. St.-Petersburg. V. 2. P. 106.

Lepskaya E.V. Common *Stephanodiscus* Ehr. species in salmon Kamchatka Lakes // *Proceedings of the 16th International Diatom Symposium (Athens, Greece, 2000)*. Athens: Amvrosiou Press. 2001. P. 333–346.

Rychkov I.L., Kuzevanova E.N., Pomazkova G.I. 1989. Long-term natural changes in plankton of the Southern Baikal // *Conservation and Management Lakes*. Budapest. P. 361–366.