

УДК 574.55

СОСТОЯНИЕ ПЕЛАГИЧЕСКОГО ЗООПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ОЗЕРА КУРИЛЬСКОЕ В ФЕРТИЛИЗАЦИОННЫЙ И ПОСТФЕРТИЛИЗАЦИОННЫЙ ПЕРИОДЫ (1980–2000 ГГ.)

Л. В. Миловская, Т. В. Бонк



Проанализированы причины изменения состояния пелагического зоопланктонного сообщества Курильского озера в фертилизационный и постфертилизационный периоды. При увеличении поступления фосфора на фоне снижения температуры воды и усиления пресса молоди нерки происходила перестройка зоопланктонного сообщества: увеличивалась доля микрозоопланктона, не потребляемого рыбами, а доля кормового зоопланктона снижалась. Пелагическое зоопланктонное сообщество в первой половине 1980-х годов характеризовалось как копеподно-ротаторное; с середины 1980-х и по конец 1990-х годов сообщество стало ротаторно-копеподным, но со второй половины 1990-х годов доля коловраток стала снижаться в связи с начавшимся процессом олиготрофизации озера.

L. V. Milovskaya and T. V. Bonk. State of pelagic zooplankton community in the lake Kurilskoye during fertilization and post fertilization periods (1980–2000) // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 7. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2004. P. 94–102.

The causes of changing the state of pelagic zooplankton community of Kurilskoye Lake during fertilization and post fertilization periods have been analyzed. Under increasing input of phosphorus against a background of water temperature decrease and growth of juvenile sockeye salmon abundance a transformation of zooplankton community took place: the part of microzooplankton none consumed by fishes has been increased, whereas the part of forage zooplankton has been reduced. Pelagic zooplankton community has been characterized as copepod-rotatoria's for the first half of 1980th; since mediate 1980th and to late 1990th the community has been rotatoria-copepod's, but since the second half of 1990th the part of rotatorias has been reducing due to the process of oligotrophization of the lake began.

Озеро Курильское является нерестово-нагульным водоёмом крупнейшего на азиатском материке стада нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.). Озеро расположено на юге полуострова Камчатка, приблизительно в 70 км к северо-востоку от мыса Лопатка, на расстоянии около 40 км от западного побережья и около 20 км от восточного. Высота над уровнем моря составляет 104 м. Длина озера — 12,6 км, средняя ширина — 6,31 км, объём — 14,6 км³. Средняя глубина — 180 м, максимальная — 316 м. Озёрная котловина имеет форму параболоида. Зона мелководья выражена слабо. Озеро относится к димиктическому типу. Диапазон колебаний среднегодовой температуры слоя 0–100 м составляет 2,1–4,2°C. Численность заходящих на нерест производителей нерки варьировала от 0,26 до 6,0 млн шт. (1940–2000 гг.). Молодь нерки нагуливается в пелагиали озера 1–3 года. Основная часть смолтов имеет возраст 2+ (Селифонов, 1975). Молодь нерки питается пелагическими ракообразными *Cyclops scutifer* и *Daphnia longiremis* (Носова, 1972, 1988). В Курильском озере жизненный цикл циклопов составляет 2 года (Носова, 1972), дафний, в среднем, 3–4 месяца (Миловская, 1988; Носова, 1988). Исследования зоопланктона Курильского озера ведутся с 1950 г.

Пелагические ракообразные представлены двумя видами ветвистоусых рачков — *Daphnia* (*Daphnia*) *longiremis* (Sars) и единично встречающимся *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* s. *lato* (Muller) и двумя видами веслоногих рачков — *Cyclops scutifer* (Sars) и единично встречающимся в тёплые годы *Acanthocyclops vernalis* (Fisher). Ротаторный пелагический планктон включает 11 видов

(Бонк, 2000), относящихся к 5 семействам, 8 родам, а также коловраток отряда *Bdelloida*, родовая и видовая принадлежность которых пока не установлена: *Asplanchna priodonta priodonta* (Gosse), *Keratella cochlearis macracanta* (Lauterborn), *K. quadrata reticulata* (Carlin), *Notholca aquinata aquinata* (Ehrenberg), *N. squamula squamula* (Muller), *Kellicottia longispina longispina* (Kellicott), *Filinia terminalis* (Plate), *Synchaeta oblonga* (Ehrenberg), *Polyarthra dolichoptera* (Idelson), *Conochilus unicornis* (Rousselot), *Bdelloida* spp.

Наиболее значительные изменения в пелагическом зоопланктонном сообществе произошли за последние 20 лет. Эти изменения были обусловлены изменчивостью как трофических и температурных условий, так и степенью пресса нагуливающейся молоди нерки (Миловская, Дубынин, 1999).

Целью данной работы является оценка состояния пелагического зоопланктонного сообщества в фертилизационный и постфертилизационный периоды в зависимости от абиотических и биотических факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили ежемесячные сборы гидробиологических проб (205 проб) и записи вертикальных профилей температуры воды в озере (205 профилей), также были использованы ежегодные данные по количеству осадков, численности и массы тела производителей нерки (за 21 год). Измерения вертикальных профилей температуры воды и отбор гидробиологических и гидрохимических проб проводи-

ли на стандартной станции в пелагиали центральной части озера (1980–2000 гг.). В 1980-е годы указанные измерения и пробы выполнялись по разрезу с запада на восток, состоящего из 6 станций, включая центральную. Сопоставление осреднённых данных разреза с данными, полученными на центральной станции, показало идентичность результатов, поэтому в дальнейшем наблюдения проводились только на центральной станции.

На основании записей вертикальных профилей температуры воды в озере в слое 0–200 м, полученных с помощью батитермографа (1–2 раза в месяц, за исключением периодов становления и разрушения ледостава), рассчитывали среднюю температуру наиболее динамичного слоя 0–100 м (являющегося зоной обитания молоди нерки и ядра популяций зоопланктона).

Общий пул фосфора рассчитывали как сумму поступления фосфора с половозрелой неркой, а также с удобрениями (в годы фертилизации озера) за 16 предшествующих лет (косвенно отражающую эффект накопления), данный подход дал наилучшую аппроксимацию результатов при сопоставлении с динамикой биомассы аутокзоиры (Миловская, 2000).

Отбор проб зоопланктона и сетного фитопланктона осуществлялся круглогодично (кроме периодов становления ледостава и разрушения льда) сетью Джели (диаметр входного отверстия 11,2 см, газ № 68) путём тотального облова слоя 0–200 м на центральной станции 1–2 раза в месяц в зависимости от сезона.

Численность сетного фитопланктона рассчитана на основании тотального подсчёта 1 мл пробы в камере Наумана и последующего пересчёта на объём обловленного слоя. Биомассу фитопланктона по углероду определяли умножением количества клеток на их объём с введением поправочного коэффициента на содержание углерода.

Пробы зоопланктона обрабатывали по стандартной методике: определялся видовой состав, у ракообразных — численность по возрастным группам, плодовитость. Коловраток определяли по Кутиковой (1970). Биомассу коловраток определяли по Косовой (1961).

Количество нагуливающейся молоди нерки оценивалось через сумму заходов производителей, потомство которых одновременно нагуливалось в возрасте 0+ и 1+.

Анализ результатов проводили с использованием методов математической статистики (пакет STATISTICA 6.0).

Характеристика абиотических и биотических условий в 1980–2000 гг.

Температура воды и сумма градусо-дней. Анализ данных за 1980–2000 гг. показал, что за указанные 21 год происходили наиболее резкие изменения температурных условий по сравнению со всем периодом наблюдений. Так, диапазон среднегодовой температуры воды в слое 0–100 м с 1942 по 1979 гг. находился в пределах 2,4–4,2°C, а с 1980 по 2000 гг. — 2,1–4,2°C, то есть за два последних десятилетия отмечалось как максимальное (4,2° в 1984 г.), так и минимальное (2,1° в 1999 г.) значение. Среднегодовая температура воды в слое 0–100 м составляет 3,3°C.

Среднегодовая температура воды зависит от наличия или отсутствия ледостава вследствие интенсивного ветрового выхолаживания озера в зимний период (Миловская, 2002). Снижение продолжительности ледостава, также его отсутствие во второй половине 1980-х годов и полное отсутствие сплошного ледостава, отмечавшееся с 1990 по 1997 гг., привели к снижению температуры воды. Холодными считаются годы со средней температурой слоя 0–100 м ниже 3°, умеренными — с температурой 3,0–3,5°, тёплыми — с температурой от 3,6° и выше (Milovskaya et al., 1998). Температура воды выше среднегодовой величины отмечена с 1981 по 1991 гг., ниже среднегодовой — с 1994 по 2000 гг., что отражает чередующиеся циклы потепления и похолодания (рис. 1).

Сумма градусо-дней в слое 0–100 м, рассчитанная для периода со средней температурой воды в этом слое от 4°C и выше, при которой происходит активное развитие гидробионтов, изменялась от 259 до 1199 (рис. 1). Наиболее значительные изменения произошли за последние 21 год, когда была зафиксирована как максимальная (1984 г.), так и минимальная величина суммы градусо-дней (1994 г.). Среднегодовая величина (за 50 лет) суммы градусо-дней с температурой от 4°C и выше равна 692. Между среднегодовой температурой воды в слое 0–100 м и суммой градусо-дней в период 1980–2000 гг. существовала связь, описываемая прямолинейной зависимостью ($y=357,78x-471,89$; $r=0,915$; $p=0,001$; $n=21$) (Миловская, 2002). На протяжении 1980-х годов сумма градусо-дней, в целом, превышала среднегодовой уровень, а в 1990-х годах была ниже среднегодовой (за исключением 1990 г.).

Поступление биогенов. Основным лимитирующим биогеном в экосистеме Курильского озера является фосфор. Фосфор поступает в водоём, в основном, с поверхностным и грунтовым стоком (зависящим от количества осадков) и с производителями нерки; в 1980-е годы фосфор вносили с удобрениями (табл. 1).

В настоящее время не представляется возможным выполнить прямую оценку поступления фосфора со стоком из-за отсутствия ежегодных данных по стоку. Возможна косвенная оценка поступления фосфора через учёт количества осадков за год. Сопоставление суммарного количества осадков за год за период 1980–2000 гг. показало, что со второй по-

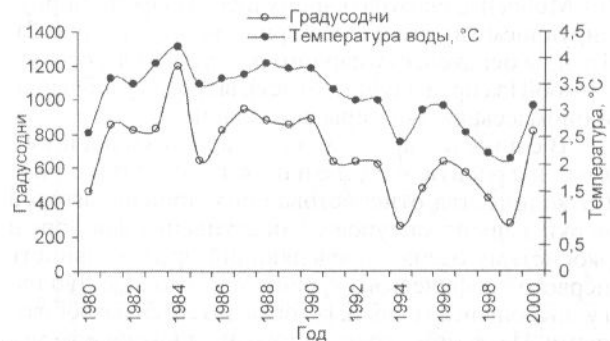


Рис. 1. Межгодовая изменчивость средней температуры воды в слое 0–100 м и суммы градусо-дней с температурой от 4°C и выше

Таблица 1. Годовое количество осадков и ежегодное поступление фосфора (в пересчёте на чистый фосфор) с производителями нерки и удобрениями в оз. Курильское в 1980–2000 гг.

Год	Годовое количество осадков, мм	Поступление с рыбой, т	Поступление с удобрениями, т
1980	709	4,88	—
1981	693	4,49	7,38
1982	663	2,38	19,82
1983	604	5,10	—
1984	657	9,69	—
1985	713	12,29	8,47
1986	868	8,07	—
1987	979	10,01	3,10
1988	982	7,04	—
1989	907	8,04	4,63
1990	858	22,38	—
1991	993	7,55	—
1992	926	3,46	—
1993	907	3,34	—
1994	1150	7,29	—
1995	889	3,08	—
1996	1130	6,06	—
1997	840	2,14	—
1998	808	1,67	—
1999	1280	3,52	—
2000	981	3,08	—

ловины 1980-х годов количество осадков нарастало (табл. 1) и, соответственно, увеличивался смыв биогенов со склонов водосборного бассейна. Наибольшее количество фосфора со стоком поступало в озеро в 1990-х годах. Биогены, поступающие со стоком, утилизируются фитопланктоном в текущем году, накопительный эффект отсутствует (Миловская, 2000).

Курильское озеро относится к водоёмам с замедленным водообменом (Пономарёв и др., 1986), время полного водообмена составляет, в среднем, 17,4 года. При такой слабой проточности в озере ежегодно сменяется только 1/17 объёма воды, следовательно, поступившие с рыбой биогены за предшествующие 16 лет должны участвовать в круговороте (Миловская, 2000). Начиная с 1997 г. общий пул фосфора, поступившего с рыбой и удобрениями, постепенно снижается, но запасы его до сих пор достаточно велики. Динамика биомассы доминирующей диатомовой водоросли аулякозеиры (*Aulacoseira subarctica* (O. Muller)) адекватна общему пулу фосфора, циркулирующему в экосистеме Курильского озера (рис. 2). Тренды осадков, суммарного поступления фосфора с рыбой (за предыдущие 16 лет), включая удобрения, и биомассы аулякозеиры совпадают.

Величина заходов производителей нерки и численность потомства. От количества отнерестовавших производителей нерки зависит как уровень поступления фосфора в экосистему озера, определяющий продуктивность первого трофического уровня, так и количество нагуливающейся молоди, которая питается ракообразными. Из-за отсутствия данных по численности молоди и учитывая стабильно высокую выживаемость икры, численность нагуливающейся молоди нерки

оценивалась косвенно — по сумме заходов за два года, потомство которых одновременно нагуливалось в озере в возрасте 0+ и 1+. Наибольший пресс молоди был характерен для второй половины 1980-х и первой половины 1990-х годов (рис. 3).

Характеристика пелагического зоопланктонного сообщества

Соотношение основных групп в зоопланктонном сообществе на протяжении последних двух десятилетий изменялось. В первой половине 1980-х и ранее, в 1970-х годах, доминировали циклопы и сообщество характеризовалось как копеподно-ротаторное. По мере увеличения заходов нерки, накопления фосфора в экосистеме (обусловившее увеличение численности и биомассы фитопланктона, после отмирания которого возрастала численность и биомасса бактериопланктона), происходило увеличение взвешенного и растворённого органического вещества, что обусловило рост численности коловраток, ставших, начиная со второй половины 1980-х годов, ведущей группой сообщества. Сообщество пелагического зоопланктона в Курильском озере последние 15 лет характеризуется по численности как ротаторно-копеподное (рис. 4).

К о л о в р а т к и. В настоящее время коловратки являются наиболее многочисленной группой зоопланктонного сообщества в пелагиали оз. Курильское. Все обнаруженные виды являются типичными

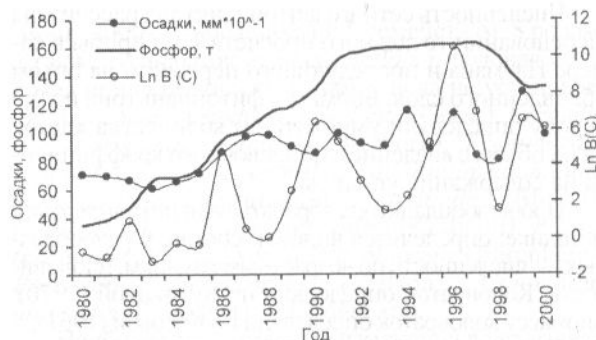


Рис. 2. Межгодовая изменчивость количества осадков (мм), суммарного поступления фосфора с рыбой и удобрениями за предшествующие 16 лет (т) и биомассы аулякозеиры (Ln B(C)) за 1980–2000 гг.

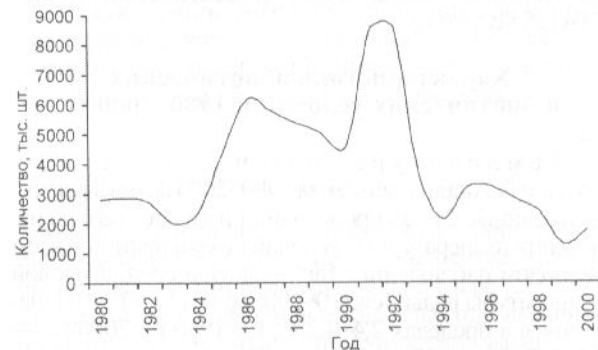


Рис. 3. Динамика суммы заходов половозрелой нерки за 2 смежных года, потомство которых нагуливалось одновременно в возрасте 0+ и 1+

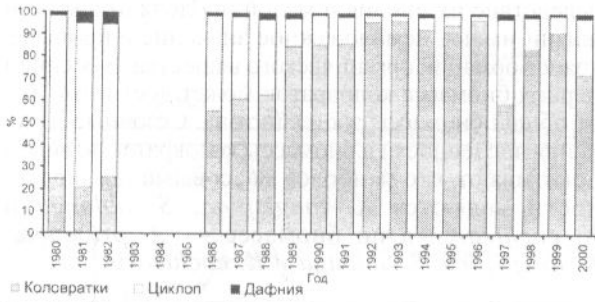


Рис. 4. Соотношение численности основных групп зоопланктонного сообщества (%)

представителями водоёмов северных широт (Кутикова, 1970; Laxhuber, 1987). Комплекс пелагических коловраток сформирован двумя группами: сезонной и круглогодичной.

S. oblonga — наиболее многочисленный вид сезонного комплекса данного водоёма, обитает в слое 20–70 м. *S. oblonga* относится к формам, приуроченным к периоду гидрологической весны (в условиях Курильского озера это период с мая по август). К видам с таким же жизненным циклом можно отнести *N. acuminata*, *N. squamula* и коловраток отряда *Bdelloida*, которые с сентября обычно отсутствуют в составе зоопланктонного сообщества. *C. unicornis* в условиях Курильского озера является малочисленным видом и обнаружен только в конце июня.

К видам, присутствующим в пелагиали озера круглогодично, относятся *K. longispina longispina*, *A. priodonta*, *K. cochlearis macracanta*, *K. quadrata reticulata*, *F. terminalis* и обитающая в верхнем 15-метровом слое *P. dolichoptera*; наиболее быстрый рост их популяций начинается в период гидрологического лета (в условиях озера это период с сентября по октябрь) и совпадает с формированием эпилимниона. В декабре численность их снижается, но остается достаточно высокой. *K. longispina longispina* является наиболее многочисленным видом. *A. priodonta* — обитает в озере повсеместно, как в литорали, так и в пелагиали, и является самым крупным представителем фауны коловраток в озере (длина тела 500 мкм, ширина — 300–375 мкм), сопоставима с дафнией среднего размера. Половозрелые циклопы используют *A. priodonta* в качестве пищи, сама аспланхна может быть пищевым конкурентом дафний (Мануйлова, 1953).

Обычно сезонная динамика численности коловраток в Курильском озере характеризуется наличием двух или трёх выраженных пиков численности — в июле–августе после размножения видов, максимальная численность которых приурочена к периоду гидрологической весны (*S. oblonga*, *N. acuminata*, *N. squamula* и коловраток отряда *Bdelloida*), октябре — после размножения видов, максимальная численность которых приурочена к периоду гидрологического лета (*A. priodonta*, *K. longispina longispina*, *K. cochlearis macracanta*, *K. quadrata reticulata*, *F. terminalis*, *P. dolichoptera*), иногда прослеживается третий пик — в декабре, после размножения преимущественно *A. priodonta*. В холодные годы из-за замедленного развития летний пик может отсутствовать и отмечаются только два осенних пика — в сен-

тябре и октябре–ноябре. Наибольшее количество яйценосных самок обычно присутствует в середине октября, когда размножаются *K. cochlearis macracanta*, *K. longispina longispina* и *F. terminalis*. Интенсивность размножения остальных видов в этот период невысока.

Сезонные изменения численности коловраток (0,02–173,25 тыс. экз./м³) в Курильском озере, отмеченные за годы исследований, типичны для планктона больших олиготрофных озёр (Pennak, 1953).

Диапазон межгодовой изменчивости численности коловраток в озере за 1980–2000 гг. составил 1,74–49,81 тыс. экз./м³. Численность коловраток увеличивалась по 1992 г., в последующие годы наблюдалась тенденция к сокращению. С 1989 по 1993 гг. существовала двухлетняя цикличность, далее продолжительность циклов увеличилась (рис. 5).

Изменения теплосодержания озёрной воды, характеризующиеся увеличением прогрева в 1980-х и охлаждением в 1990-х годах, не оказали негативного влияния на развитие коловраток, принадлежащих к холодолюбивым и оксибионтным видам (среднее насыщение воды кислородом в слое 0–200 м является стабильно высоким — 81,6–105,8% (Уколова, Свириденко, 2002)). Определяющим фактором в условиях озера для динамики численности коловраток являются трофические условия. При питании коловратки используют самые разнообразные пищевые ресурсы — бактерии, водоросли, детрит, для некоторых характерно хищничество, большинство из них является полифагами (Эрман, 1956, 1963; Галковская, 1987; Edmondson, 1965). Так, *K. cochlearis* и *F. terminalis* потребляют детрит, *K. quadrata* и *S. oblonga* — водоросли. Специализированный хищник *A. priodonta* питается коловратками (р. *Keratella*) и мелкими планктонными рачками, хотя может переходить на питание водорослями (Сорокин, Мордухай-Болтовская, 1962). В условиях Курильского озера *A. priodonta* питается как животной (науплиусы циклопов и коловратки родов *Keratella* и *Notholca*), так и растительной пищей (диатомовые водоросли родов *Aulacoseira*, *Synedra*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*). Пищевая избирательность коловраток проявляется в том, что они способны активно выбирать в водоёме подходящую пищу определённого размера и качества.

Численность коловраток в озере зависит как от поступления фосфора за предшествующие 16 лет

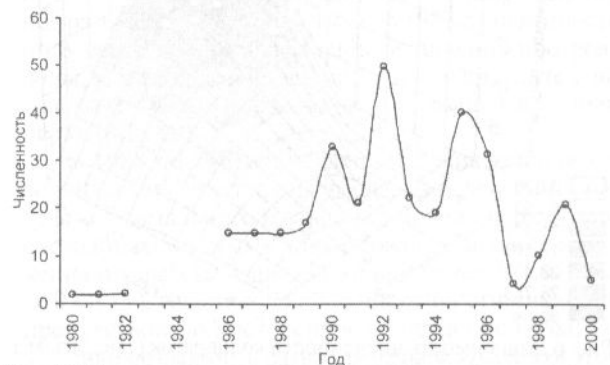


Рис. 5. Межгодовые изменения среднегодовой численности коловраток (тыс. экз./м³)

($r=0,611$; $p<0,01$; $n=17$), циркулирующего в экосистеме и обуславливающего уровень развития доминирующей диатомовой водоросли *A. subarctica*, так и от биомассы бактериопланктона ($r=0,526$; $p<0,05$; $n=17$), которая, в свою очередь, зависит от биомассы отнерестовавшей рыбы ($r=0,658$; $p<0,01$; $n=17$). Также прослеживается тенденция связи численности коловраток с годовым количеством осадков ($r=0,402$; $n=17$). В целом, численность коловраток в озере зависит от содержания основного лимитирующего биогена — фосфора, ежегодно поступающего со стоком (прослеженного по количеству осадков) и общего пула фосфора, циркулирующего в экосистеме (прослеженного по суммарному количеству фосфора, поступившего с отнерестовавшей рыбой за 16 предшествующих лет), в конечном итоге определяющих содержание органического вещества. Анализ зависимости среднегодовой численности коловраток от суммарного поступления фосфора с рыбой и годового количества осадков методом нелинейной оценки показал, что 76% случаев изменения среднегодовой численности данной группы зоопланктона объясняется совместным влиянием указанных факторов (рис. 6).

Коловратки служат достаточно чутким индикатором эвтрофирования. Накопление фосфора в экосистеме сопровождалось увеличением количества взвешенного и растворённого органического вещества и обусловило рост численности коловраток по 1992 г. Сокращение запасов фосфора в 1990-е годы повлекло снижение содержания органического вещества и явилось причиной постепенного сокращения численности данной группы зоопланктона, что подтверждает однонаправленность трендов накопления фосфора и среднегодовой численности коловраток. Со второй половины 1990-х годов происходила постепенная олиготрофизация озера.

Биомасса коловраток в основном определяется биомассой *A. priodonta* и в меньшей степени биомассой *S. oblonga*. Коловратки не входят в состав кормового зоопланктона (кроме аспланхны), но

вследствие их обилия и малой продолжительности жизни имеют немаловажное значение в процессе трансформации органического вещества. В осенний период биомасса коловраток может достигать 30% от общей биомассы зоопланктона. Сезонные изменения численности и биомассы коловраток по видам показывают, что наиболее массовыми по численности являются *K. longispina*, *S. oblonga* и *K. cochlearis*, а по биомассе — *A. priodonta*, *K. longispina*, *S. oblonga* и *K. cochlearis*.

Состояние популяций пелагических кормовых ракообразных

С 1980 по 2000 год наблюдались наиболее значительные изменения в популяциях пелагических ракообразных (*C. scutifer* и *D. longiremis*), обусловленные факторами среды (температура воды, прессы молодки нерки и трофические условия).

C. scutifer. Численность науплиусов возрастала в первой половине 1980-х годов. После достижения максимума в 1985 г. (39,07 тыс. экз./м³) численность постепенно снижалась и в 1990-х годах была либо на среднемноголетнем уровне (7,7 тыс. экз./м³), либо ниже (рис. 7). Численность науплиусов зависит от численности половозрелых циклопов ($R^2=0,653$; $p<0,01$; $n=21$) и, в свою очередь, определяет численность копепоидитных стадий — между численностью науплиусов и численностью копепоидитов существует связь ($R^2=0,795$; $p<0,01$; $n=21$), описываемая логарифмической зависимостью (рис. 8).

Основной пищей циклопов в озере служит аулякозеира (Носова, 1972; Монаков и др., 1972). Статистический анализ показал наличие отрицательной связи среднегодовой биомассы аулякозеиры со среднегодовой численностью как науплиусов ($r=-0,453$; $p<0,05$; $n=21$), так и копепоидитов ($r=-0,489$; $p<0,05$; $n=21$), что свидетельствует об отсутствии пищевого лимитирования у циклопов в фертилизационный и постфертилизационный периоды, хотя в отдельные сезоны пищевое лимитирование могло иметь место. Численность копепоидитов увеличивалась по 1987 г. (максимум науплиусов в 1985 г. дал максимум копепоидитов в 1987 г. — 12,6 тыс. экз./м³).

Плодовитость циклопов возрастала с 1980 по 1982 год (см. рис. 7). Наибольшая плодовитость отмечалась в 1982 г. (18 яиц/♀_{мин}) — через год после первого внесения удобрений. Увеличение плодовитости циклопов в первые два года фертилизации обеспечило нарастание численности популяции. В последующие годы по мере роста численности популяции, несмотря на увеличивавшееся поступление фосфора с удобрениями и рост биомассы аулякозеиры, плодовитость снижалась.

Связи между биомассой аулякозеиры и плодовитостью циклопов не обнаружено, что подтверждает отсутствие лимитирования трофическим фактором в условиях Курильского озера. Зависимость между численностью и плодовитостью циклопов неоднозначна (рис. 9). Снижение плодовитости самок циклопов по мере роста численности популяции с 1982 по 1987 год, возможно, являлось проявлением внутривидового механизма регуляции численности, так как именно в этот период общая численность по-

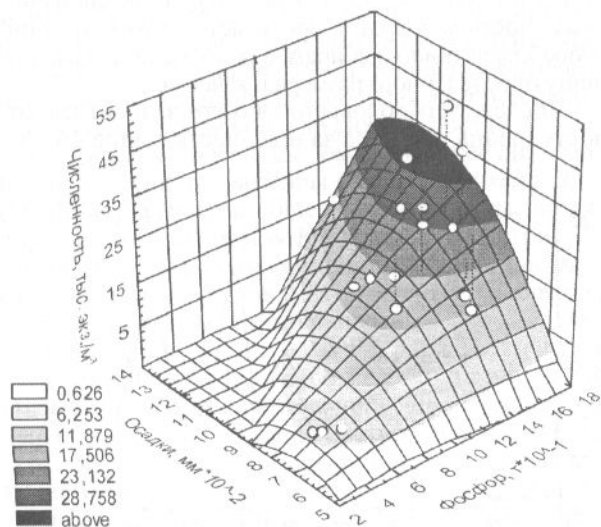


Рис. 6. Зависимость численности коловраток (тыс. экз./м³) от суммарного поступления фосфора за предшествующие 16 лет (τ) и среднегодового количества осадков (мм)

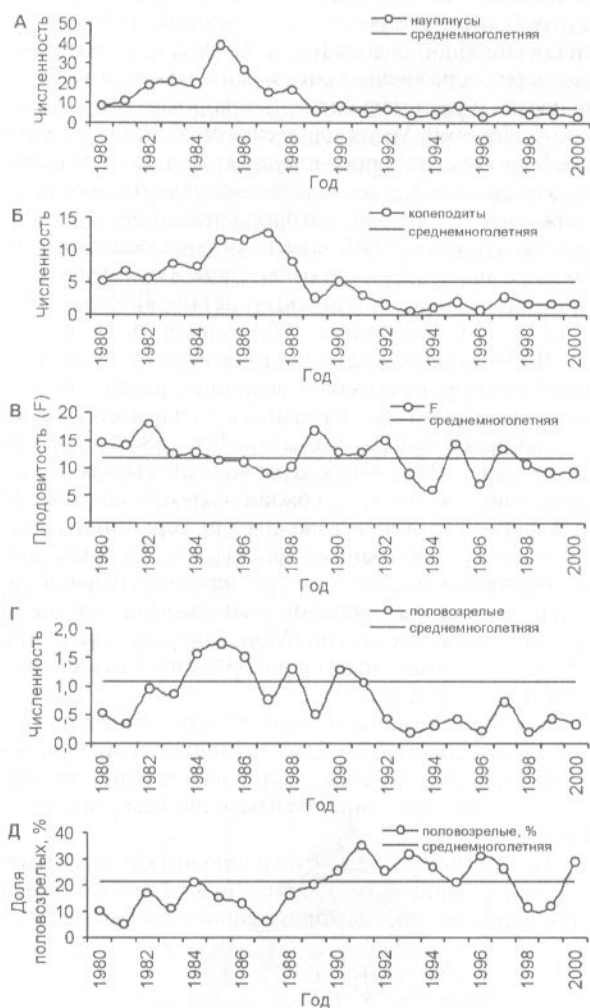


Рис. 7. Изменение основных параметров состояния популяции циклопов в 1980–2000 гг.:

А — среднегодовая численность науплиусов (тыс. экз./м³), Б — среднегодовая численность копеподитов (тыс. экз./м³), В — среднегодовая плодовитость (яиц/♀яиц), Г — среднегодовая численность половозрелых (тыс. экз./м³), Д — доля половозрелых от общей численности копеподитных стадий (%)

пуляции значительно превосходила среднемноголетний уровень (за 51 год наблюдений). При достижении популяцией циклопов максимальной численности в 1987 г., плодовитость снизилась до 9,0 яиц/♀яиц. В целом, с 1980 по 1991 г. наблюдалась обратная корреляция между численностью и плодовитостью ($r = -0,732$; $p < 0,01$; $n = 13$). Плодовитость стала возрастать в 1990-е годы на фоне снижения численности циклопов. С 1992 по 2000 год при численности популяции циклопов гораздо ниже среднемноголетнего уровня (5,1 тыс. экз./м³), величина плодовитости уже прямо коррелировала с численностью популяции ($r = 0,779$; $p < 0,05$; $n = 8$).

Абсолютная численность половозрелых циклопов (рис. 7) на протяжении первой половины 1980-х годов постепенно возрастала до максимума в 1985 г. (1,73 тыс. экз./м³). Во второй половине 1980-х годов началось снижение численности половозрелых осо-

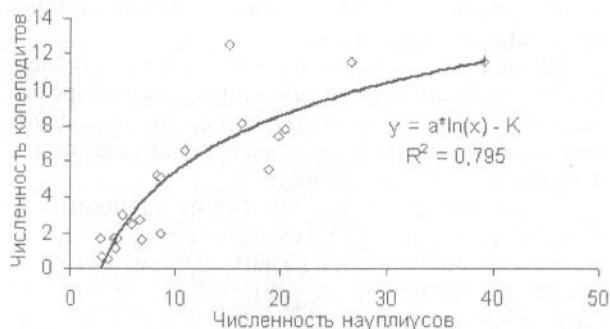


Рис. 8. Связь между численностью науплиусов (тыс. экз./м³) и численностью копеподитов циклопов (тыс. экз./м³)

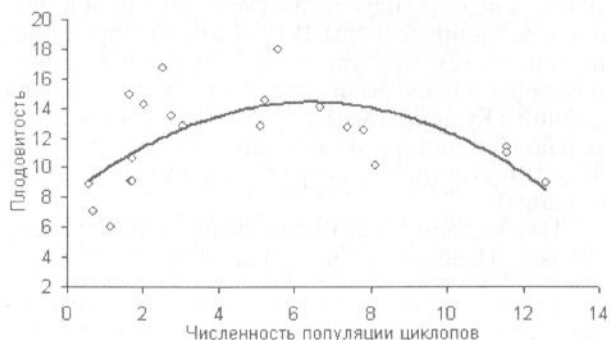


Рис. 9. Связь между численностью популяции циклопов (тыс. экз./м³) и среднегодовой плодовитостью (яиц/♀яиц)

бей, и в 1990-х годах их численность была гораздо ниже среднемноголетней величины в 1,07 тыс. экз./м³. Доля половозрелых циклопов на протяжении 1980-х годов, в целом, была ниже среднемноголетнего уровня в 21%, а с 1990 по 1997 год — выше, что косвенно отражает долю пополнения: наибольшее пополнение популяции циклопов существовало в 1980-е годы, наименьшее — в 1990-е.

Увеличение поступления фосфора и накопление его в экосистеме озера вызвало увеличение продуктивности первого трофического уровня, но не оказало продолжительного положительного влияния на состояние популяции циклопов. На численность популяции циклопов в Курильском озере определяющее влияние оказывают количество нагуливающейся молоди нерки (через выедание) и температура воды, прослеженная по сумме градусо-дней с температурой от 4°C и выше, когда наблюдается более интенсивное развитие циклопов. С 1980 по 1987 г. численность популяции возрастала за счёт увеличения прогрева воды, ускорившего развитие рачков, и сравнительно слабого пресса со стороны нагуливающейся молоди нерки (рис. 10).

С 1988 по 1993 гг. численность циклопов резко снизилась из-за усиления выедания в результате нагула максимального количества молоди нерки (прослеженного по сумме двух смежных заходов, поколения которых нагуливались одновременно в возрасте 0+ и 1+). Восстановлению численности циклопов препятствовало постепенное охлаждение воды, замедлившее скорость развития рачков. Именно в этот период численность циклопов была подорвана и, несмотря на благоприятные трофические условия, в

последующие 1994–2000 гг. популяция находилась в депрессивном состоянии.

D. longiremis. Среднегодовые величины численности популяции дафний, численности половозрелых особей и плодовитости на протяжении двух последних десятилетий характеризовались более высокими значениями в 1980-е годы (рис. 11).

Численность дафний зависит от плодовитости ($r=0,786$; $p<0,001$; $n=21$). Температура воды (определяющая скорость роста и развития) оказывает влияние как на численность дафний ($r=0,685$; $p<0,01$; $n=21$), так и на плодовитость ($r=0,774$; $p<0,001$; $n=21$). С увеличением температуры воды плодовитость возрастает (рис. 12А). В годы с более высокой температурой (1980-е) дафнии интенсивно размножались не только в период гидрологического лета, но и в зимний и весенний периоды. В 1990-е годы в связи с понижением температуры воды, зимняя и весенняя генерации дафний были выражены слабо (популяция дафний в Курильском озере размножается исключительно партеногенетически, самцы в составе популяции отсутствуют и не образуются зимние покоящиеся яйца).

На плодовитость оказывают влияние трофические условия. Наиболее выражена связь плодовитости с

ежегодным поступлением фосфора с отнерестовавшей рыбой (по линейной оценке — $r=0,632$; $p<0,01$; $n=21$, при нелинейной оценке $R^2=0,573$ (рис. 12Б), реализуемая через образование растворённого органического вещества и развитие бактериопланктона, потребляемого дафниями. Увеличение ежегодного поступления фосфора вызывает рост плодовитости до определённого предела, после достижения которого плодовитость снижается. Интересно, что плодовитость данного вида связана отрицательной зависимостью с общим пулом фосфора, циркулирующего в экосистеме, оценённого по заходам за 16 предшествующих лет ($r=-0,550$; $p<0,05$; $n=21$) и соответственно, с биомассой *A. subarctica* ($r=-0,534$; $p<0,05$; $n=21$). Рост биомассы аулякозеиры после некоторой пороговой величины неблагоприятен для дафний, которые избегают слоёв с высокой концентрацией фитопланктона (Fiedler, 1982; Садчиков, Филиппова, 1984). Кладоцеры являются микрофильтраторами, и наличие высокой плотности колониальных форм фитопланктона создаёт серьёзные помехи процессу фильтрации (Сушня, 1975), так как после достижения порогового уровня скорость фильтрации пищи связана обратной зависимостью с концентрацией пищевых частиц (Монаков, Сорокин, 1961), в результате уменьшается накормленность и снижается плодовитость.

Совместное влияние температуры воды и плодовитости, оценённое методом нелинейной оценки, показало, что 74% случаев изменения численности дафний объяснялось комплексным влиянием указанных факторов (рис. 13).

Более слабое влияние на плодовитость оказывает выедание, зависящее от численности потребителей (численность молоди оценивалась по сумме двух



Рис. 10. Межгодовая изменчивость численности копепоидных стадий циклопов (тыс. экз./м³), суммы заходов производителей нерки за 2 смежных года (млн экз.) и суммы градусодней в слое 0–100 м с температурой от 4°C и выше в период 1980–2000 гг.

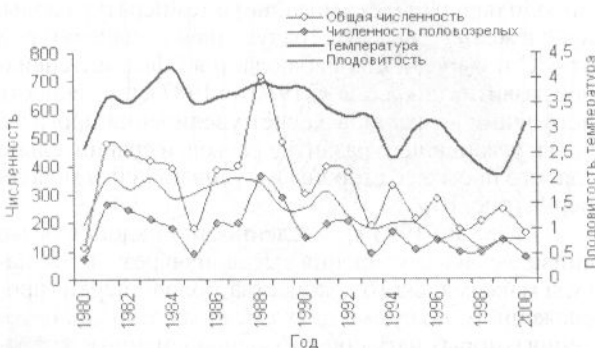


Рис. 11. Межгодовая изменчивость общей численности популяции дафний (экз./м³), численности половозрелых особей (экз./м³), среднегодовой плодовитости (яиц/♀_{инд}) и среднегодовой температуры воды в слое 0–100 м (°C) в период 1980–2000 гг.

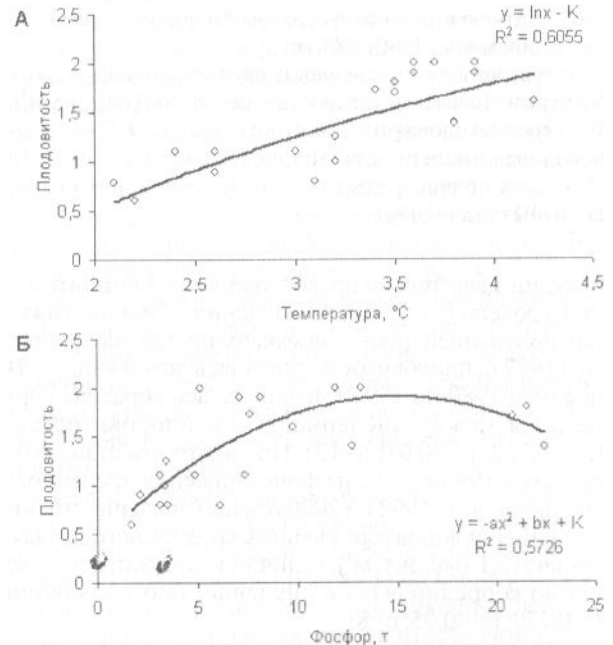


Рис. 12. Влияние среднегодовой температуры воды (°C) в слое 0–100 м (А) и ежегодного поступления фосфора (г) с отнерестовавшей рыбой (Б) на среднегодовую плодовитость дафний (яиц/♀_{инд})

смежных заходов, поколения которых одновременно нагуливались в возрасте 0+ и 1+ ($r=0,496$; $p<0,05$; $n=21$). В рассматриваемый период прослеживалась тенденция влияния численности нагуливающейся молоди на численность дафний ($r=0,459$; $n=21$). Таким образом, в период 1980–2000 гг. численность дафний формировалась в зависимости от температуры воды, плодовитости и пресса молоди нерки; влияние факторов преимущественно нелинейное. При увеличении теплосодержания озера увеличивалась численность зимней и весенней генераций, поэтому высокая среднегодовая численность популяции была характерна для периода 1980-х годов (табл. 2).

В 1990-х годах численность популяции дафний постепенно снижалась. Аналогичная динамика была характерна и для половозрелых особей. Причинами снижения численности послужили как похолодание, так и возрастание пресса молоди нерки. Похолодание обусловило слабую интенсивность размножения (уменьшились как численность половозрелых особей из-за общего сокращения численности популяции, так и плодовитость рачков). Со второй половины 1990-х гг. популяция дафний, как и циклопов, находилась в депрессивном состоянии.

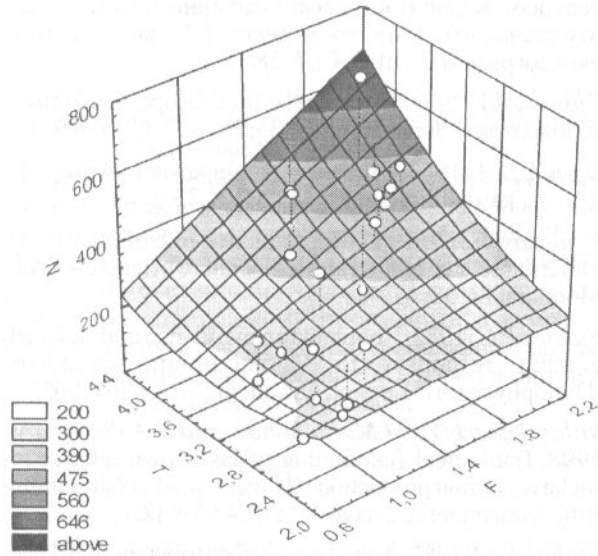


Рис. 13. Влияние температуры воды ($T^{\circ}\text{C}$) и плодовитости (F , яиц/♀_{яич.}) на численность дафний (N , экз./ м^3), оценённое по среднегодовым величинам

Таблица 2. Изменения среднегодовой температуры воды в слое 0–100 м ($T^{\circ}\text{C}$), суммы заходов производителей нерки за смежных два года (Е1Е2), общей численности дафний (N), численности половозрелых особей (N_a) и плодовитости (F) по 5-летиям

Пятилетие	$T^{\circ}\text{C}$	Е1Е2, млн экз.	N , экз./ м^3	N_a , экз./ м^3	F , яиц/♀ _{яич.}
1980–1984 гг.	3,6	2,56	367	193	1,7
1985–1989 гг.	3,7	5,35	430	225	1,8
1990–1994 гг.	3,2	5,47	316	158	1,3
1995–1999 гг.	2,6	2,59	222	113	0,8

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав пелагического зоопланктонного сообщества в Курильском озере зависит от степени прогрева воды, количества нагуливающейся молоди нерки, поступления лимитирующего биогена — фосфора и содержания аллохтонного органического вещества. Существование разнонаправленных тенденций у факторов, влиявших на состав пелагического зоопланктонного сообщества, обусловило особенности динамики основных групп сообщества.

Численность коловраток зависит, в основном, от трофического фактора и определяется общим пулом фосфора, циркулирующего в экосистеме. Усиление пресса молоди в годы высокой численности нерки и снижение температуры воды не оказало отрицательного влияния на численность данной группы, так как коловратки практически не выедаются молодью нерки (за исключением крупной *A. priodonta*), а виды, обитающие в озере, относятся к холодолюбивым.

Внесение удобрений в 1981–1982 гг. послужило пусковым механизмом увеличения плодовитости ракообразных. На плодовитость циклопов (питающихся аулякозеирой) положительное влияние трофического фактора отмечалось в начале 1980-х годов. На плодовитость дафний (питающихся бактериопланктоном и фитопланктоном) влияние трофического фактора было более длительным. Плодовитость дафний определяется среднегодовой температурой воды и биомассой отнерстовавшей рыбы.

Численность пелагических ракообразных со второй половины 1980-х годов контролировалась температурой воды (определяющей скорость развития) и прессом молоди нерки (определяющим элиминацию). Именно снижение температуры воды и увеличение количества нагуливающейся молоди послужили причиной сокращения численности ракообразных.

Увеличение поступления фосфора с поверхностным стоком в результате возрастания количества осадков и рост общего пула фосфора, циркулирующего в экосистеме из-за замедленного водообмена озера, на фоне снижения температуры воды и усиления пресса молоди нерки повлекли перестройку зоопланктонного сообщества: увеличивалась доля микрозоопланктона, не погребляемого рыбами, а доля кормового зоопланктона снижалась. Пелагическое зоопланктонное сообщество в первой половине 1980-х годов характеризовалось как копеподно-ротаторное; с середины 1980-х и по конец 1990-х годов сообщество стало ротаторно-копеподным, но со второй половины 1990-х годов доля коловраток стала снижаться в связи с начавшимся процессом олиготрофизации озера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность своим коллегам по работе: Е.В. Лепской за предоставление данных по биомассе бактериопланктона, В.А. Дубынину — за данные по величине захода и массе тела производителей нерки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банк Т.В. 2000. Видовой состав и сезонная динамика численности пелагических коловраток оз. Куриль-

- ского // Тез. докл. обл. научно-практ. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г.). С. 36.
- Галковская Г.А. 1987. Обеспеченность пищей как регулятор скорости питания и продуцирования коловраток // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 165. С. 157–173.
- Косова А.А. 1961. Вычисленные веса некоторых форм зоопланктона низовьев дельты Волги // Тр. Астраханск. заповедника. Вып. V. С. 151–158.
- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 697 с.
- Миловская Л.В. 1988. Влияние фертилизации на популяционные показатели *Daphnia longiremis* Sars в озере Курильском // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 50–57.
- Миловская Л.В. 2000. Роль 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.). С. 92–98.
- Миловская Л.В. 2002. Характеристика гидрометеорологических условий и поступления фосфора в Курильское озеро в 1980–2000 гг. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 19–26.
- Миловская Л.В., Дубынин В.А. 1999. Тенденции в изменении рыбопродуктивности Курильского озера // Тез. докл. обл. научно-практ. конф. «Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки» (Петропавловск-Камчатский, 10–12 июня 1999 г.). С. 73–74.
- Монаков А.В., Носова И.А., Сорокин Ю.И. 1972. О питании *Cyclops scutifer* // Бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 13 (16). С. 27–31.
- Монаков А.В., Сорокин Ю.И. 1961. Количественные данные о питании дафний // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. Вып. 4(7). С. 251–261.
- Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.: Наука, 327 с.
- 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. 1988. Биология и динамика численности *Daphnia longiremis* Sars в озере Курильском // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток: ТИНРО. С. 38–50.
- Пономарёв В.П., Тарасов В.И., Минятов В.К. 1986. Водный баланс озера Курильского // Комплексные исследования озера Курильского (Южная Камчатка). Владивосток: Изд-во Дальневост. гос. ун-та. С. 51–67.
- Селифоносов М.М. 1975. Промысел и воспроизводство красной бассейна р. Озерной // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 23 с.
- Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. 1984. Питание некоторых эпилимниальных ветвистоусых раков мезотрофного озера // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 8. С. 60–68.
- Сорокин Ю.И., Мордохай-Болтовская Э.Ф. 1962. Изучение питания коловраток *Asplanchna* с помощью C^{14} // Бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР. Вып. 12. С. 17–20.
- Суцены Л.М. 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 208 с.
- Уколова Т.К., Свириденко В.Д. 2002. Межгодовая динамика кислорода и биогенов в оз. Курильское в 1980–2000 гг. Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 6. С. 7–18.
- Эрман Л.А. 1956. О качественной стороне питания коловраток // Зоол. журн. Т. 35. Вып. 7. С. 965–971.
- Эрман Л.А. 1963. Питание коловраток // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 23 с.
- Edmondson W.T. 1965. Reproductive rate of planctonic rotifers as related to food and temperature in nature // Ecol. Monographs. 35: 61–111.
- Fiedler P.C. 1982. Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae) // Limnol. Oceanogr. 27(5): 961–965.
- Milovskaya L.V., M.M. Selifonov, and S.A. Synyakov. 1998. Ecological functioning of lake Kuril relative to sockeye salmon production // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. Vancouver, Canada. N. 1. P. 434–442.
- Laxhuber M. 1987. Abundance and distribution of pelagic rotifers in a cold deep oligotrophic alpine lake (Konigssee) // Hydrobiologia. V. 147. P. 189–196.
- Pennak R.W. 1953. Freshwater invertebrates of United States. N.Y., 769 p.