

УДК 597–153:591.524.12

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ В ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕ В 2006 Г.

Л. А. Базаркина



На основании анализа сезонной и многолетней динамики численности и биомассы планктонных организмов дана оценка обеспеченности пищей молоди нерки, нагуливающейся в пелагиали озера. Установлено, что в 2006 г. оз. Азабачье располагало большими недоиспользованными запасами кормового зоопланктона, что было обусловлено как повышением биомассы планктонных ракообразных, так и снижением численности рыб-планктонофагов.

L. A. Bazarkina. Trophic interactions between hydrobionts in the pelagial of Azabachye Lake in 2006 // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 11. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2008. P. 32–41.

Food supply of juvenile sockeye salmon foraging in the pelagial of the lake has been characterized on the base of analysis of seasonal and long-term dynamics of abundance and biomass of plankton organisms. It has found that in 2006 the Azabachye Lake comprised a sufficient resource of forage zooplankton underexploited on the reason of occurring number decrease of plankton-eating fishes and biomass increase of plankton crustaceans.

Озеро Азабачье является нагульно-нерестовым водоемом одного из крупнейших азиатских стад нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.), которое по численности уступает только популяции оз. Курильское (Остроумов, 1972; Бугаев, 1995). Здесь проходит пресноводный период жизни как местной молоди нерки, так и молоди популяций притоков нижнего течения р. Камчатка, мигрирующей в озеро сеголетками (Бугаев, 1981). Нерка в течение двух–трех лет жизни в пелагиали озера питается преимущественно планктонными ракообразными (Белоусова, 1974; Bazarkina, Travina, 1994; Бугаев, 1995).

Сообщество планктонных ракообразных пелагиали оз. Азабачье представлено небольшим количеством форм, характерных для северных озер. Из Соперода здесь присутствуют *Cyclops scutifer* Sars и *Eurytemora kurenkovi* Borutzky, из Cladocera — *Daphnia galeata* Sars и *Leptodora kindti* Focke.

Численность планктонных ракообразных в оз. Азабачье регулируют количество нагуливающейся в пелагиали озера молоди нерки и уровень развития «кормового» фитопланктона. По современным данным, планктонная альгофлора оз. Азабачье представлена 73 таксонами, относящимися к 4 отделам (Bacillariophyta, Cyanophyta, Pigrophyta, Chlorophyta) (Лепская, 2000).

Одним из не менее важных факторов, определяющих обеспеченность пищей нерки в пресноводный период, является присутствие в оз. Азабачье других рыб-планктонофагов. Наиболее существенным пищевым конкурентом молоди нерки в озере

является трехглазая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) (Бугаев и др., 2004).

Цель настоящей работы — оценить кормовые условия молоди нерки, нагуливающейся в пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили результаты анализа гидробиологических съемок, выполненных автором с сотрудниками КамчатНИРО С.А. Петровым, Г.В. Базаркиным и В.Ф. Бугаевым в глубоководной части пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

Работы проводили на постоянной станции. В каждую дату наблюдений измеряли температуру воды на горизонтах 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 33 (34, 35, 36) м глубоководным термометром в летне-осенние месяцы — прозрачность воды диском Секки. Гидрохимические и фитопланктонные пробы отбирали 4-литровым батометром Молчанова с глубин 0, 5, 10, 20, 33 (34, 36) м в апреле–октябре один раз в месяц. Тотальные пробы планктона собирали сетью Джеди (диаметр входного отверстия 18 см, газ № 67) один раз в месяц в апреле, мае и ноябре; ежедекадно — в июне–октябре. Рыб отлавливали в июле–августе в поверхностном слое пелагиали озера (0–5 м) с наступлением сумерек с двух катеров «Обь» в течение 5–7 минут (средняя скорость — 9 км/ч). Орудием лова служил близнецовый трал, изготовленный из капроновой дели (ячей — 4×4 мм, входное отверстие — 1,0×1,3 м).

Определение концентрации минеральных форм азота и фосфора было выполнено В.Д. Свириден-

ко, согласно «Руководству по химическому анализу вод суши» (Алекин и др., 1973). Анализ видового состава и численности планктонных водорослей, собранных батометром, был проведен Е.В. Лепской по стандартным методам (Сорокин, Павельева, 1972; Диатомовые водоросли СССР, 1974).

Сетные планктонные пробы обрабатывали под микроскопом МБС-9 в камерах Богорова и Горяева, согласно рекомендациям, приведенных в литературе (Киселев, 1956; Методика изучения биогеоценозов ..., 1975). В популяциях Copepoda отдельно учитывали науплиусов и копеподитов I–VI стадий, в том числе и взрослых особей (самцов, самок с прикрепленными сперматофорами, яйценосных и яловых); у Cladocera — молодых особей, яйценосных самок, самок без яиц и с эфиппимами, самцов. При этом просчитывали яйца в яйцевых мешках самок веслоногих ракообразных и в выводковых камерах кладоцер.

Биомассу планктонных организмов рассчитывали как произведение их численности на средний вес одного экземпляра. Средние значения массы тела коловраток были заимствованы из таблиц, приведенных И.А. Киселевым (1956) в книге «Жизнь пресных вод СССР», средний вес яиц и науплиусов циклопов — из работы С.П. Белоусовой (1970). Среднюю массу тела копеподитов Copepoda и особей Cladocera определяли по зависимости: $\omega = ql^b$, где ω — масса тела рачков (мг); l — длина тела (мм); q и b — эмпирические константы для каждого отдельного вида (Балушкина, Винберг, 1979).

Выловленную рыбу просчитывали по видам и возрасту. В работе, согласно идентификации локальных стад и группировок нерки бассейна р. Камчатка, локальное стадо нерки оз. Азабачье обозначено как «стадо А», а мигранты нерки в озере из притоков нижнего течения р. Камчатка — «группировка Е» (Бугаев, 1986).

Оценку обеспеченности пищей нерки в пресноводный период проводили, исходя из численности нагуливающейся нерки в пелагиали озера и величин суточных рационов рыб, рассчитанных по методу Е.М. Крохина (1957). Количество молоди нерки, одновременно нагуливающейся в пелагиали водоема, определяли по индексам численности (Бугаев, Базаркина, 2007). При этом использовали неопубликованные данные авиаучетов заполнения нерестилищ неркой бассейна оз. Азабачье и притоков нижнего течения р. Камчатка, проведенных А.В. Масловым в 2004–2005 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика популяций пелагического планктона

Сетной фитопланктон пелагиали оз. Азабачье в 2006 г., как и в предшествующие 1981–2005 гг., был представлен в основном диатомовыми водорослями, среди которых доминировали *Aulacoseira subarctica* и *Synedra ulna*. В летне-осенние месяцы в небольшом количестве встречались *Asterionella formosa*, *Cyclotella* sp., *Diatoma hiemale*, *Fragilaria* — complex, *Tabellaria fenestrata*, *Rhizosolenia* sp. и *Stephanodiscus alpinus*.

В период ледостава общее количество Bacillariophyta не превышало 10 кл./л (табл. 1). В первой декаде июня после вскрытия водоема атомное соотношение минеральных форм азота (N) и фосфора (P) в эвфотической зоне (N:P=17:1) было близким к оптимальному для развития диатомовых водорослей (N:P=13:1) (Schindler, 1978), тем не менее активная вегетация Bacillariophyta началась во второй декаде месяца, когда температура воды в фотическом слое озера возросла от 2,4 до 5,4°C.

В 2006 г. летний пик ведущей по численности *A. subarctica* наблюдали в первой декаде июля, однако его величина — 18 тыс. кл./л — была значительно ниже среднемноголетнего значения этого показателя за 1981–2005 гг. (180 тыс. кл./л), что, вероятно, было обусловлено появлением дефицита минерального фосфора для диатомовых водорослей (N:P=65:1) (Redfield, 1958; Golwin, Florczyk, 1983/84).

В августе, на фоне повышения температуры воды от 16,3 до 19,2°C и снижения атомного соотношения минерального азота к фосфатам от 60 до 9, в эвфотической зоне водоема численность Bacillariophyta была минимальной (менее 2 тыс. кл./л). Однако сложившиеся в августе гидрологические и гидрохимические условия оказались благоприятными для развития колониальных Cyanophyta родов *Microcystis* sp. и *Gloeocapsa* sp., количество которых в первой декаде сентября превышало 3 млн кол./л (табл. 1).

Со второй половины октября при охлаждении поверхностных вод от 8,5 до 6,0°C колонии цианобактерий в сетном планктоне пелагиали озера не встречались. При этом произошло многократное увеличение численности *Aulacoseira* и *Synedra* — от 14 до 83 тыс. кл./л, чему, вероятно, способствовало обогащение вод фотического слоя биогенами по завершении полной циркуляции водных масс в первой декаде ноября. Среди Bacillariophyta, по-прежнему, доминировала *A. subarctica* (табл. 1).

В 2006 г. средняя численность диатомовых водорослей за летне-осенние месяцы составляла 12 тыс. кл./л, что было выше этой величины за 2005 г.

Таблица 1. Видовой состав и численность сетного фитопланктона в пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

Вид	Bacillariophyta, кл./л									Cyanophyta, кол./л			
	<i>Asterionella</i>	<i>Aulacoseira</i>	<i>Cyclotella</i>	<i>Diatoma</i>	<i>Fragilaria</i>	<i>Tabelaria</i>	<i>Rhizosolenia</i>	<i>Stephanodiscus</i>	<i>Synedra</i>	Всего	<i>Microcystis</i>	<i>Gloeocapsa</i>	Всего
Дата													
07.04	0	2	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0
03.05	0	8	0	0	0	0	0	0	1	9	0	0	0
10.06	0	162	0	0	0	9	0	58	30	259	0	0	0
18.06	0	2436	0	0	0	0	0	130	130	2696	0	0	0
29.06	0	7014	0	3	42	0	0	320	250	7629	0	0	0
08.07	0	17542	0	0	0	108	0	90	630	18370	0	0	0
16.07	0	16184	0	0	0	0	0	0	820	17004	0	0	0
26.07	0	9560	0	0	58	0	0	0	580	10198	0	0	0
08.08	0	2023	167	0	0	12	0	0	290	2492	76800	0	76800
16.08	0	1620	0	0	0	0	0	0	230	1850	1596000	2660	1598660
25.08	0	1620	0	0	0	0	0	120	230	1970	2298000	3830	2301830
09.09	120	2023	0	0	0	0	170	0	120	2433	3200000	4630	3204630
19.09	0	2436	0	0	0	0	0	0	232	2668	1400000	1300	1401300
29.09	0	4872	0	0	2780	0	0	0	348	8000	690000	450	690450
10.10	0	6070	0	0	0	0	0	0	434	6504	412700	700	413400
20.10	0	13150	0	0	0	0	0	0	940	14090	0	0	0
04.11	0	81930	0	0	0	0	0	0	1373	83303	0	0	0
Среднее													
VI–XI	8	11243	11	0	1863	9	11	48	442	11964	644900	905	645805

(7 тыс. кл./л), но в 10 раз ниже среднееголетнего значения этого показателя за 1981–2005 гг. (125 тыс. кл./л).

Сообщество Rotatoria пелагиали оз. Азабачье в 2006 г. состояло из *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Filinia* sp., *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Notholca caudata*, *Polyarthra* sp., *Synchaeta pectinata* и *Trichocerca capucina*.

В период ледостава в пелагиали водоема присутствовали *A. priodonta*, *K. longispina*, *K. cochlearis*, *K. quadrata* и *Filinia* sp. Количество коловраток не превышало 3 тыс. экз./м³ (табл. 2), 10% особей от общей численности были яйценосными.

В первой декаде июля 2006 г., когда температура поверхностного слоя водоема достигла 12,8°C, начали развиваться летне-осенние формы коловраток: *C. unicornis*, *N. caudata*, и *T. capucina*. Другие теплолюбивые виды (*Polyarthra* sp. и *S. pectinata*) присутствовали в планктоне озера только в сентябре.

В летние месяцы у всех видов Rotatoria происходило интенсивное размножение, доля яйценосных особей составляла 30–40%. В первой декаде августа количество коловраток достигло максимума — 68 тыс. экз./м³ (табл. 2). Пик численности (96%) формировали мелкие коловратки (0,3–0,4 мкг): *Conochilus*, *Kellicottia*, *Keratella*. Наибольшая величина биомассы Rotatoria (250 мг/м³) в третьей декаде июля совпадала с массовым развитием *As-*

planchna, вклад которой в общую биомассу в это время составлял 92%.

Средние значения общей численности (23 тыс. экз./м³) и общей биомассы коловраток (35 мг/м³) за летне-осенние месяцы 2006 г. оказались самыми низкими за последние пять лет наблюдений.

Во все сезоны 2006 г., как и в предшествующие годы, в планктоне пелагиали оз. Азабачье присутствовал *C. scutifer*. Развитие *E. kurenkovi*, *D. galeata* и *L. kindti* проходило в летне-осенние месяцы.

В период ледостава популяция *C. scutifer* была представлена науплиусами и копеподитами I–V стадий, среди которых преобладали циклопы III–IV копеподитных стадий (табл. 3). В феврале–апреле копеподиты V стадии в планктоне озера отсутствовали, так как мигрировали в ил и находились в состоянии диапаузы (Базаркина, 1993). Реактивация циклопов началась в мае при температуре воды в придонном слое водоема, равной 2,6°C. В это время количество *C. scutifer* в среднем составляло 58 тыс. экз./м³, а их биомасса — 0,5 г/м³.

После вскрытия озера по мере прогрева водной толщи пелагиали озера от 2,8 до 6,3°C циклопы достигли половой зрелости. В третьей декаде июня в планктоне появились науплиусы *E. kurenkovi*, молодые особи *D. galeata* и *L. kindti* (табл. 4–6). В первой декаде июля, при температуре водных масс водоема, равной 8,4°C, в популяциях *C. scutifer* и *Cladocera* начался период раз-

Таблица 2. Численность (экз./м³) Rotatoria в пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

Вид	Дата								
	07.04	03.05	10.06	18.06	29.06	08.07	16.07	26.07	08.08
1. <i>Asplanchna priodonta</i>	0	60	350	740	850	1050	1370	11560	1450
2. <i>Conochilus unicornis</i>	0	0	0	0	0	0	1370	7230	14450
3. <i>Filinia</i> sp.	0	100	100	100	250	750	370	0	0
4. <i>Kellicottia longispina</i>	450	1200	1900	2610	5010	6700	9560	20230	15900
5. <i>Keratella cochlearis</i>	700	280	400	1000	3340	3700	5460	8670	4340
6. <i>Keratella quadrata</i>	200	120	350	180	1670	1900	6830	10020	30350
7. <i>Notholca caudata</i>	0	0	0	0	0	650	950	1100	1450
8. <i>Polyarthra</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9. <i>Synchaeta pectinata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10. <i>Trichocerca capucina</i>	0	0	0	0	0	360	150	100	0
Всего	1350	1760	3100	4630	11120	15110	26060	58910	67940

Продолжение таблицы 2

Вид	Дата								Среднее VI–XI
	16.08	25.08	09.09	19.09	29.09	10.10	20.10	04.11	
1. <i>Asplanchna priodonta</i>	700	700	60	60	20	0	0	0	11261
2. <i>Conochilus unicornis</i>	2890	2320	2320	580	0	0	0	1450	1297
3. <i>Filinia</i> sp.	0	0	0	0	2610	2340	1450	950	595
4. <i>Kellicottia longispina</i>	14030	13860	5220	4640	4350	3750	2890	2890	7569
5. <i>Keratella cochlearis</i>	1200	100	580	1740	1470	6150	7230	1340	3115
6. <i>Keratella quadrata</i>	17120	12410	8700	9860	5220	4150	2890	1340	7533
7. <i>Notholca caudata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	277
8. <i>Polyarthra</i> sp.	0	0	2320	580	0	0	0	0	193
9. <i>Synchaeta pectinata</i>	0	0	4640	2320	4350	0	0	0	754
10. <i>Trichocerca capucina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	41
Всего	35940	29390	23840	19780	18020	16390	14460	7970	22634

множения. За генеративный период абсолютная плодовитость самок циклопов изменялась от 29 до 15 яиц. В начале периодов размножения среднее количество яиц на одну яйценосную самку у *D. galeata* было равно 4, у *L. kindti* — 2. В конце генеративных периодов (сентябрь) самки обеих популяций вынашивали по 1 яйцу.

Особи *Eurytemora* в течение июля–августа прошли развитие от I до V копепоидитной стадии. С середины сентября популяция вида состояла только из половозрелых особей (табл. 4).

Массовый выход науплиусов *C. scutifer* в 2006 г. был отмечен в первой декаде августа, а в первой декаде сентября их количество достигло максимума — 155 тыс. экз./м³ (табл. 3). Через декаду последовал пик численности циклопов нового поколения (204 тыс. экз./м³).

В сентябре в популяции *C. scutifer* завершился период размножения, а в популяциях *D. galeata* и *L. kindti* появились самцы. В октябре у ветвистоусых рачков началось образование зимних яиц. В ноябре копепоидиты циклопов, появившиеся в конце августа, достигли IV стадии развития; популяция дафний состояла, в основном, из эфиппальных самок (табл. 3, 5).

В течение 2006 г. *C. scutifer* имел два максимума биомассы (табл. 7). Осенний пик (2,0 г/м³) соответствовал максимуму численности копепоидитов нового поколения, летний (1,9 г/м³) — максимальной массе тела рачков, за счет взрослых особей, составляющих основную часть популяции.

Максимумы биомассы популяций *E. kurenkovi*, *D. galeata* и *L. kindti* (45 мг/м³, 250 мг/м³ и 410 мг/м³, соответственно) в первой декаде августа (табл. 7) совпадали с датами наибольшей численности указанных видов.

В 2006 г., как и в предшествующие годы, ведущим по численности и биомассе видом ракообразных был *C. scutifer* (табл. 7, 8). Характерная особенность состояния популяций зоопланктонных организмов в 2006 г. — последовательное повышение численности и биомассы популяций *Copepoda*, по сравнению с 2005 г., до величин, превышающих среднееголетние значения за 1981–2005 гг., и снижение плотности популяций *Cladocera* и *Rotatoria*. Но если количество ветвистоусых рачков сохранялось на уровне среднееголетних показателей за 1981–2005 гг., то численность коловраток оказалась в несколько раз ниже среднееголетних значений.

Таблица 3. Численность (экз./м³) *Cyclops scutifer* в пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

Стадия развития, пол	Дата								
	07.04	03.05	10.06	18.06	29.06	08.07	16.07	26.07	08.08
Науплиусы	47000	33600	29000	10400	330	0	0	870	21100
Копеподиты: I	920	3650	10300	7240	0	0	0	0	0
II	1260	2600	3340	3230	100	0	0	0	0
III	4800	3150	2700	4180	3180	0	0	0	0
IV	13520	10850	9400	8120	10680	9240	6830	0	0
V	0	3700	24800	35250	30350	23160	9650	0	0
Всего копеподитов	20500	23950	50540	58020	44310	32400	16480	0	0
♂	0	0	0	260	16290	12560	10880	10980	8380
♀	0	0	0	0	100	3600	7100	14740	5780
♀ ov (F)	0	0	0	0	0	3400(28,8)	12020(29,1)	16180(22,4)	18500(20,2)
Всего взрослых особей	0	0	0	260	16390	19560	30000	41900	32660
Итого	67500	57550	79540	68680	61030	51960	46480	42770	53760

Продолжение таблицы 3

Стадия развития, пол	Дата									Среднее VI–XI
	16.08	25.08	09.09	19.09	29.09	10.10	20.10	04.11		
Науплиусы	52020	102400	144980	134840	75250	67570	51790	48020	49238	
Копеподиты: I	0	1160	5800	54220	37180	11560	5100	470	8869	
II	0	0	1740	13340	44920	50910	27125	5900	10040	
III	0	0	0	1740	30220	39360	46700	37210	11019	
IV	0	0	0	0	0	12890	37570	41330	9071	
V	0	0	0	0	0	0	0	0	8214	
Всего копеподитов	0	1160	7540	69300	112320	114720	116495	84910	47213	
♂	1510	1270	400	290	0	0	0	0	4188	
♀	5490	1500	990	460	260	0	0	0	2668	
♀ ov (F)	3900(17,1)	1850(16,7)	520(15,6)	170(14,5)	0	0	0	0	3769(20,6)	
Всего взрослых особей	10900	4620	1910	920	260	0	0	0	10625	
Итого	62920	108180	154430	205060	187830	182290	168285	132930	107076,3	

Примечание. ♀ov — яйценозные самки, F — абсолютная плодовитость самок (шт.)

Таблица 4. Численность (экз./м³) *Eurytemora kurenkovi* в пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

Стадия развития, пол	Дата													Среднее VI–XI
	29.06	8.07	16.07	26.07	8.08	16.08	25.08	9.09	19.09	29.09	10.10	20.10	4.11	
Науплиусы	100	200	1150	900	700	0	0	0	0	0	0	0	0	246
Копеподиты: I–III	0	0	170	500	800	280	100	0	0	0	0	0	0	154
IV–V	0	0	0	290	830	940	490	200	0	0	0	0	0	229
Всего копеподитов	0	0	170	790	1630	1220	590	200	0	0	0	0	0	383
♂	0	0	0	0	0	0	100	190	280	140	60	20	0	66
♀	0	0	0	0	0	0	0	0	100	200	200	200	190	74
Всего взрослых особей	0	0	0	0	0	0	100	190	380	330	260	220	190	139
Итого	100	200	1320	1690	2330	1220	690	390	380	330	260	220	190	760

Таблица 5. Численность (экз./м³) *Daphnia galeata* в пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

Стадия развития, пол	Дата													Среднее VI–XI
	29.06	08.07	16.07	26.07	08.08	16.08	25.08	09.09	19.09	29.09	10.10	20.10	04.11	
Молодь	100	300	500	1160	1160	1360	1730	600	230	0	0	0	0	549
♀	50	200	600	1450	4340	2460	3470	1750	1330	870	600	430	0	1350
♀ov	0	100	300	1160	5200	4800	3160	1520	1400	740	290	0	0	1436
F	0	2,8	4,9	4,7	3,1	2,2	2,1	1,7	1,5	1,0	0	0	0	2,7
♂	0	0	0	0	0	0	0	0	120	1220	1590	870	150	304
♀eph	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	150	150	580	68
Всего взрослых особей	50	300	900	2610	9540	7260	6630	3270	2850	2830	2630	1450	730	3158
Итого	150	600	1400	3770	10700	8620	8360	3870	3080	2830	2630	1450	730	3707

Примечание. ♀ov — яйценозные самки, F — абсолютная плодовитость самок (шт.), ♀eph — эфиппальные самки

Таблица 6. Численность (экз./м³) *Leptodora kindti* в пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

Дата	Стадия развития, пол					Всего взрослых особей	Итого
	Молодь	♀	♀ov (F)	♂	♀eph		
29.06	10	0	0	0	0	0	10
8.07	30	20	10 (2,0)	0	0	30	60
16.07	120	100	100 (2,0)	0	0	200	320
26.07	160	220	140 (2,0)	0	0	360	520
8.08	100	390	180 (1,0)	0	0	570	670
16.08	70	150	180 (1,0)	0	0	330	400
25.08	20	120	90 (1,0)	0	0	210	230
9.09	10	100	80 (1,0)	30	0	210	220
19.09	0	60	60 (1,0)	40	0	160	160
29.09	0	30	60 (1,0)	60	0	150	150
10.10	0	20	0	100	30	150	150
20.10	0	10	0	30	70	110	110
4.11	0	0	0	10	10	20	20
Среднее VI–XI	40	94	69 (1,3)	21	8	192	232

Примечание. ♀ov — яйценосные самки, F — абсолютная плодовитость самок (шт.), ♀eph — эфиппильные самки

Таблица 7. Биомасса зоопланктонных организмов (мг/м³) в пелагиали оз. Азабачье в 2006 г.

Дата	<i>Cyclops scutifer</i>	<i>Eurytemora kurenkovi</i>	<i>Daphnia galeata</i>	<i>Leptodora kindti</i>	Copepoda+ Cladocera	Rotatoria	Итого
7.04	471,4	0	0	0	471,4	0,4	471,9
3.05	525,9	0	0	0	525,9	1,7	527,6
10.06	1267,1	0	0	0	1267,1	7,9	1274,9
18.06	1594,9	0	0	0	1594,9	16,0	1610,9
29.06	1973,3	0,5	2,3	0,4	1976,0	20,2	1996,2
8.07	1815,4	0,9	10,2	23,0	1849,5	28,1	1877,7
16.07	1805,7	13,7	25,2	163,2	2007,8	38,6	2046,4
26.07	1874,1	25,7	71,6	275,2	2246,6	250,4	2496,9
8.08	1513,8	44,8	246,1	412,4	2217,1	57,3	2274,5
16.08	549,4	32,3	215,5	269,7	1066,9	26,6	1093,5
25.08	334,2	20,3	200,6	160,7	715,9	24,1	740,0
9.09	312,0	17,0	96,8	151,7	574,4	22,0	596,4
19.09	710,5	16,4	83,2	112,2	922,3	14,4	936,7
29.09	1313,6	14,2	76,4	103,3	1507,5	18,1	1525,6
10.10	1648,9	11,2	71,0	78,6	1809,7	5,3	1815,0
20.10	2008,9	9,5	42,1	73,1	2133,5	4,6	2138,1
4.11	1713,8	8,2	21,2	12,1	1755,2	2,7	1757,9
Среднее VI–XI	1362,4	17,6	89,4	141,2	1610,6	35,4	1646,0

Таблица 8. Среднемноголетние и среднегодовые значения численности (экз./м³) зоопланктонных организмов за летне-осенние месяцы 1981–2005 и 2001–2006 гг. в пелагиали оз. Азабачье

Вид	Год						
	1981–2005**	2001*	2002*	2003*	2004*	2005*	2006*
Сорепода							
<i>C. scutifer</i>	82460	135500	154800	93800	62700	93000	106740
<i>E. kurenkovi</i>	630	790	910	520	370	540	760
Cladocera							
<i>D. galeata</i>	3900	2980	3810	1460	2660	5050	3700
<i>L. kindti</i>	230	170	250	90	180	340	230
Всего	87220	139440	159770	95870	65910	98930	111430
Rotatoria	60090	28820	39270	49500	79830	26870	22630
Итого	147310	168260	199040	145370	145740	125800	134060

Примечание. * — среднегодовые значения, ** — среднемноголетние значения

Обеспеченность пищей планктонных ракообразных и молоди нерки в пелагиали озера

Предпочитаемой пищей *C. scutifer*, *E. kurenkovi* и *D. galeata* являются диатомовые водоросли *Aulacoseira subarctica* и *Stephanodiscus*-complex, а типичного хищника *L. kindti* — молодь дафний (Лепская, 2000; Базаркина, 2004).

Видовой состав и плотность «кормового» фитопланктона зависит от содержания в водах озера биогенных элементов, главным образом минерального азота и фосфатов (Базаркина, 2002). Значительный приток азота и фосфора в эвфотическую зону водоема происходит в период половодья с поверхностным стоком и из бентали озера по завершении полных циркуляций водных масс в начале лета и осенью. Поступление биогенных элементов с трупами нерки, погибшей после нереста, невелико даже в годы переполнения нерестилищ. Уникальным источником биогенных элементов для оз. Азабачье является пепел, выпадающий на водосбор и непосредственно на акваторию водоема при извержении вулканов Ключевской группы (Базаркина, 2004).

Так, в результате пеплопада, вызванного извержением вулкана Безымянный 9 мая 2006 г., произошло раннее вскрытие озера (6 июня) и пополнение водной толщи водоема биогенными веществами до концентраций, оптимальных для развития *Vacillariophyta*. В первой декаде июня, при температуре воды 2,4°C и атомном соотношении N:P=17:1 в фотическом слое, в планктоне, собранном батометром, был отмечен пик численности *S. cf. minutulus* (730 кл./мл). По данным как батометрических, так и сетных проб, активная вегетация *A. subarctica* началась во второй декаде июня (табл. 1), когда температура воды в эвфотической зоне возросла до 5,4°C.

В результате потребления фосфатов многочисленным *S. cf. minutulus* в июне, летний пик «цветения» *A. subarctica* в первой декаде июля оказался невысоким (17540 кл./л), а во второй половине августа, когда поверхностный слой озера прогрелся до 20,6°C, количество *Aulacoseira* упало до минимума (1620 кл./л) (табл. 1). Столь высокий прогрев эпилимниона водоема способствовал массовому развитию колониальных *Cyanophyta* (*Microcystis* sp. и *Gloeocapsa* sp.).

Надежным критерием пищевой ценности определенного вида корма для ракообразных является способность этого кормового объекта обеспечить рост и размножение рачков. Известно, что реакция рождаемости ракообразных на изменение трофи-

ческих условий происходит не мгновенно, а с некоторой задержкой (Матвеев, 1983). По нашим расчетам, интервал времени между максимальными значениями численности кормовых организмов и общего количества яиц в популяции циклопов (одного из показателей рождаемости), в среднем, составляет 30 дней, для дафний — 10 суток. Эти сроки по продолжительности равны времени развития яиц первой кладки у самок *C. scutifer* и *D. galeata*, соответственно (Базаркина, 2004).

На основании исследований состава пищи *C. scutifer* оз. Азабачье, проведенных в 80-е годы 20-го столетия, установлено, что единичные клетки *A. subarctica* начинают встречаться в кишечниках рачков, когда численность этой водоросли в планктоне водоема превышает 60 тыс. кл./л (Базаркина, 2004). Среднее количество клеток *Aulacoseira* за генеративный период *C. scutifer* в 2006 г. составляло 7 тыс./л, что было недостаточным для воспроизводства популяции. В таком случае, взрослые *C. scutifer* могли использовать в качестве пищи беспанцирных коловраток (Базаркина, 2004).

При сопоставлении количества яиц в популяции *C. scutifer* с численностью *S. alpinus*, *S. cf. minutulus* и биомассой беспанцирных *Rotatoria* было обнаружено, что основной пищей взрослых рачков в летне-осенние месяцы 2006 г. служили беспанцирные коловратки: *A. priodonta*, *C. unicornis*, *Filinia* sp., *Polyarthra* sp. и *S. pectinata* ($r=0,943$; $P>0,99$) (рис. 1). Корреляционные связи между общим количеством яиц в популяции *C. scutifer* и численностью *S. alpinus* и *S. cf. minutulus* оказались недостоверными.

Невысокая численность *A. subarctica* в летне-осенние месяцы 2006 г. была благоприятной для

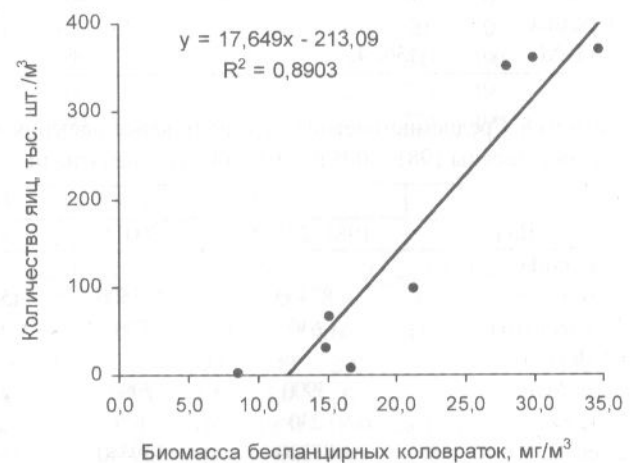


Рис. 1. Зависимость общего количества яиц в популяции *C. scutifer* от биомассы беспанцирных коловраток в пелагиали оз. Азабачье в июле–сентябре 2006 г.

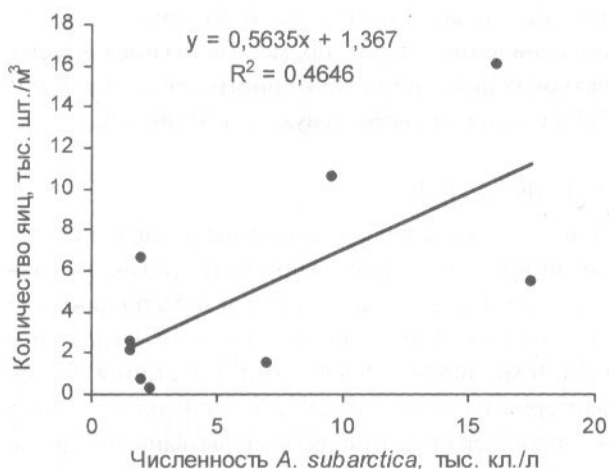


Рис. 2. Зависимость общего количества яиц в популяции *D. galeata* от численности *A. subarctica* в пелагиали оз. Азабачье в июле–сентябре 2006 г.

D. galeata, о чем свидетельствует достоверная значительная корреляция между общим количеством яиц в популяции *Daphnia* и количеством *Aulacoseira* ($r=0,682$; $P>0,95$) (рис. 2). *D. galeata*, вероятно, фильтровала и клетки *Gloeocapsa*, а обилие *Microcystis*, очевидно, оказывало ингибирующее влияние на рачков, поскольку в конце августа–начале сентября в пробах планктона были обнаружены самки с деградированными и мертвыми яйцами (30% от количества яйценосных особей).

Обеспеченность пищей молоди нерки, нагуливающейся в пелагиали оз. Азабачье, определяют, с одной стороны, численность (биомасса) планктонных ракообразных, с другой — количество самой молоди нерки и присутствие в водоеме беспозвоночных и позвоночных хищников (Базаркина, 2004).

Численность молоди нерки в оз. Азабачье зависит от эффективности нереста производителей. Согласно аналитической модели, разработанной В.А. Паренским (1992), максимальная эффективность нереста (отношение количества заложенной в грунт икры к суммарной абсолютной плодовитости самок на нерестилище), около 70%, отмечается при плотности рыб, равной 0,5 шт./м², и соотношении полов, равном двум самцам на одну самку.

К типичным хищным беспозвоночным из сообщества планктонных ракообразных относятся взрослые особи *C. scutifer* и *E. kurenkovi*, и *L. kindti*, которая при длине тела 1,3 мм уже способна хищничать (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987).

Исследования питания и трофических взаимоотношений ракообразных в оз. Азабачье (Базаркина, 2004) показали, что молодь *D. galeata* не явля-

ется жертвой *C. scutifer*. Также был исключен каннибализм *Cyclops* IV–VI копепоидитных стадий по отношению к собственным науплиусам, поскольку их массовое вылупление происходит во второй половине сентября, когда взрослые особи предыдущего поколения исчезают, а копепоидиты IV стадии нового поколения появляются в водоеме только в ноябре.

Популяция *Eurytemora* в осенние месяцы, при среднем суточном рационе одной взрослой особи 0,003 мг×сутки⁻¹, может потребить за сутки до 4% количества науплиусов и 1% численности беспанцирных коловраток в водоеме. Это означает, что *E. kurenkovi*, питаясь *Cyclops*, не оказывает существенного влияния на популяцию *C. scutifer*, а потребляя беспанцирных Rotatoria, не создает пищевую конкуренцию зоофагу *C. scutifer*.

Основным видом пищи хищной *L. kindti* в оз. Азабачье является молодь *D. galeata* длиной тела 0,20–0,60 мм. В течение летне-осенних месяцев популяция *Leptodora*, при среднем суточном рационе одной взрослой особи 0,0186 мг×сутки⁻¹, может истребить 85% количества молоди *D. galeata*, что указывает на мощный пресс этого хищника на дафний.

В пелагиали оз. Азабачье, кроме нерки, обитают кижуч (*O. kisutch* Walb.), голец (*Salvelinus alpinus* complex), трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* Linne) жилой (*leiurus*) и проходной (*trachurus*) форм, девятииглая колюшка (*Pungitius pungitius* Linne) и малоротая корюшка (*Hypomesus olidus* Pallas).

Основной пищей гольцов являются трехиглая колюшка и молодь нерки (Кохменко, 1970). Кижуч и девятииглая колюшка — типичные бентофаги (Бугаев, 1995). Наиболее существенным пищевым конкурентом молоди нерки в оз. Азабачье является трехиглая колюшка (Бугаев, 1995) и, в меньшей степени, малоротая корюшка (Белоусова, 1975).

Установлено, что трехиглая колюшка, главным образом жилой формы, оказывает непосредственное влияние не только на размерно-весовые характеристики смолтов нерки, но и на динамику численности производителей нерки в бассейне нижнего течения р. Камчатка (Бугаев и др., 2004). Особенностью 2006 г. явилось то, что встречаемость трехиглой колюшки (*leiurus*) в траловых уловах, по сравнению с 2005 г., снизилась от 14 до 1 экз./мин.

Об обеспеченности пищей нерки в пресноводный период жизни можно непосредственно судить по биологическим показателям покатной молоди. Пик ската смолтов нерки обычно наблюдается в

июле (Бугаев, 1995). В это время из озера мигрируют годовики транзитной молоди (E_{1+}) и двухгодовики азабачинского стада (A_{2+}). Масса тела смолтов E_{1+} , главным образом, зависит от трофических условий в год ската, а покатников A_{2+} — в равной степени, от биомассы планктонных ракообразных в год миграции и в предшествующий год нагула (Базаркина, 2004).

В летне-осенние месяцы 2006 г. в оз. Азабачье нагуливалось приблизительно 50 млн шт. молоди нерки, из которых 43 млн составляли сеголетки азабачинской и еловской популяций. Исходя из величин рационов молоди нерки, рассчитанных по методу Е.М. Крохина (1957), для 50 млн шт. молоди красной было необходимо 87 т сухого вещества планктона (рис. 3). В июне–ноябре 2006 г. средняя биомасса сухого вещества кормовых ракообразных в водоеме составляла 188 мг/м^3 , а для всего озера — 193 т.

Таким образом, в 2006 г. нагульно-нерестовый водоем нерки (оз. Азабачье) располагал большими запасами кормового планктона, что привело к значительному увеличению весовых характеристик смолтов нерки как азабачинского стада, так и популяций нижнего течения р. Камчатка (рис. 3). В 2006 г. масса тела A_{2+} (11,2 г) и E_{1+} (10,1 г) была выше среднегодовых показателей за 1981–2005 гг. (9,6 и 6,7 г, соответственно).

По личному сообщению В.Ф. Бугаева, покатники нерки аборигенной и транзитной молоди в 2007 г. были крупнее смолтов 2006 г. Этому способствовали как эффективность нереста производителей азабачинского стада за счет снижения их численности с 2003 по 2005 гг. от 136 до 43 тыс. шт., так и крайне низкое количество

трехиглой колюшки жилой формы в 2006 г., обусловленное, вероятно, массовой гибелью сеголетков колюшки после мощного пеплопада 9 мая 2004 г. при извержении вулкана Шивелуч.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В июне–июле 2006 г. в планктоне пелагиали озера доминировали условно кормовые диатомовые водоросли *Aulacoseira subarctica* и *Stephanodiscus cf. minutulus*. Летний пик численности *A. subarctica* был лимитирован фосфатами. Vegetация цианобактерий в начале августа и их вспышка развития в первой декаде сентября были вызваны интенсивным прогревом эпилимниона и низкой концентрации минерального азота в фотическом слое водоема.

Основной пищей взрослых *C. scutifer* в летне-осенние месяцы служили беспанцирные Rotatoria, в результате чего средние значения общей численности и биомассы коловратки в 2006 г. оказались самыми низкими за последние пять лет наблюдений.

В июле–сентябре *D. galeata* эффективно фильтровала малочисленную *A. subarctica*. Обилие *Microcystis* в августе–сентябре привело к образованию деградированных и мертвых яиц у самок популяции и снижению численности и биомассы вида.

Характерная особенность состояния популяций веслоногих рачков в 2006 г., по сравнению с 2005 г., — увеличение их численности, вызванное снижением пресса рыб-планктонофагов.

В 2006 г. оз. Азабачье располагало большими недоиспользованными запасами кормового зоопланктона, что было обусловлено снижением численности производителей азабачинского стада в 2004–2005 гг. и главного пищевого конкурента молоди нерки — трехиглой колюшки жилой формы, и способствовало значительному повышению массы тела покатников нерки как аборигенной, так и транзитной молоди.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. 1973. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 269 с.
- Базаркина Л.А. 1993. Диапауза циклопов (*Cyclops scutifer*) озера Азабачье // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 22–28.
- Базаркина Л.А. 2002. К проблеме повышения кормовых ресурсов молоди нерки в озере Азабачье // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. VI. С. 251–259.

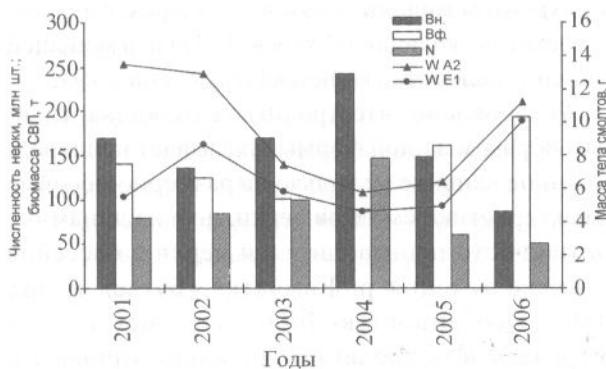


Рис. 3. Многолетние изменения фактической (Вф.) и необходимой (Вн.) биомассы сухого вещества планктона (СВП) для нагуливающейся молоди нерки (N) в пелагиали оз. Азабачье в 2000–2006 гг.: WA2 — масса тела двухгодовиков нерки азабачинского стада, WE1 — масса тела годовиков транзитной нерки

- Базаркина Л.А. 2004. Механизмы регуляции численности в популяциях планктонных ракообразных мезотрофного лососевого озера Азабачье (Камчатка) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 21 с.
- Балушкина Е.Ф., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Наука. С. 58–79.
- Белоусова С.П. 1970. Определение веса некоторых планктонных ракообразных по размерам тела // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 73. С. 122–126.
- Белоусова С.П. 1974. Питание молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) в озере Азабачьем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 90. С. 81–92.
- Белоусова С.П. 1975. Питание и пищевые взаимоотношения малоротой корюшки (*Hypomesus olidus* Pallas) в озере Азабачьем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 98. С. 148–155.
- Бугаев В.Ф. 1981. О молоди генеративно-реофильной формы нерки (*Oncorhynchus nerka* Walbaum), мигрирующей в озеро Азабачье из притоков реки Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 12. Вып. 5. С. 800–808.
- Бугаев В.Ф. 1986. Методика идентификации в уловах прибрежного и речного промысла особей основных локальных стад и группировок нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) в бассейне р. Камчатка // Вопр. ихтиологии. Т. 26. Вып. 4. С. 600–609.
- Бугаев В.Ф. 1995. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). М.: Колос, 464 с.
- Бугаев В.Ф., Базаркин Г.В., Базаркина Л.А. 2004. Жилая морфа трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* как индикатор условий нагула молоди нерки *Oncorhynchus nerka* в оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 139. С. 134–144.
- Бугаев В.Ф., Базаркина Л.А. 2007. Индексы численности молоди нерки, нагуливающейся в оз. Азабачье (бассейн р. Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы VIII междунар. науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2007 г.). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 296–302.
- Диатомовые водоросли СССР. 1974. Т. 1. Л.: Наука, 403 с.
- Киселев И.А. 1956. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. Л.: ЗИН АН СССР. Т. IV. Ч. 1. С. 253–258.
- Кохменко Л.В. 1970. Особенности питания гольца *Salvelinus alpinus* (L.) в озере Азабачьем // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 117–128.
- Крохин Е.М. 1957. Определение суточных пищевых рационов молоди красной и трехиглой колюшки респираторным методом // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 44. С. 97–110.
- Лепская Е.В. 2000. Фитопланктон оз. Азабачье и его роль в питании массовых видов зоопланктона // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. V. С. 152–160.
- Матвеев В.Ф. 1983. Два способа оценки взаимодействий между *Diaphanosoma*, *Bosmina* и *Daphnia* // Биоценоз мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука. С. 7–20.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. Л.: Наука, 240 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. 1987. Хищные ветвистоусые фауны мира. М.: Наука. С. 97–106.
- Остроумов А.Г. 1972. Нерестовый фонд красной и динамика ее численности в бассейне оз. Азабачье по материалам авиаучета и аэросъемки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 82. С. 135–142.
- Паренский В.А. 1992. Этология нереста нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Владивосток: Дальнаука, 113 с.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б. 1972. К количественной характеристике экосистемы пелагиали озера Дальнего на Камчатке // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 23 (26). С. 24–38.
- Bazarkina L.A., Travina T.N. 1994. Population dynamics of *Cyclops scutifer* G.O. Sars (Crustacea: Copepoda) in salmon lake Azabachyi (Kamchatka) // Russian Journal of Aquatic Ecology. V. 3. N 1. P. 129–140.
- Golowin S., Florczyk H. 1983/84. Budget of nutrients and their real and useful loads in the lake Slawa water body // Environ. Prot. Eng. (PRL). V. 9. № 4. P. 41–56.
- Redfield A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment // Am. Sci. V. 46. P. 205–221.
- Schindler D.W. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crops in the world's freshwaters // Limnol. Oceanogr. V. 24. P. 478–486.