

УДК 597-153:591.524.12

**ДИНАМИКА ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ КОРМОВЫЕ УСЛОВИЯ МОЛОДИ НЕРКИ В ПЕЛАГИАЛИ ОЗЕРА АЗАБАЧЬЕ В 2001–2005 ГГ.**

Л. А. Базаркина



На основании анализа сезонной и многолетней динамики гидрологических условий и развития планктонных организмов дана оценка обеспеченности пищей молоди нерки в пелагиали оз. Азабачье. Установлено, что в течение 2001–2004 гг. при увеличении численности рыб-планктонофагов и снижении биомассы планктонных ракообразных биологические показатели смолтов нерки в 2004 г. были самыми низкими за прошедшее десятилетие. С другой стороны, снижение количества основного компонента питания молоди нерки (планктонных ракообразных) в 2002–2004 гг. произошло в результате лимитирования «кормовых» диатомовых водорослей минеральным азотом. Выпадение пепла на водосбор озера в августе–сентябре 2003 г. при извержении вулкана Шивелуч способствовало пополнению озерных вод соединениями азота и бурному развитию диатомовых водорослей в 2004 г. Однако высокие концентрации аммонийного азота в придонном слое водоема оказали пагубное влияние на рачков и рыб. Обилие «кормовых» водорослей в 2004 г. способствовало полному восстановлению популяций планктонных ракообразных в 2005 г. и улучшению качественных характеристик покотников нерки в 2006 г.

**L. A. Bazarkina.** Dynamics of hydrobiological processes determining conditions of juvenile sockeye salmon feeding in the pelagic zone of Azabachye Lake in 2001–2005 // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 9. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2007. P. 21–39.

Assessment of food provision for juvenile sockeye salmon in the Azabachye Lake's pelagic zone has been provided on the base of analysis of seasonal and long-term dynamics of hydrological conditions and development of plankton organisms. It has been found that for 2001–2004 at the background of the abundance increase of plankton-eating fishes and of the biomass decrease of plankton crustaceans the biological indexes of sockeye salmon smolts in 2004 are the lowest for recent decade. Otherwise, the quantitative decrease of the main component of juvenile sockeye salmon food (plankton crustaceans) in 2002–2004 has happened as a result of limitation of «forage» diatoms in mineral nitrogen. The fertilization of the lake's drainage system area with ash in August and September 2003 in the course of Shiveluch Volcano's eruption was helping in enrichment of the lake's water with nitrogen compounds and in a rapid development of diatoms in 2004. The high demersal concentrations of ammonium nitrogen in the lake otherwise have brought a negative effects in crustaceans and fishes. The abundance of «forage» algae in 2004 has contributed to complete recuperation of the plankton crustacean population in 2005 and to better quality indexes of sockeye salmon smolts in 2006.

Важным этапом современных исследований водоемов Камчатки является изучение трофических условий молоди лососей. Такие работы особо актуальны на выростных водоемах ценных промысловых рыб, в частности нерки (*Oncorhynchus nerka* Walb.), одно из крупнейших азиатских стад которой воспроизводится в оз. Азабачье (Остроумов, 1972; Бугаев, 1995).

В озере проходит пресноводный период жизни как местной молоди нерки, так и молоди популяций притоков нижнего течения р. Камчатка, мигрирующей в озеро сеголетками (Бугаев, 1995). В течение двух–трех лет жизни в пелагиали озера нерка питается преимущественно планктонными ракообразными (Белоусова, 1972; Бугаев и др., 1991; Bazarkina, Travina, 1994). Благоприятные условия нагула молоди в озере способствуют повышению размерно-весовых показателей смолтов (Бугаев, 1995) и высокой выживаемости нерки в море (Koenings et al., 1993).

Численность планктонных ракообразных в оз. Азабачье регулируют количество нагуливающих в водоеме рыб-планктонофагов и плотность «кормового» фитопланктона. Установлено, что обилие и видовой состав планктонных водорослей в озере определяет содержание в его водах биогенных элементов и не зависит от количества фитофагов (Базаркина, 2004).

Уникальным источником биогенных элементов для оз. Азабачье, расположенного в зоне активной вулканической деятельности, является пепел, выпадающий на водосбор и непосредственно на акваторию водоема при извержении вулканов Ключевской группы (Kurenkov, 1966; Бугаев, 1995; Базаркина, 2002). По нашим наблюдениям, в 2002–2006 гг. интенсивность вулканических процессов возросла, что могло внести существенные изменения в ход гидробиологических процессов в экосистеме озера и отразиться на формировании биологической продуктивности водоема в последующие годы.

Цель настоящей работы — оценить обеспеченность пищей молоди нерки в пелагиали оз. Азабачье в 2001–2005 гг. на основании анализа сложившихся в эти годы гидробиологических условий.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Озеро Азабачье расположено в нижнем течении р. Камчатка. По площади (56,5 км<sup>2</sup>) оно относится к крупным водоемам полуострова. В течение шести месяцев (декабрь–май) озеро покрыто льдом. Дважды в год (июнь, октябрь) происходит полная циркуляция водных масс, а в апреле и сентябре устанавливаются четко выраженные температурные стратификации — инвертированная и прямая, соответственно. По гидрохимическому режиму и биологическим показателям оз. Азабачье относится к мезотрофному типу водоемов со щелочной реакцией среды.

Материалом для исследований послужили результаты гидрологических наблюдений, сборов гидрохимических и планктонных проб и уловов пелагических и мигрирующих из озера рыб, выполненных в экосистеме оз. Азабачье в 2001–2005 гг.

Гидробиологические работы проводили А.С. Петров и Л.А. Базаркина на постоянной станции, расположенной в глубоководной части пелагиали озера. В каждую дату наблюдений измеряли температуру воды от дна до поверхности водоема на восьми равномерно расположенных горизонтах, в летне-осенние месяцы — прозрачность воды диском Секки и уровень воды в прибрежной зоне озера. Сбор гидрохимических и фитопланктонных проб батометром Молчанова производили на глубинах 0, 5, 10, 20, 33 (34–36) м. Тотальные пробы планктона собирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 18 см, газ № 67) в слое 0–33 (34–36) м. Траловые обловы рыб в пелагиали озера и в истоке р. Азабачья были выполнены А.С. Петровым, Г.В. Базаркиным и В.Ф. Бугаевым.

Гидрохимические анализы озерных вод проводили В.Д. Свириденко и Т.К. Уколова согласно «Руководству по химическому анализу вод суши» (Алекин и др., 1973). Видовой состав, численность и биомасса планктонных водорослей, отобранных батометром, были определены Е.В. Лепской по стандартным методам (Сорокин, Павельева, 1972; Диатомовые водоросли СССР, 1974).

Планктонные пробы, собранные сетью Джели, были обработаны Л.А. Базаркиной согласно рекомендациям, приведенным в литературе (Киселев, 1956; Методика изучения биогеоценозов ..., 1975). 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 в книге «Жизнь пресных вод СССР» (1956), средний вес яиц и науплиусов циклопов — из работы С.П. Белоусовой (1972). Среднюю массу тела копеподитов *Copepoda* и особей *Cladocera* определяли по зависимости:  $\omega = ql^b$ , где  $\omega$  — масса тела рачков (мг);  $l$  — длина тела (мм);  $q$  и  $b$  — эмпирические константы для каждого отдельного вида (Балушкина, Винберг, 1979).

Рождаемость в популяциях *Cyclops scutifer* и *Daphnia galeata* оценивали по экспоненциальной модели, предложенной Палохеймо (Paloheimo, 1974):

$$b = \frac{1}{D} \ln\left(1 + \frac{E}{N}\right),$$

где  $b$  — мгновенная скорость рождаемости (сутки<sup>-1</sup>),  $D$  — продолжительность развития яиц (сутки),  $E$  — общее количество яиц в популяции.  $N$  — число взрослых самок для *Copepoda* и численность популяции для *Cladocera*.

Продолжительность развития яиц *C. scutifer* определяли путем введения температурных поправок по «нормальной кривой» Крога (Винберг, 1968) к данным о длительности интервалов времени между появлением в планктоне озера самок с прикрепленными сперматофорами и массовым вылуплением науплиусов. Продолжительность развития яиц *D. galeata* определяли по формуле Ботрелла (Botrell et al., 1975):

$$\ln D = 3,3956 + 0,2193 \ln T - 0,3414 (\ln T)^2;$$

где  $D$  — продолжительность развития яиц (сутки),  $T$  — температура среды обитания самок популяции (°C).

Анализ обеспеченности пищей нерки в пресноводный период проводили, исходя из численности нагуливающейся нерки в пелагиали озера и величин суточных рационов рыб, рассчитанных Е.М. Крохиным (1957). Количество молоди нерки, одновременно нагуливающейся в пелагиали водоема и скатывающейся из озера, было рассчитано на основании известной связи «родители–потомство» (Ricker, 1954), исходя из численности производителей, отнерестившихся в бассейне оз. Азабачье и в притоках нижнего течения р. Камчатка. При этом использовали данные авиаучетов заполнения нерестилищ неркой в 2000–2005 гг., проведенных А.В. Масловым, и рассчитанные значения соотношения полов взрослых рыб, потерь икры при нересте и выживаемости нерки на разных возрастах (В.Ф. Бугаев, неопубликованные данные). В работе, согласно идентификации локальных стад и группировок нерки бассейна р. Камчатка, прове-

денной В.Ф. Бугаевым (1986), локальное стадо нерки оз. Азабачье обозначено как «стадо А», а мигранты нерки в оз. Азабачье из притоков нижнего течения р. Камчатка — «группировка Е».

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Гидрологический режим

Озеро Азабачье расположено на восточном побережье Камчатского полуострова, в межгорной депрессии, ограниченной с запада хребтом Кумроч, с востока — хребтами Токинец и Коврижка, что благоприятствует созданию в бассейне водоема умеренно-континентального климата с продолжительной холодной зимой и теплым летом (Кондратюк, 1974).

Наиболее существенное воздействие атмосферной циркуляции на водные массы оз. Азабачье проявляется в предледоставный период. В третьей декаде октября, по завершении полной циркуляции водных масс, при температуре 6,2–7,2°C в пелагиали озера обычно устанавливается осенняя гомотермия (Базаркина, 2004).

В течение ноября 2001 и 2002 гг. при морозной маловетренной погоде температура водной толщи водоема понижалась от 6,0 до 3,0°C, и к середине третьей декады ноября поверхность озера покрывалась льдом (табл. 1). В зимние месяцы 2002 г. изотерма 2,0°C располагалась на глубинах 10–20 м, изотерма 3,0°C проходила в гипolimнионе озера. При сильных штормовых ветрах в предледоставные периоды 2000 и 2003–2005 гг. происходили интенсивные потери тепла водной толщи водоема и

Таблица 1. Даты вскрытия и замерзания озера Азабачье в 2000–2006 гг.

Год	Вскрытие	Замерзание
2000	31.05	7.12
2001	5.06	24.11
2002	30.05	22.11
2003	16.06	8.12
2004	31.05	12.12
2005	17.06	9.12
2006	6.06	3.12

замедление процессов ледообразования до середины декабря. Зимой 2001 и 2005–2006 гг. изотерма 2,0°C опускалась ко дну озера, а изотерма 3,0°C отсутствовала. Наибольшее охлаждение водоема за 2001–2005 гг. наблюдали в феврале 2005 г. (рис. 1), когда средневзвешенное значение температуры водных масс пелагиали озера (1,2°C) было ниже этого показателя за 1981–2000 гг. (1,6°C) (Базаркина, 2004).

С прекращением сильных морозов в марте–апреле происходило постепенное потепление водной толщи водоема, особенно в придонном слое, чему способствовала отдача тепла илом, покрывающим профундаль озера. К концу апреля 2001–2005 гг. в водоеме сформировалась характерная для термического режима оз. Азабачье устойчивая обратная стратификация.

В 2000–2006 гг. продолжительность ледостава на оз. Азабачье в среднем составляла 175 дней, при этом средняя толщина льда была равна 80 см, средняя высота снежного покрова — 120 см. Вскрытие водоема обычно происходит во второй декаде июня (Базаркина, 2004). В отдельные годы

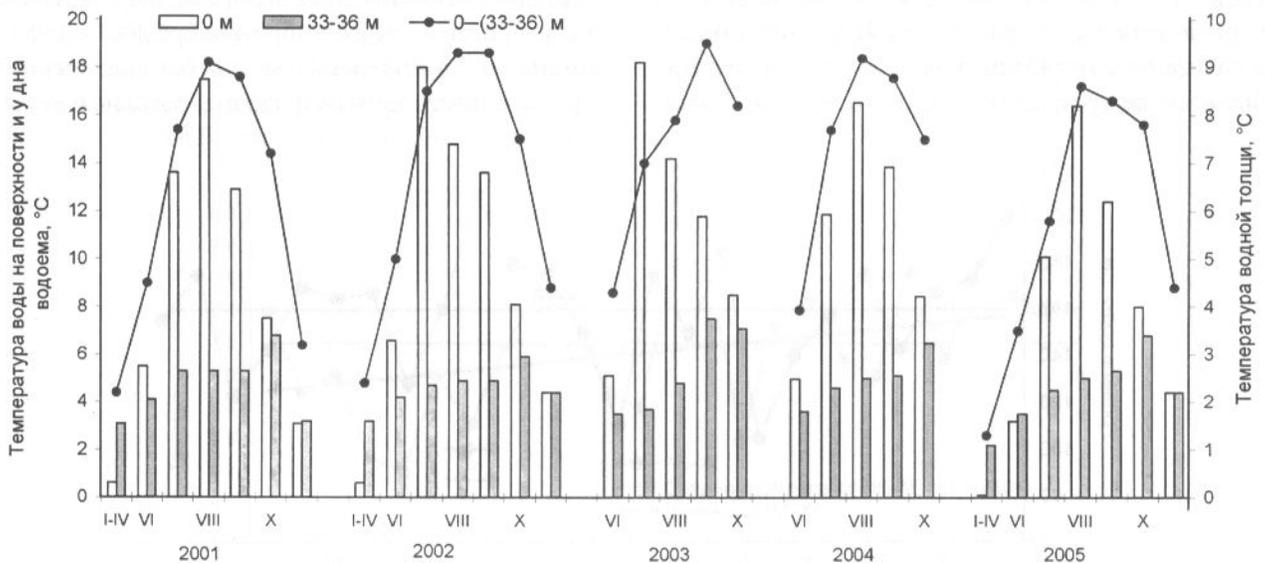


Рис. 1. Сезонные изменения температуры воды поверхностных (0 м) и придонных (33–36 м) вод и водной толщи пелагиали оз. Азабачье [0–(33–36) м] в летне-осенние месяцы 2001–2005 гг.

вследствие природных аномалий возможны сдвиги дат полного разрушения льда (см. табл. 1). Так, более раннее вскрытие озера в 2000–2002, 2004 и 2006 гг., очевидно, было обусловлено выпадением пепла на снежный покров бассейна водоема при извержении вулканов Ключевской группы.

Через 5–7 дней после разрушения ледяного покрова, в пелагиали озера при температуре водных масс, близкой  $4,0^{\circ}\text{C}$ , наступал короткий период летней гомотермии. В течение июня, по мере поступления в водоем взвешенных минеральных и органических веществ с поверхностным стоком и из бентали озера, прозрачность воды снижалась в среднем от 3,0 до 1,5 м.

Подъем уровня воды в оз. Азабачье начинается еще при ледоставе. Пик половодья обычно наблюдается в первой декаде июля, но в 2001, 2002 и 2004 гг., когда озеро вскрылось в более ранние сроки, максимальный уровень воды был отмечен в третьей декаде июня. Высота паводочной волны в среднем за 1981–2005 гг. составляет 160 см, в многоводные годы (1979, 1996) ее высота достигает 210 см, в маловодные (1988, 1992, 1998) — 110 см (Базаркина, 2004). Исходя из многолетних наблюдений, 2001, 2002, 2004 и 2005 гг. по режиму уровня воды можно отнести к средним по водности годам, а 2003-й — был близок к ряду маловодных лет (рис. 2).

Спад летнего половодья с интенсивностью 2–3 см в сутки продолжался до конца августа. В это время происходил интенсивный прогрев поверхностных вод озера. В 2002 и 2003 гг. максимальные значения температуры воды,  $18,4$ – $18,8^{\circ}\text{C}$ , были отмечены в третьей декаде июля, в 2001, 2004 и 2005 гг. ( $17,8$ ;  $16,8$  и  $16,9^{\circ}\text{C}$ , соответственно) — в первой декаде августа (рис. 1). В эти годы максимумы температуры воды на поверхности водоема были выше среднемноголетнего значения этого

показателя за 1981–2000 гг. ( $15,8^{\circ}\text{C}$ ) (Базаркина, 2004). Наибольший прогрев водной толщи пелагиали озера в августе 2001, 2004 и 2005 гг. соответствовал времени максимальных температур на поверхности водоема. В 2002 г. при медленном охлаждении поверхностных вод максимальные значения температуры водных масс в слое 0–33 м сохранялись в течение августа–сентября. В 2003 г. наибольшая температура водной толщи водоема была отмечена в сентябре, когда произошло резкое потепление вод гипolimниона озера.

Со второй половины августа в пелагиали озера началось развитие прямой температурной стратификации. В позднюю фазу летней стагнации (третья декада сентября) температурные градиенты в эпилимнионе составляли  $0,04^{\circ}/\text{м}$ , в металимнионе —  $0,9^{\circ}/\text{м}$ , в гипolimнионе не превышали  $0,3^{\circ}/\text{м}$ . В 2001–2003 гг. мощность эпилимниона достигала 15 м, в 2004–2005 гг. — 10 м.

В течение июля–сентября 2001–2005 гг. при оседании и выносе со стоком озерных вод взвешенных частиц органического и неорганического происхождения прозрачность воды в пелагиали водоема возросла в среднем от 2,0 до 6,0 м. Об изменениях объема взвешенных веществ, определяющих цветность и прозрачность вод озера, вероятно, можно судить по колебаниям уровня воды в водоеме, о чем свидетельствует достоверная корреляционная зависимость, представленная на рисунке 3.

Тем не менее, несмотря на замедленное снижение уровня воды с октября до межени в ноябре, прозрачность воды к установлению ледостава в 2001–2005 гг. понизилась от 5,0–6,0 до 3,0–4,0 м. Численность диатомовых водорослей и показатель прозрачности воды в октябре–ноябре 2001–2005 гг. изменялись в противофазе, однако достоверной корреляции между этими параметрами не выявлено.

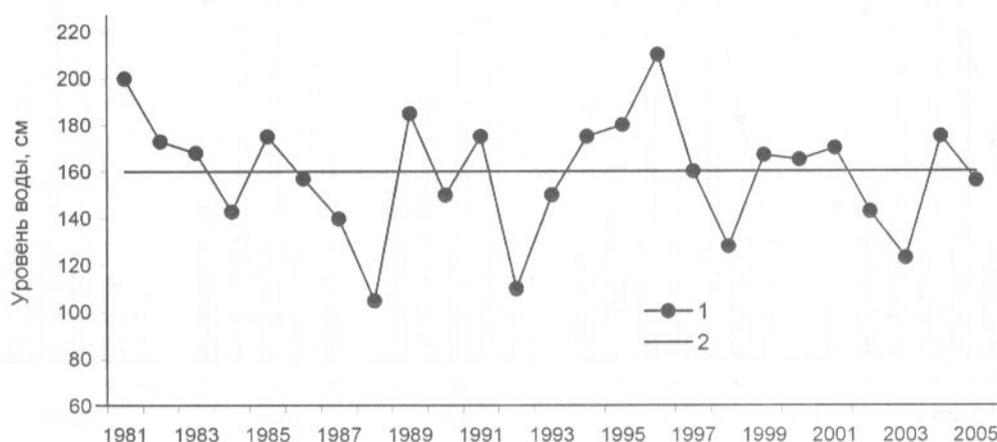


Рис. 2. Многолетние изменения высоты паводочной волны (1) в оз. Азабачье в 1981–2005 гг.; 2 — среднее многолетнее значение максимального уровня воды

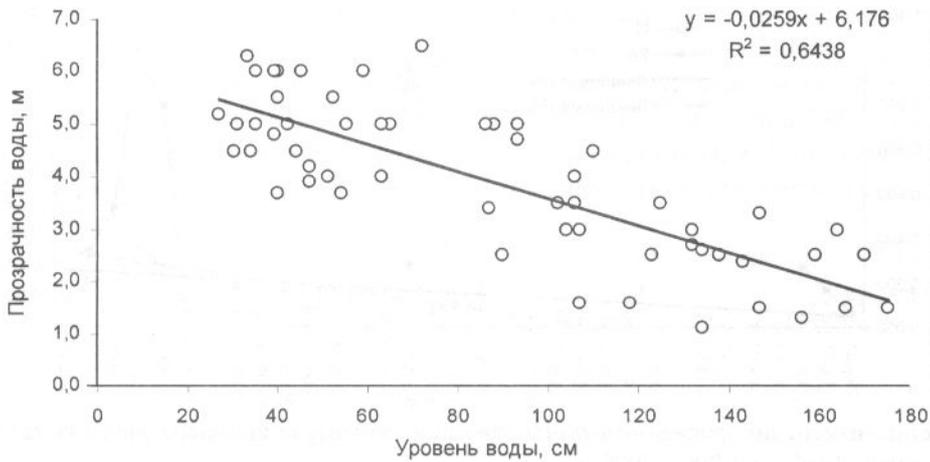


Рис. 3. Зависимость показателя прозрачности воды от уровня воды в оз. Азабачье в июне–сентябре 2001–2005 гг.

но. Вероятно, снижение прозрачности воды в октябре–ноябре было обусловлено поднятием взвеси со дна водоема в результате полного перемешивания водных масс, а не обилием фитопланктона. К тому же поздней осенью ядро планктонных водорослей располагается обычно в гипolimнионе озера.

По нашим наблюдениям, в течение 1981–2005 гг. средняя температура водных масс водоема за период активного развития гидробионтов (июнь–ноябрь), возросла от 6,9 до 7,4°C (рис. 4). В 2001, 2003–2005 гг. средняя температура водной толщи в летне-осенние месяцы была близка к среднемноголетней величине за 1981–2005 гг. (7,2°C). В 2002, как и 1993–1994 гг., прогрев водной толщи озера был максимальным (7,7°C).

Основной приток биогенных веществ в пелагиаль оз. Азабачье осуществляется с поверхностным стоком рек, впадающих в водоем, и подъемом минеральных веществ из бентали к поверхности озера по завершении циркуляций водных масс летом и осенью. Максимальные концентрации биогенных веществ, за исключением нитритов и нитратов, в оз. Азабачье обычно наблюдали в гипо-

лимнионе водоема в периоды установления зимней и летней стагнации (Базаркина, 2002). По завершении полной циркуляции водных масс летом и осенью аммонийный азот, фосфаты, железо и кремний поднимаются в поверхностный слой озера. Благодаря высокому насыщению поверхностных вод кислородом, аммоний быстро проходит стадии нитрификации до нитрата, который наряду с фосфатами, железом и кремнием обеспечивает развитие фитопланктона. В летние месяцы после пиков «цветения» диатомовых водорослей концентрация биогенных элементов в эвфотической зоне водоема убывает (Базаркина, 2002).

При анализе многолетней динамики средних значений концентрации биогенных элементов в водной толще пелагиали оз. Азабачье было отмечено, что в течение 2001–2005 гг. происходило повышение содержания минерального азота от следовых концентраций до 0,23 мг N/л и общего железа от аналитического нуля до 0,08 мг/л. Содержание минерального фосфора резко убывало от 0,020 до 0,009 мг P/л, а концентрация кремния была практически стабильной (5,3–4,8 мг/л) (рис. 5, 6).



Рис. 4. Многолетние изменения средней температуры водной толщи пелагиали оз. Азабачье в летне-осенние месяцы 1981–2005 гг.

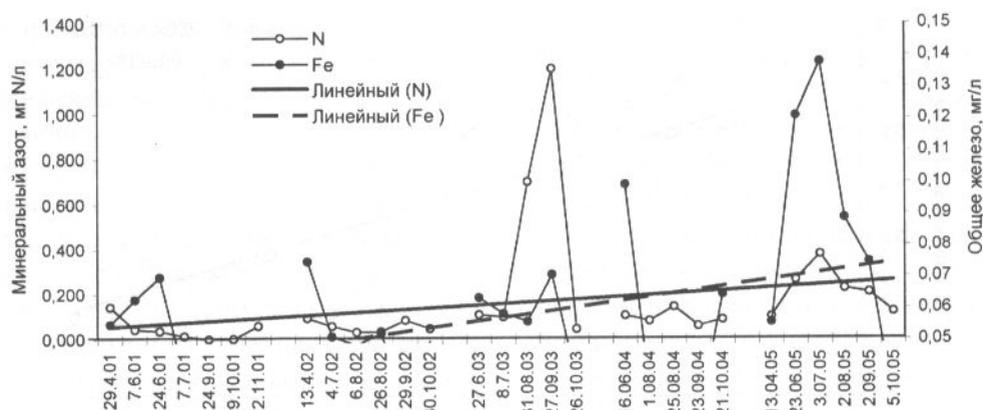


Рис. 5. Многолетние изменения средневзвешенных значений концентрации минерального азота (N) и общего железа (Fe) в пелагиали оз. Азабачье в 2001–2005 гг.

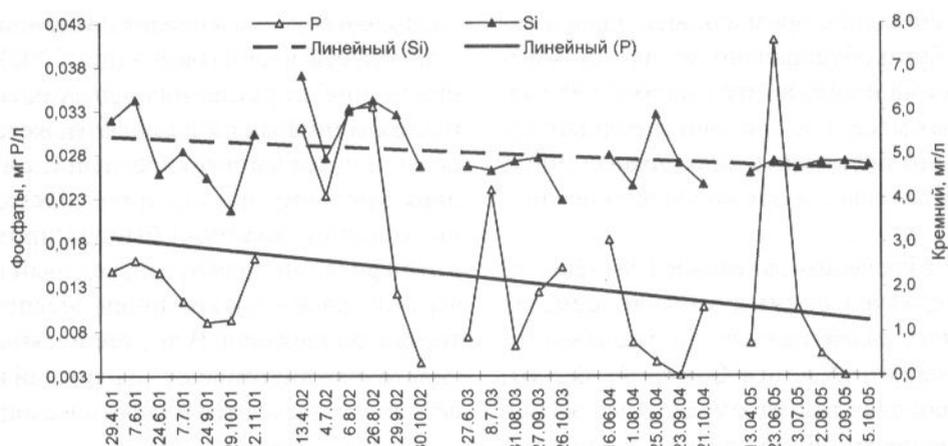


Рис. 6. Многолетние изменения средневзвешенных значений концентрации минерального фосфора (P) и кремния (Si) в пелагиали оз. Азабачье в 2001–2005 гг.

### Динамика популяций пелагического планктона

«Сетный» фитопланктон пелагиали оз. Азабачье в 2001–2005 гг., как и в предшествующие 1981–2000 гг., был представлен в основном диатомовыми водорослями, среди которых доминировали *Aulacoseira subarctica* и *Synedra ulna*. В летние месяцы в небольшом количестве встречались *Asterionella formosa*,

*Diatoma elongatum*, *Fragilaria*-complex, *Tabellaria fenestrata* и *Stephanodiscus*-complex (табл. 2). В пробах фитопланктона, собранного батометром, в 2001, 2002 и 2005 гг. по численности преобладал *Stephanodiscus*-complex, но его биомасса превышала биомассу *Aulacoseira* только в 2001 г. (рис. 7).

В периоды ледостава численность *A. subarctica* и *S. ulna* в сетном планктоне была невы-

Таблица 2. Среднемноголетние и среднегодовые значения численности планктонных водорослей за летне-осенние месяцы 1981–2000 и 2001–2005 гг. в пелагиали оз. Азабачье

Вид	Годы					
	1981–2000**	2001*	2002*	2003*	2004*	2005*
Bacillariophyta, кл./л						
<i>Asterionella formosa</i>	11500	0	0	140	80	0
<i>Aulacoseira subarctica</i>	115570	26580	4020	142900	380780	6260
<i>Diatoma elongatum</i>	590	0	0	0	120	0
<i>Fragilaria</i> -complex	100	80	270	650	500	260
<i>Tabellaria fenestrata</i>	100	0	0	0	740	0
<i>Stephanodiscus</i> -complex	***	0	210	50	0	0
<i>Synedra ulna</i>	560	210	180	160	2110	620
Cyanophyta, кол./л						
	80	100	360	0	0	0

Примечание. \* — среднегодовые значения, \*\* — среднемноголетние значения, \*\*\* — не учитывали

сока и не превышала 300 кл./л. Активная вегетация этих водорослей в пелагиали оз. Азабачье в 2001–2005 гг. начиналась при температуре воды в эвфотической зоне 5,0–6,0°C. В 2001–2003 гг. летние пики численности диатомовых водорослей наблюдали во второй половине июня, в 2004–2005 — в первой половине июля (рис. 8, табл. 3).

В 2001–2003 и 2005 гг. количество Bacillariophyta в пики «цветения» было значительно ниже средне-многолетнего значения этого показателя за 1981–2000 гг. (180 тыс. кл./л). В 2004 г. летние максимумы диатомей (июль — 740, август — 960 тыс. кл./л) в несколько раз превышали средне-многолетнее значение, но уступали численности Bacillariophyta в июле 1986 г. (1140 тыс. кл./л). Можно предположить, что активному развитию диатомовых водорослей в июле и августе 2004 г. способствовало выпадение

пепла на бассейн озера при извержениях вулкана Шивелуч в августе–сентябре 2003 г. и в мае 2004 г., также как и при активизации вулкана Безымянный осенью 1985 г. Но если в 1986 г. из 1140 тыс. кл./л 1100 тыс. составляла *A. formosa*, то в 2004 г. смены доминанты в диатомовом сообществе не произошло (табл. 2).

В течение июля–августа 2001–2003 и 2005 гг. плотность диатомовых водорослей была минимальной — 2–6 тыс. кл./л, в 2004 г. — сохранялась на высоком уровне, а в первой декаде августа этого года последовал второй летний максимум Bacillariophyta (960 тыс. кл./л) (рис. 8). В июле–августе 2001 и 2002 гг. на фоне максимального прогрева поверхности озера в эвфотической зоне было отмечено кратковременное «цветение» Cyanophyta (табл. 2).

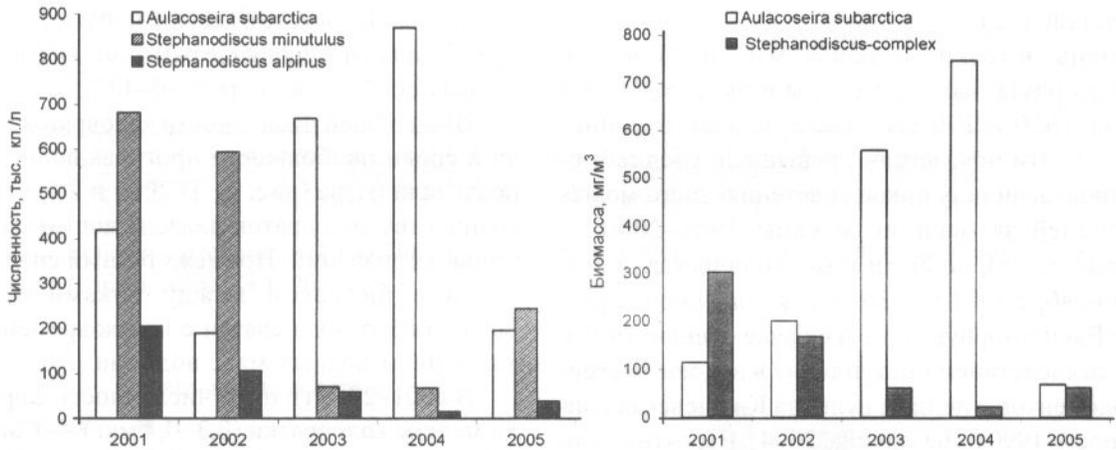


Рис. 7. Многолетние изменения средней численности и биомассы диатомовых водорослей за летне-осенние месяцы 2001–2005 гг. в пелагиали оз. Азабачье (данные батометрических съемок)

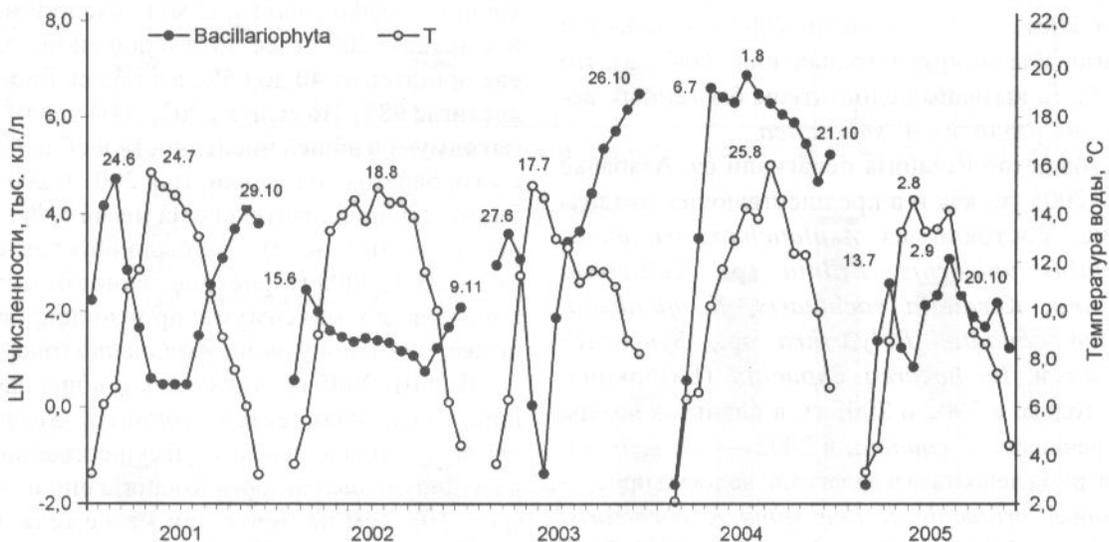


Рис. 8. Сезонная динамика общей численности Bacillariophyta в «сетном» планктоне и температуры воды (Т) в эвфотической зоне пелагиали оз. Азабачье в летне-осенние месяцы 2001–2005 гг. Числа над кривыми — даты максимальной численности диатомовых водорослей и наибольшего прогрева фотического слоя

Таблица 3. Видовой состав и численность Bacillariophyta (кл./л) в «сетном» планктоне в летние и осенние пики «цветения» в пелагиали оз. Азабачье в 2001–2005 гг.

	Asterionella	Aulacoseira	Diatoma	Fragilaria	Tabellaria	Stephanodiscus	Synedra	Bcero
24.06.01	0	112200	0	500	0	0	200	112900
29.10.01	0	61800	0	0	0	0	400	62200
15.06.02	0	8000	0	2380	0	900	120	11400
9.11.02	0	6700	0	0	0	0	1200	7900
27.06.03	0	36100	0	0	0	0	200	36300
26.10.03	0	651400	0	0	0	360	240	652000
6.07.04	700	723500	1200	7000	1700	0	3800	737900
1.08.04	0	954790	0	0	0	0	1400	956190
21.10.04	0	183260	0	0	0	0	200	185260
13.07.05	0	12600	0	0	0	0	340	12940
2.09.05	0	21020	0	0	0	0	460	21480
20.10.05	0	8090	0	0	0	0	580	8670

Осенние пики вегетации «сетного» диатомового планктона в 2001, 2003–2005 гг. наблюдали в октябре, в 2002 — в первой декаде ноября. Среди Bacillariophyta по-прежнему доминировала *A. subarctica* (табл. 2).

Очень высокие максимумы численности Bacillariophyta были отмечены в октябре 2003 и 2004 гг. (650 и 190 тыс. кл./л, соответственно) (табл. 3). Эти показатели превышали среднеголетнюю величину пиков «цветения» диатомовых водорослей за осенние месяцы 1981–2000 гг. (120 тыс. кл./л), но были ниже количества диатомей в ноябре 1991 г. (930 тыс. кл./л). Бурное развитие Bacillariophyta в оз. Азабачье осенью 1991 г. явилось следствием поступления в водоем биогенных элементов с пеплом вулкана Ключевская сопка в апреле 1990 г. (Базаркина, 2004). Вероятно, обилие диатомового планктона и в октябре 2003–2004 гг. было обусловлено выбросами пепла вулкана Шивелуч в августе–сентябре 2003 г. и в мае 2004 г. В октябре 2001, 2005 гг. и ноябре 2002 г. количество Bacillariophyta было значительно ниже (табл. 3), что могло быть вызвано недостатком биогенных веществ для развития *A. subarctica*.

Сообщество Rotatoria пелагиали оз. Азабачье в 2001–2005 гг., как и в предшествующее двадцатилетие, состояло из *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Filinia* sp., *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Notholca caudata*, *Polyarthra* sp., *Synchaeta pectinata* и *Trichocerca capucina* (Базаркина, 2004). Только в 2002 и 2003 гг. в планктоне озера не встречалась *N. caudata*, в 2002 — *S. pectinata*.

В период ледостава в пелагиали водоема присутствовали *A. priodonta*, *K. longispina*, *K. cochlearis*, *K. quadrata* и *Filinia* sp. В январе–апреле 2001, 2002 и 2005 гг. количество коловраток не превышало 6 тыс. экз./м<sup>3</sup>, из которых 10% были яйценосными.

В июле 2001–2005 гг., когда температура поверхностного слоя водоема достигла 10°C, начали развиваться теплолюбивые виды — *C. unicornis*, *N. caudata*, *Polyarthra* sp., *S. pectinata* и *T. capucina*. В августе в каждой популяции Rotatoria происходило интенсивное размножение, доля яйценосных особей составляла 30–40%.

Пики общей численности коловраток наблюдали в сроки наибольшего прогрева водной толщи пелагиали озера (рис. 9). В 2004 и 2005 гг. общее количество коловраток дважды достигало максимальных значений. Промежуточный спад численности и биомассы между пиками в августе 2004–2005 гг. был связан с кратковременным охлаждением водных масс водоема.

В 2001–2003 гг. пики численности формировали мелкие коловратки (0,3–0,4 мкг) — *Conochilus*, *Filinia*, *Kellicottia*, *Keratella* и *Polyarthra*; в это время 40–60% биомассы Rotatoria составляла *Asplanchna* (рис. 10). С октября 2003 г. количество крупной *Asplanchna* (0,02 мг) начало возрастать, и к ноябрю 2005 г. ее доля в общей численности увеличилась от 40 до 65%, а в общей биомассе — достигла 98%. Но если в 2002, 2004 и 2005 гг. даты максимумов общей численности и общей биомассы коловраток совпадали, то в 2001 и 2003 гг. пик биомассы приблизительно на месяц опережал пик численности (рис. 9). Это было обусловлено тем, что в 2001, 2003 гг. рост численности мелких коловраток до максимума произошел на месяц позже, чем в популяции *Asplanchna* (рис. 10).

В 2001–2005 гг., также как и в предшествующие годы, количество *Notholca*, *Synchaeta* и *Trichocerca* было невелико, и существенного вклада в общую численность Rotatoria они не вносили (рис. 10). Тем не менее при массе тела 0,003 мг доля этих видов в общей биомассе коловраток в летне-осенние месяцы 2001–2005 гг. в среднем составляла 31%. Наиболее высокой суммарная

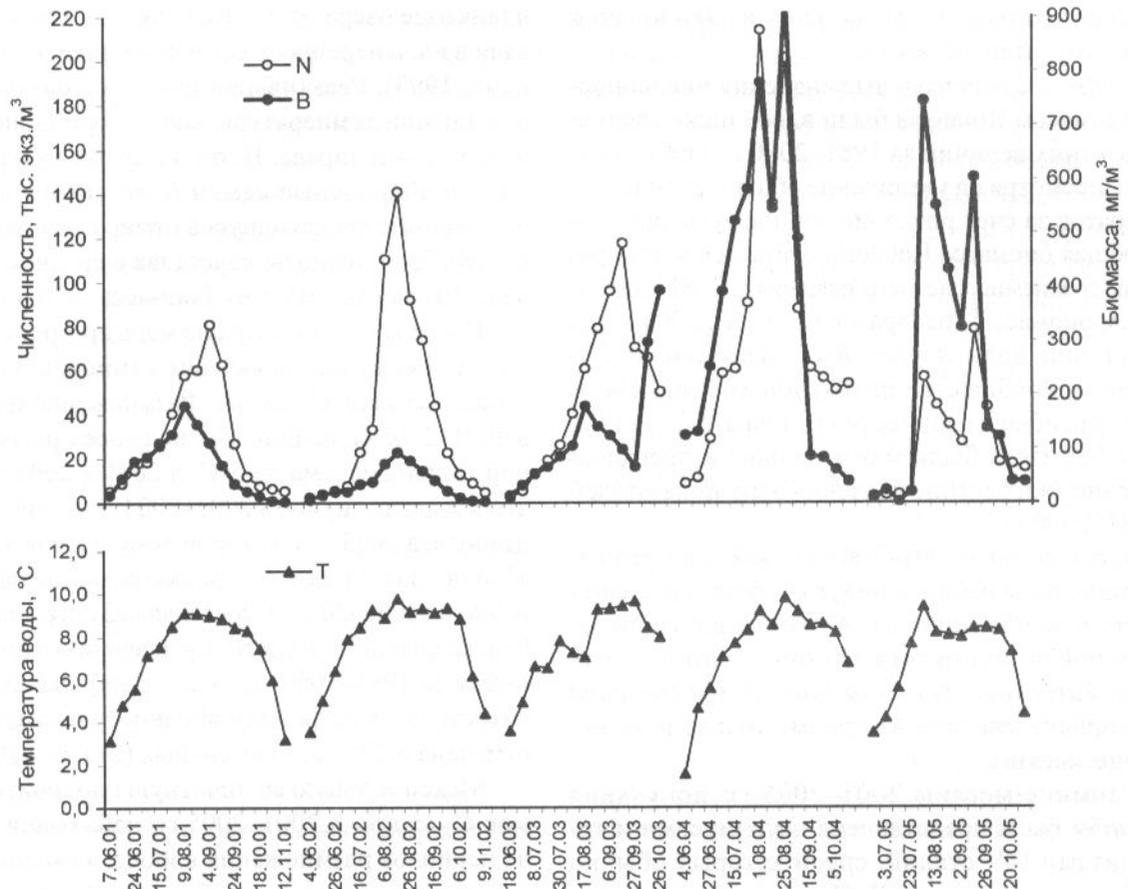


Рис. 9. Динамика общей численности (N) и общей биомассы (B) Rotatoria и средней температуры водной толщи (T) в оз. Азабачье в июне–ноябре 2001–2005 гг.

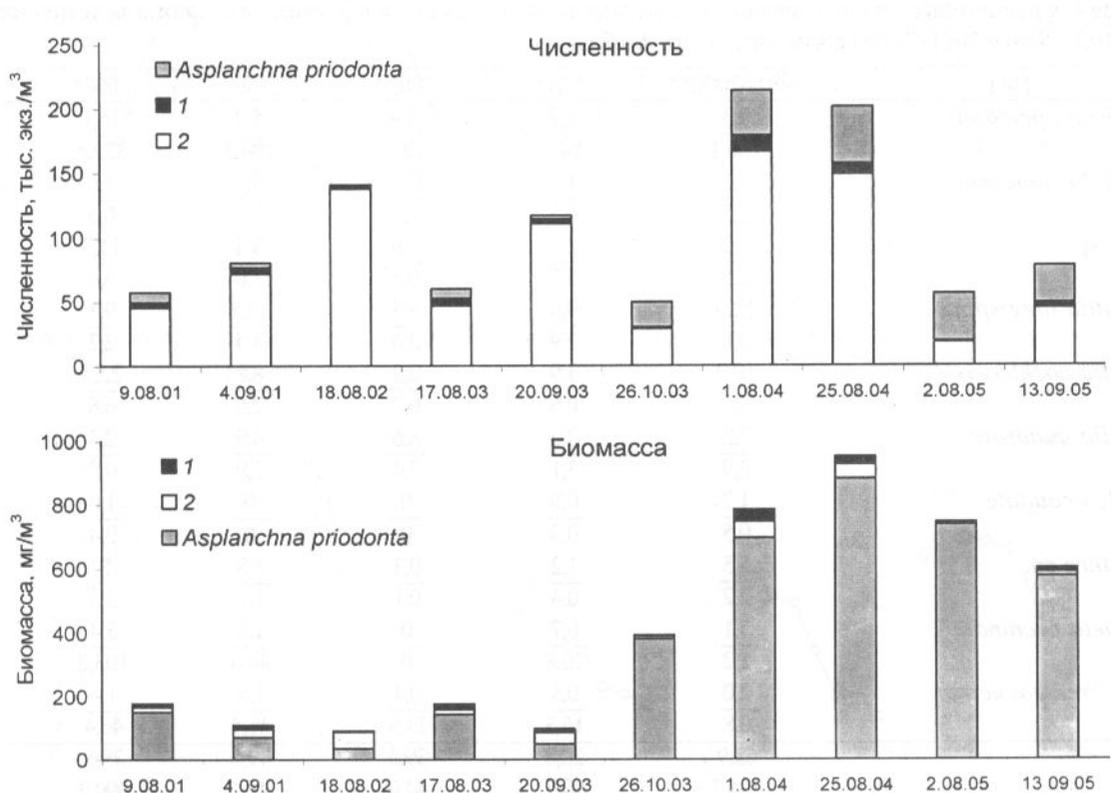


Рис. 10. Общая численность и общая биомасса Rotatoria и их составляющих в летние и осенние пики развития в оз. Азабачье в 2001–2005 гг.: 1 — *Notholca*, *Synchaeta* и *Trichocerca*; 2 — *Conochilus*, *Filinia*, *Kellicottia*, *Keratella* и *Polyarthra*

биомасса *Notholca*, *Synchaeta* и *Trichocerca* (150 мг/м<sup>3</sup>) была в 2004 г.

В 2001 г. среднегодовые значения численности и биомассы *Rotatoria* были вдвое ниже среднеемноголетних величин за 1981–2000 гг. (табл. 4). В 2002 г., несмотря на увеличение общего количества коловраток за счет роста численности мелких видов, общая биомасса *Rotatoria* оказалась в пять раз меньше среднеемноголетнего значения за 1981–2005 гг. Подъем биомассы коловраток начался с 2003 г. при увеличении доли *Asplanchna*, *Synchaeta* и *Trichocerca* в сообществе планктонных *Rotatoria*. В 2004 г. как общее количество коловраток, так и их общая биомасса были максимальны и превышали среднеемноголетние значения этих показателей за 1981–2000 гг.

Во все сезоны 2001–2005 гг., как и в предшествующие годы наблюдений, в сообществе планктонных ракообразных оз. Азабачье ведущим по численности видом был *Cyclops scutifer*. *Eurytemora kurenkovi*, *Daphnia galeata* и *Leptodora kindti* присутствовали в водоеме только в летне-осенние месяцы.

В зимние месяцы 2001–2005 гг. популяция *C. scutifer* была представлена науплиусами и копеподами I–V стадий, среди которых обычно преобладают циклопы III–IV копеподитных стадий. В феврале–марте копеподиты V стадии в

планктоне озера отсутствовали, так как мигрировали в ил, и перешли в состояние диапаузы (Базаркина, 1993). Реактивация циклопов началась при повышении температуры воды в придонном слое водоема — в апреле. В это же время из ила выходили и яйценозные самки *E. kurenkovi*, которые после рождения науплиусов отмирали. Количество *C. scutifer* за периоды ледостава в среднем составляло 50 тыс. экз./м<sup>3</sup>, а их биомасса — 0,6 г/м<sup>3</sup>.

После вскрытия озера по мере прогрева водных масс происходило появление самцов, а на декаду позже — самок *C. scutifer*. Размножение циклопов в 2001–2005 гг. начиналось не ранее прогрева водной толщи водоема до 5°C: в 2001 и 2002 гг. — во второй декаде июня, в 2003–2004 — в первой декаде июля, в 2005 — во второй декаде июля. Средняя абсолютная плодовитость самок за генеративные периоды 2001–2005 гг. составляла 23 шт. яиц и была близка среднеемноголетнему значению этого показателя за 1981–2000 гг. — 24. Наибольшая плодовитость (26 яиц на одну яйценосную самку) была отмечена в 2001 г., наименьшая (21) — в 2004 г.

Максимальную абсолютную плодовитость самок *C. scutifer* в 2001–2005 гг. наблюдали в начале периодов размножения в июле, а скорость воспроизводства популяции была наиболее высока в первой половине августа, когда с повышением тем-

Таблица 4. Среднеемноголетние и среднегодовые значения численности и биомассы *Rotatoria* за летне-осенние месяцы 1981–2000 и 2001–2005 гг. в пелагиали оз. Азабачье

Вид	1981–2000**	2001*	2002*	2003*	2004*	2005*
<i>Asplanchna priodonta</i>	9,3 186,1	2,7 54,1	0,9 18,3	5,2 104,3	16,1 322,6	11,3 225,1
<i>Conochilus unicornis</i>	6,2 2,5	1,2 0,5	15,5 6,2	5,8 2,3	1,6 0,6	0,8 0,3
<i>Filinia</i> sp.	4,9 1,5	2,3 0,7	2,8 0,8	3,4 1,0	11,3 3,4	0,8 0,3
<i>Kellicottia longispina</i>	12,9 3,8	9,8 2,9	8,5 2,6	14,8 4,4	9,1 2,7	5,6 1,7
<i>Keratella cochlearis</i>	10,0 3,0	1,9 0,6	2,2 0,7	8,8 2,6	22,5 6,8	6,3 1,9
<i>Keratella quadrata</i>	7,2 2,9	7,6 3,1	8,6 3,4	4,9 1,9	2,3 0,9	0,2 0,1
<i>Notholca caudate</i>	1,2 0,5	0,8 0,3	0 0	0 0	1,0 0,4	0,3 0,1
<i>Polyarthra</i> sp.	5,5 2,2	1,2 0,4	0,3 0,1	3,8 1,1	10,9 3,3	0,6 0,2
<i>Synchaeta pecninata</i>	3,1 1,2	0,7 20,8	0 0	1,5 46,0	3,4 103,2	1,2 37,3
<i>Trichocerca capucina</i>	2,0 0,8	0,5 16,3	0,4 11,9	1,4 41,4	1,5 46,4	0,1 3,1
Всего	63,9 204,7	28,8 99,7	39,3 44,0	49,5 205,2	79,8 490,3	27,1 270,0

Примечание. \* — среднегодовые значения, \*\* — среднеемноголетние значения. В числителе — численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>; в знаменателе — биомасса, мг/м<sup>3</sup>

пературы воды продолжительность развития яиц сократилась. Ход рождаемости циклопов, как и в предшествующие годы наблюдений, имел два максимума (рис. 11). Первый пик кривых скорости рождаемости отражал воспроизводство *C. scutifer* первой когорты, другой, менее высокий — второй малочисленной когорты (Базаркина, 2004). Несмотря на то, что плодовитость самок в 2004 г. была минимальной, рождаемость рачков первой когорты оказалась высокой вследствие наибольшего количества в этот год яйценосных самок.

Полная летняя циркуляция водных масс в оз. Азабачье способствовала перемещению эфиппиумов *Cladocera* и науплиусов *E. kurenkovi* к поверхности водоема. В июле, когда верхний слой озера прогрелся до 10°C, у *Eurytemora* начался быстрый метаморфоз копеподитных стадий, а из покоящихся яиц появились молодые особи *D. galeata* и *L. kindti*. В 2001–2005 гг. *Daphnia* при длине тела 0,8 мм, а *Leptodora* — 3,0 мм достигли половой зрелости. Самки *L. kindti* вынашивали в среднем по 1 яйцу.

Наибольшая скорость рождаемости дафний в 2001–2005 гг. приходилась на начало генеративных

периодов (рис. 12) и совпадала с датами максимальной плодовитости рачков. В 2001, 2002 и 2005 гг. она достигала 7 шт. яиц, в 2003 и 2004 гг. — 4. В 2001, 2002 и 2005 гг. также была высока и средняя плодовитость *D. galeata* за периоды размножения (3,4; 3,0 и 3,1 шт., соответственно), которая превышала среднемноголетнее значение этого показателя за 1981–2000 гг. (2,4 шт.). В 2003 г. среднее количество яиц на одну яйценосную дафнию за летне-осенние месяцы составляло 2,0 шт., при этом скорость воспроизводства популяции *D. galeata* была минимальной.

Выяснить наиболее вероятные механизмы регуляции численности планктонных ракообразных позволяет анализ причинно-следственных связей динамических (рождаемость, смертность) и статических (численность, размерная структура, плодовитость, длительность развития яиц) характеристик популяций. Известно, что ход рождаемости зоопланктонных организмов обусловлен возрастной структурой популяции, плодовитостью и скоростью развития яиц. Сильная отрицательная корреляция между рождаемостью и продолжительностью развития яиц будет свидетельствовать о су-

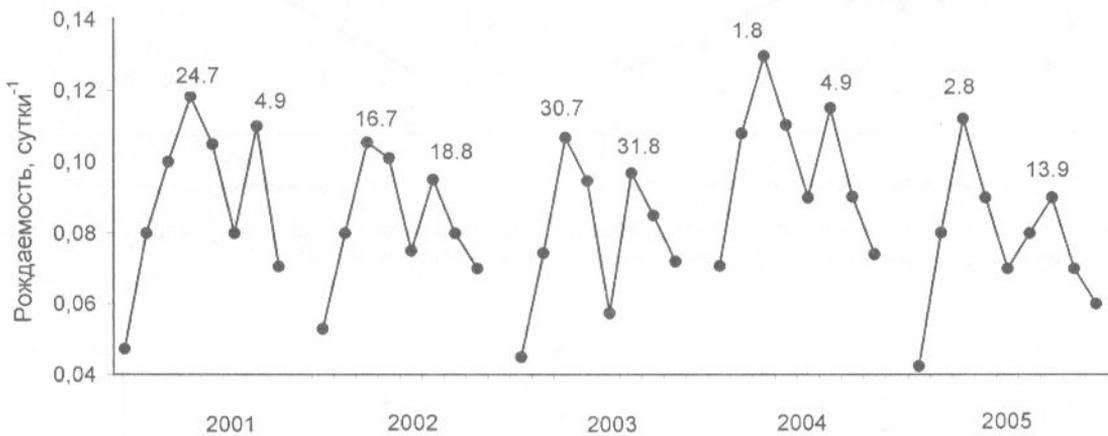


Рис. 11. Динамика скорости рождаемости *C. scutifer* оз. Азабачье в июле–сентябре 2001–2005 гг. Числа над кривыми — даты максимальных значений скорости воспроизводства популяции

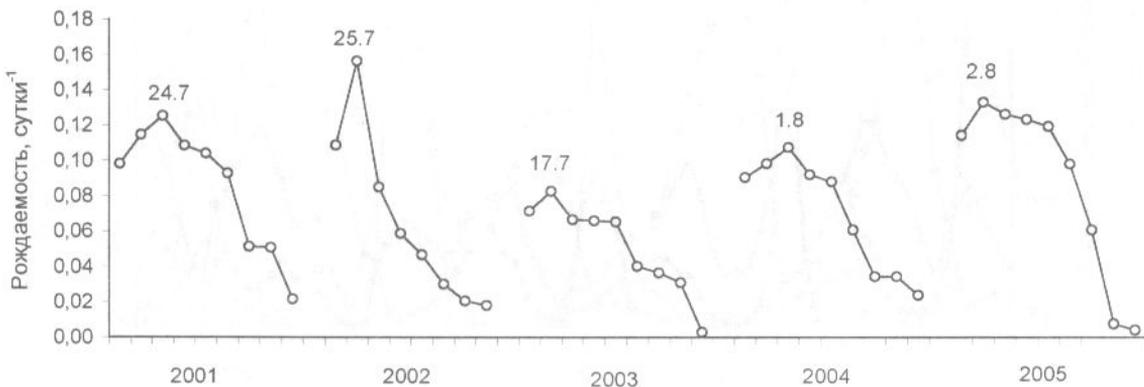


Рис. 12. Динамика скорости рождаемости *D. galeata* оз. Азабачье в июле–октябре 2001–2005 гг. Числа над кривыми — даты максимальных значений скорости воспроизводства популяции

щественном влиянии температуры. Положительная корреляция между рождаемостью и плодовитостью укажет на определяющее влияние трофических условий. Значимую корреляцию между рождаемостью и долей взрослых особей следует ожидать при сильном размерно-выборочном прессе хищников (Гиляров, 1987).

На основании корреляционного анализа популяционных характеристик *C. scutifer* и *D. galeata* было установлено, что динамику рождаемости циклопов, главным образом, определяет температура среды обитания взрослых особей ( $n=41$ ;  $r=0,778$ ;  $P>0,099$ ), а дафний — трофические условия ( $n=44$ ;  $r=0,798$ ;  $P>0,099$ ) (рис. 13).

Массовый выход науплиусов *C. scutifer* в оз. Азабачье обычно происходит в конце июля – начале августа. Максимальную численность циклопов науплиальных стадий в 2002 и 2003 гг. наблю-

дали во второй половине августа, в 2001, 2004 и 2005 гг. — во второй половине сентября. На эти моменты времени приходились и максимумы общей численности популяции. Наиболее высокий пик (360 тыс. экз./м<sup>3</sup>) был отмечен в 2001 г. (рис. 14), низкий (150 тыс. экз./м<sup>3</sup>) — в 2004.

В сентябре в популяции *C. scutifer* завершился период размножения. В октябре взрослые особи циклопов не встречались. Копеподиты *C. scutifer*, появившиеся в сентябре, в ноябре достигли IV развития, а в популяции *Eurytemora* появились половозрелые самки, которые, в среднем, вынашивали по 18 шт. яиц. В это время популяции *Daphnia* и *Leptodora* состояли из самцов и эфиппальных самок.

В 2001–2005 гг., как и в предшествующие 1981–2000 гг., *C. scutifer* в течение жизненного цикла имел два максимума биомассы (рис. 14). Осенний

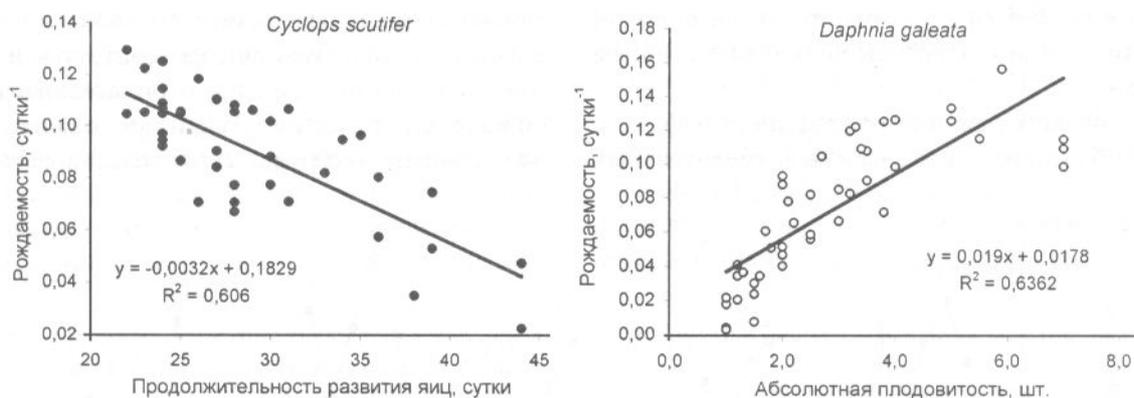


Рис. 13. Корреляционные связи рождаемости с продолжительностью развития яиц в популяции *C. scutifer* и рождаемости с размером кладки в популяции *D. galeata* в оз. Азабачье в 2001–2005 гг.

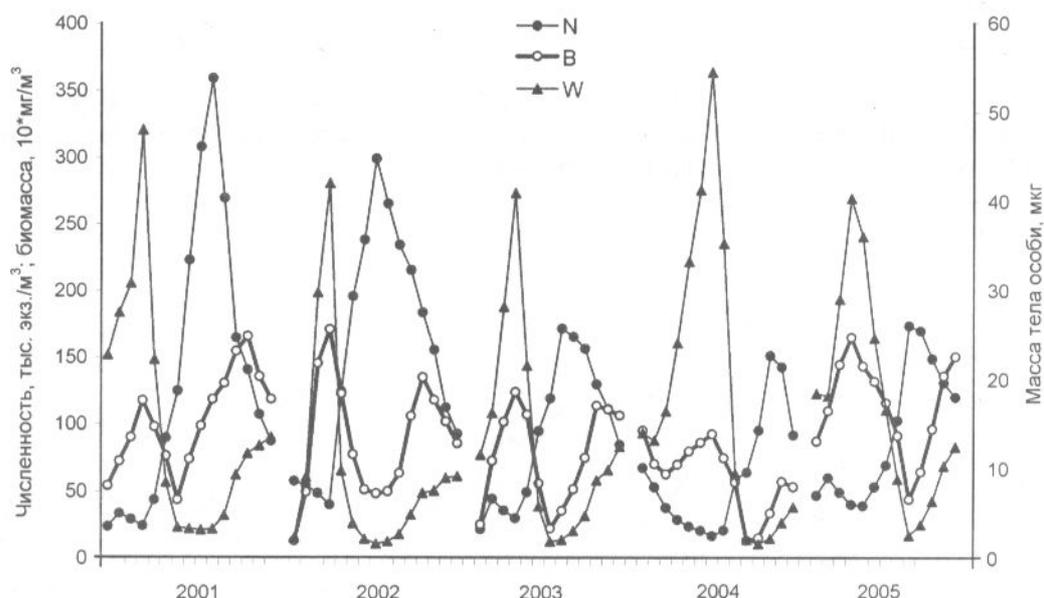


Рис. 14. Сезонная динамика численности (N), биомассы (B) и средней массы тела особей (W) популяции *C. scutifer* в оз. Азабачье в июне–ноябре 2001–2005 гг.

пик соответствовал максимуму численности копе-подитов, летний — максимальной массе тела рачков, за счет взрослых особей, составляющих основную часть популяции. Осенью 2001 и летом 2002 гг. максимумы биомассы были приблизительно равны (1,7 г/м<sup>3</sup>), в течение 2002–2004 гг. происходило их снижение от 1,4 до 0,6 г/м<sup>3</sup>. Только летом 2005 г. появилась тенденция к повышению биомассы циклопов (1,6 г/м<sup>3</sup>) и увеличению численности вида осенью (174 тыс. экз./м<sup>3</sup>).

В популяции *D. galeata* рост среднего веса особей продолжался в течение всего периода жизни. Максимум биомассы дафний в 2001–2005 гг. соответствовал срокам наибольшей численности вида (рис. 15). С началом гамогенетического размножения средняя масса особей продолжала увеличиваться, но из-за прекращения поступления молоди численность и биомасса *Daphnia* убывали.

В 2001–2003 и 2005 гг. пики численности и биомассы *D. galeata* наблюдали в конце августа – начале сентября, в 2004 г. максимумы плотности и биомассы дафний были сдвинуты на октябрь. Очень низкие пики статических характеристик вида (2,8 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 90 мг/м<sup>3</sup>) были отмечены в 2003 г. С октября максимумы численности и биомассы начали расти и в 2005 г. достигли 15,8 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 530 мг/м<sup>3</sup>, соответственно.

Наибольшую среднюю численность зоопланктонных организмов за летне-осенние месяцы (188 тыс. экз./м<sup>3</sup>), превышающую среднемноголетнее значение за 1981–2000 гг. (145 тыс. экз./м<sup>3</sup>), наблюдали в 2002 г. (табл. 5). Во все годы исследований около 80% от количества планктонных ракообразных составлял *C. scutifer*. В течение

2001–2002 гг. доля науплиусов в популяции циклопов возросла от 51 до 66%, при этом среднегодовая биомасса рачков за летне-осенние месяцы 2002 г. оказалась ниже этой величины за 2001 г. В 2003–2005 гг. при снижении доли науплиусов в популяции *C. scutifer* от 55 до 47% среднегодовые значения численности и биомассы вида изменялись пропорционально.

Таблица 5. Среднемноголетние и среднегодовые значения численности и биомассы зоопланктонных организмов за летне-осенние месяцы 1981–2000 и 2001–2005 гг. в пелагиали оз. Азабачье

Вид	Год					
	1981–2000**	2001*	2002*	2003*	2004*	2005*
<b>Copepoda</b>						
<i>Cyclops</i>	76090	135500	154800	93800	62700	93000
<i>scutifer</i>	1065,3	1035,1	896,8	774,4	618,7	1141,8
<i>Eurytemora</i>	630	790	910	520	370	540
<i>kurenkovi</i>	25,0	22,0	14,2	15,6	10,8	16,2
<b>Cladocera</b>						
<i>Daphnia</i>	4080	2980	3810	1460	2660	5050
<i>galeata</i>	89,7	90,6	113,1	40,5	64,3	167,2
<i>Leptodora</i>	240	170	250	90	180	340
<i>kindti</i>	48,0	7,0	8,9	3,6	5,3	13,5
<b>Bcero</b>						
	81030	139440	159770	95870	65900	98930
	1228,0	1154,6	1032,2	833,8	699,4	1336,9
<b>Rotatoria</b>						
	63900	28820	39270	49500	79830	26870
	204,7	99,7	44,0	205,2	490,3	270,0
<b>Итого</b>						
	144930	168260	188590	124690	94730	127750
	1432,7	1254,3	1076,2	1039,0	1189,7	1606,9

Примечание. \* — среднегодовые значения, \*\* — среднемноголетние значения. В числителе — численность, экз./м<sup>3</sup>; в знаменателе — биомасса, мг/м<sup>3</sup>

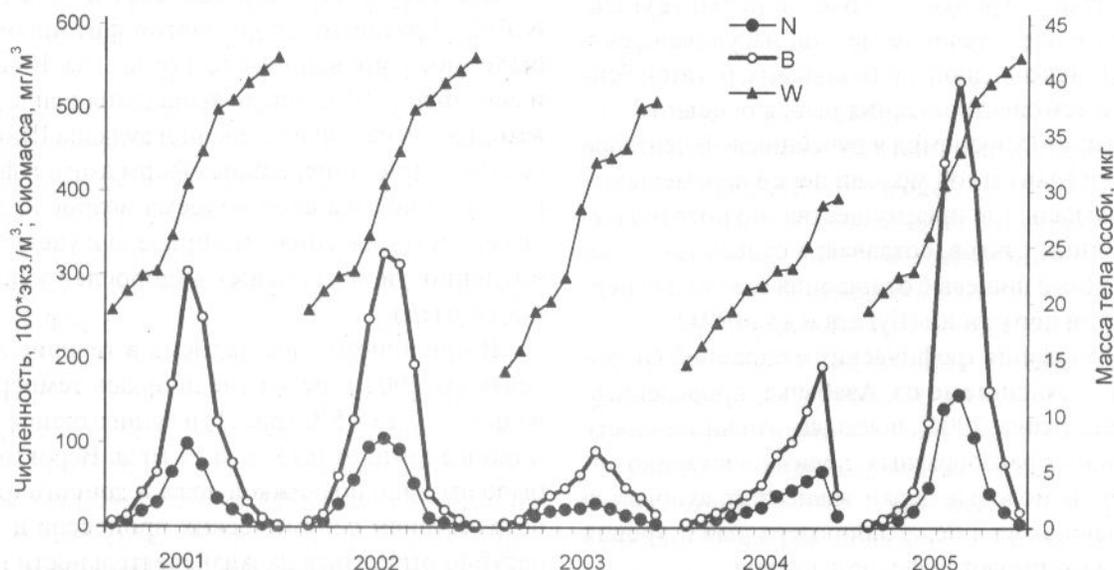


Рис. 15. Сезонная динамика численности (N), биомассы (B) и средней массы тела особей (W) популяции *D. galeata* в оз. Азабачье в июле–ноябре 2001–2005 гг.

Минимальные среднегодовые значения численности и биомассы популяций Cladocera были отмечены в 2003, а Соперода — в 2004 г. (табл. 5), что, вероятно, было обусловлено угнетением рачков после выпадения пепла на открытую поверхность озера в августе–сентябре 2003 г. Восстановление популяций ветвистоусых рачков началось осенью 2004 г., а веслоногих — в 2005. В 2005 г. среднегодовые значения численности и биомассы планктонных ракообразных возросли до величин, превышающих среднегодовые показатели за 1981–2000 гг.

#### Обеспеченность пищей молоди нерки в пелагиали озера

Массовый нерест нерки в бассейне оз. Азабачье происходит в июле–августе. По данным А.Г. Остроумова (1972), площадь нерестилищ, обладающих благоприятными условиями для воспроизводства рыб в бассейне водоема, составляет 280 тыс. м<sup>2</sup>. Нерка нерестится в местах выхода грунтовых вод рек, ключей и литорали озера. Около 70% производителей азабачинского стада заходит в р. Бушуева.

Личинки нерки выходят из грунта в апреле–июне, затем от нескольких дней до 1–2 месяцев живут в литорали озера, а к концу июля мигрируют в пелагиаль водоема. Основной пищей молоди нерки на нерестилищах и в литорали являются бентосные организмы — личинки хирономид и воздушные насекомые, в пелагиали озера — планктонные ракообразные Соперода и Cladocera (Симонова, 1972; Белоусова, 1972; Бугаев и др., 1991; Базаркина, Travina, 1994).

В августе в озеро из притоков нижнего течения р. Камчатка мигрируют сеголетки нерки (Бугаев, 1995), которые в течение месяца нагуливаются в северной мелководной части водоема, богатой бентосом. Здесь спектр питания рыб, в основном, состоит из имаго хирономид и ручейников. В сентябре сеголетки транзитной молоди нерки перемещаются в пелагиаль, где преимущественно потребляют планктонных рачков, создавая, в отдельные годы, напряженные пищевые отношения с молодью нерки местной популяции (Бугаев и др., 1991).

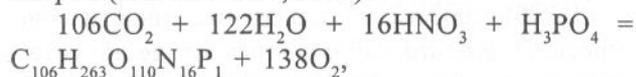
Исследования трофических отношений гидробионтов в экосистеме оз. Азабачье, проведенные ранее (Базаркина, 2004), показали, что численность планктонных ракообразных, преимущественно потребляемых молодью нерки, зависит от количества нагуливающих в пелагиали озера рыб и уровня развития «кормового» фитопланктона.

Предпочитаемым кормом основных видов планктонных ракообразных оз. Азабачье *C. scutifer* и

*D. galeata* являются диатомовые водоросли *A. subarctica*, *S. alpinus* и *S. minutulus* (Лепская, 2000; Базаркина, 2004), плотность которых регулирует содержание в водах озера биогенных элементов, главным образом, минерального азота и фосфатов (Базаркина, 2004).

Поступления азота и фосфора от погибших после нереста производителей нерки в водную толщу оз. Азабачье невелики даже в годы переполнения нерестилищ, что, вероятно, обусловлено очень высоким показателем удельного водосбора (9), по сравнению с озерами Дальнее (7) и Курильское (5). Существенные изменения в режиме биогенных элементов оз. Азабачье могут происходить в периоды активизации действующих вулканов Ключевской группы и Шивелуч (Базаркина, 2002).

Согласно классическому уравнению стехиометрии (Redfield et al., 1963):



фитопланктону необходимы азот (N) и фосфор (P) в таком атомном соотношении, которое присутствует в клетках планктонных водорослей — N:P=16:1. По мнению ряда авторов (Redfield, 1958; Golwin, Florczyk, 1983/84), лимитирование планктонных водорослей фосфором следует ожидать при соотношении азота к фосфору в водоеме, значительно превышающем среднюю величину атомного соотношения между N и P в клетках фитопланктона, а при N:P<16:1 водоросли будут испытывать недостаток азота. Шиндлер (Schindler, 1978) полагает, что для развития Bacillariophyta благоприятным является атомное соотношение N:P=13:1, для Cyanophyta — N:P≤5:1.

В летне-осенние месяцы 2001 и 2002 гг. при N:P=2–8 развитие «кормового» фитопланктона было лимитировано азотом (рис. 16). В августе и сентябре 2003 г., после выпадения пепла на акваторию озера при извержении вулкана Шивелуч, соотношение минеральных форм азота и фосфора в фотическом слое водоема возросло до оптимального значения. Это привело к увеличению численности диатомовых водорослей у поверхности озера.

В придонном слое водоема в течение июля–сентября 2003 г. резко увеличилась температура воды от 3,7 до 7,5°C (рис. 1) и концентрация аммонийного азота от 0,13 до 6,17 мг/л. Вероятно, это было вызвано подвижкой ложа и донного ила под воздействием сейсмических процессов и могло пагубно отразиться на жизнедеятельности гидробионтов, находящих большую часть суток в гипolimнионе озера. Об этом может свидетельство-

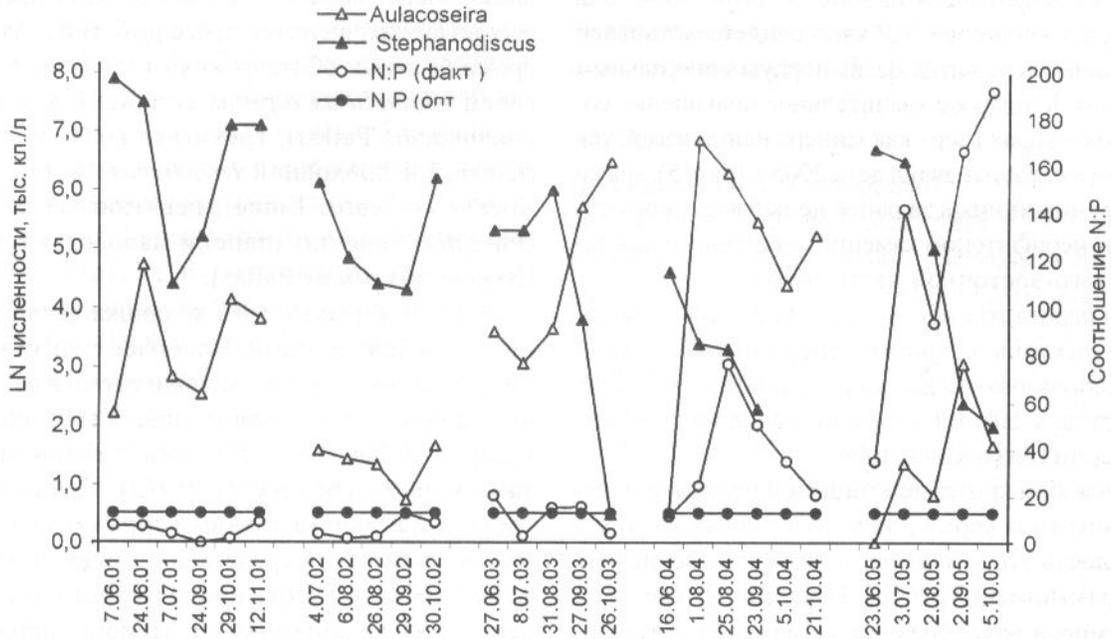


Рис. 16. Сезонная динамика численности *A. subarctica* (данные сетных ловов) и *Stephanodiscus*-complex (данные батометрических съемок) и атомного соотношения минеральных форм азота и фосфора (N:P) в эвфотической зоне пелагиали оз. Азабачье в летне-осенние месяцы 2001–2005 гг. N:P (факт.) — фактически наблюдаемое соотношение, N:P (опт.) — соотношение, оптимальное для развития Bacillariophyta

вать двукратное снижение численности популяций *Cladocera* и *Soropoda* в 2003 г., по сравнению с 2002 г. (табл. 5). Возможно, в июле–августе 2003 г. произошел и крен ложа водоема на юго-восток, к хребтам Коврижка и Токинец. Поскольку с 2004 г. стало заметным длительное отсутствие (август–сентябрь) поверхностного стока втекающих в озеро с северо-запада рек, а также — «отдаление» традиционных мест воспроизводства нерки юго-восточного побережья на 1,5 м в глубь озера. В октябре 2003 г. после завершения полной циркуляции и обогащения водных масс кислородом концентрация аммонийного азота у дна озера составляла 0,05 мг N/л и не превышала нормы содержания этого элемента в лососевых водоемах (0,10 мг N/л) (Лабораторный практикум ..., 1983).

На динамику гидробиологических процессов в пелагиали оз. Азабачье в 2004–2005 гг. существенное влияние мог оказать и пеплопад при извержении вулкана Шивелуч в мае 2004 г. Вулканический пепел, выпавший на водосбор водоема слоем 15–18 мм, сохранился в уплотненном виде на некоторых участках бассейна озера до настоящего времени. Мы не располагаем данными о химическом составе этого пепла, но его необычный розоватый оттенок свидетельствовал о высоком содержании какого-то элемента, что могло вызвать изменения в экосистеме водоема, неидентичные с наблюдаемыми ранее закономерностями после выпадения серых пеплов в 1985 и 1990 гг.

В 2004 г., после вскрытия озера 31 мая, легко-растворимые соединения фосфора, содержащиеся в пепле, начали поступать в пелагиаль водоема со стоком поверхностных вод и обеспечили вспышку летнего «цветения» *Aulacoseira* (960 тыс. кл./л) и, в меньшей степени, *Stephanodiscus* (100 тыс. кл./л) (рис. 16). По данным батометрических съемок, количество клеток *A. subarctica* в пелагиали озера в начале августа достигало 3 млн кл./л. По мере потребления диатомовым планктоном фосфатов их количество к осени понижалось, вследствие чего в октябре 2004 г. осенний пик «цветения» *A. subarctica* был слабо выражен, а *Stephanodiscus* в пелагическом планктоне отсутствовал.

В течение летне-осенних месяцев 2004 и 2005 гг. происходил медленный процесс минерализации азотистых соединений, поступивших в водоем с пеплом. В третьей декаде июня температура воды фотического слоя 3,3°C и содержание в нем 0,025 мг P/л при N:P=35:1 оказались благоприятными для вегетации *Stephanodiscus*-complex, 80% которого составлял *S. minutulus*. Активного развития более требовательной к теплу *A. subarctica* в начале июня не произошло, и *S. minutulus* в течение лета и осени 2005 г. занимал доминирующее положение. В июле–октябре 2005 г. средневзвешенная величина концентрации минерального азота, представленного, в основном, аммонием (60%), в водной толще озера изменялась в пределах 0,12–0,38 мг N/л, а атомное соотношение минеральных форм азота и

фосфора в эвфотической зоне — 140–190. Столь высокие соотношения N:P явно свидетельствовали об ограничении развития Bacillariophyta минеральным фосфором. К тому же значительное повышение содержания в водах озера как минерального азота, так и общего железа, с начала лета 2005 г. (рис. 5), могло стать причиной никогда ранее не наблюдаемого оброста перифитоном каменисто-галечного дна литорали юго-восточной части озера.

При недостатке «кормовых» диатомовых водорослей циклопы старших копепоидитных стадий могут использовать в качестве пищи беспанцирных коловраток, а дафнии — зеленые водоросли и цианобактерии (Базаркина, 2004).

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 трофических 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).

При сопоставлении количества яиц в популяции *C. scutifer* с численностью *A. subarctica*, *S. minutulus* и биомассой беспанцирных Rotatoria (за месяц до появления яиц в популяции циклопов) было обнаружено, что основной пищей взрослых рачков в летне-осенние месяцы 2001 и 2003 гг. являлись беспанцирные коловратки ( $n=18$ ;  $r=0,492$ ;  $P>0,95$ ), в 2002 и 2005 гг. — *S. minutulus* ( $n=17$ ;  $r=0,550$ ;  $P>0,95$ ), в 2004 — *A. subarctica* ( $n=9$ ;  $r=0,845$ ;  $P>0,99$ ).

*D. galeata* в июле–сентябре 2001 и 2003 гг. эффективно фильтровала *A. subarctica*: в 2001 г. — после массового ее развития, в 2003 — до наступления осенней активной вегетации водоросли ( $n=13$ ;  $r=0,630$ ;  $P>0,95$ ). В 2002 и 2005 гг. *Daphnia* использовала в качестве пищи *S. minutulus* при низких его концентрациях после «цветения» ( $n=14$ ;  $r=0,595$ ;  $P>0,95$ ). В 2004 г. корреляционные связи между количеством яиц в популяции *D. galeata* и численностью *A. subarctica* и *S. minutulus* оказались отрицательными, что указывало на ингибирующее влияние этих водорослей на рачков (Садчиков, Филиппова, 1984). Вероятно, в 2004 г. основной пищей дафний были бактерии и простейшие (Монаков, 1998).

Важным фактором, регулирующим динамику

численности планктонных ракообразных в пресноводных водоемах, является пресс рыб. В оз. Азабачье, кроме *O. nerka*, обитают кижуч (*O. kisutch* Walb.), голец (*Salvelinus alpinus* complex), кунджа (*S. leucomaenis* Pallas), трехиглая колюшка жилой (*leiurus*) и проходной (*trachurus*) форм (*Gasterosteus aculeatus* Linne), девятииглая колюшка (*Pungitius pungitius* Linne) и малоротая корюшка (*Hypomesus olidus* Pallas).

Кижуч и девятииглая колюшка являются типичными бентофагами. Наиболее существенным пищевым конкурентом молоди нерки в оз. Азабачье является трехиглая колюшка (Бугаев, 1995; Базаркина, 2004) и, в меньшей степени, малоротая корюшка (Белоусова, 1972). Показано, 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). Присутствие в водоеме гольцов и кунджи играет скорее положительную роль в экосистеме водоема, поскольку они выедают большое количество трехиглой колюшки (Кохменко, 1970).

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 ( $A_{2+}$ ). Установлено, что 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).

Среднегодовалая величина биомассы пелагических ракообразных в оз. Азабачье за летне-осенние месяцы 1981–2005 гг. составляет 1,2 г/м<sup>3</sup> сырого вещества планктона, что соответствует 130 т сухого вещества ракообразных для всего водоема. При такой биомассе рачков озеро ежегодно в состоянии прокормить не более 80 млн шт. нерки, из которых приблизительно 20 млн могут составлять годовики азабачинского стада и 60 млн шт. — сеголетки (в том числе 12 млн  $E_{0+}$ ).

В 2001–2002 гг., когда количество нагуливающейся молоди нерки не превышало оптимальных значений, и численность ее пищевых конкурентов была невысока, покатная нерка имела крупные размеры (рис. 17, 18).

При повышении численности рыб-планктонофагов в 2003–2004 гг. происходило снижение массы тела смолтов нерки. В 2004 г. при очень высокой численности нагуливающейся нерки и большом дефиците пищи большая часть покатной молоди до конца июля нагуливалась в озере и мигрировала в море с практически пустыми желудками (личное сообщение В.Ф. Бугаева). При этом вес смолтов азабачинского стада (5,7 г) и транзитной нерки (4,6 г) оказался значительно ниже среднееголетних значений за 1981–2005 гг. (9,6 и 6,7 г, соответственно). В 2005 г. при обилии пищи (планктонных ракообразных) и снижении плотности нагуливающейся нерки, покатники *O. nerka* были более упитанными, но из-за высокой численности трехиглой колюшки

проходной формы в пелагиали озера повышение биологических показателей смолтов нерки было незначительным (рис. 17, 18).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По гидрологическому режиму 2001–2005 гг. для бассейна оз. Азабачье относятся к ряду теплых, средних по водности годам. Гидрохимический режим вод озера регулирует поступление биогенных элементов с поверхностным стоком и из бентали водоема по завершении летней и осенней циркуляций водных масс. Существенные изменения в режиме биогенных элементов с августа 2003 г. были обусловлены активизацией вулканических процессов.

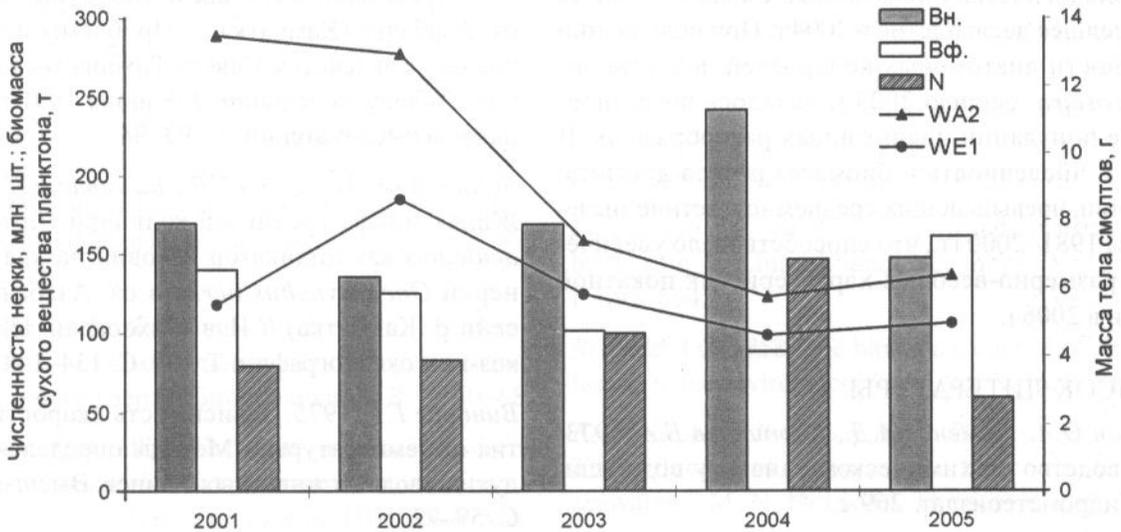


Рис. 17. Многолетние изменения фактической (Вф.) и необходимой (Вн.) биомассы сухого вещества планктона для нагуливающейся молоди нерки (N) в пелагиали оз. Азабачье в 2000–2005 гг.: WA2 — масса тела двухгодовиков нерки азабачинского стада, WE1 — масса тела годовиков транзитной нерки

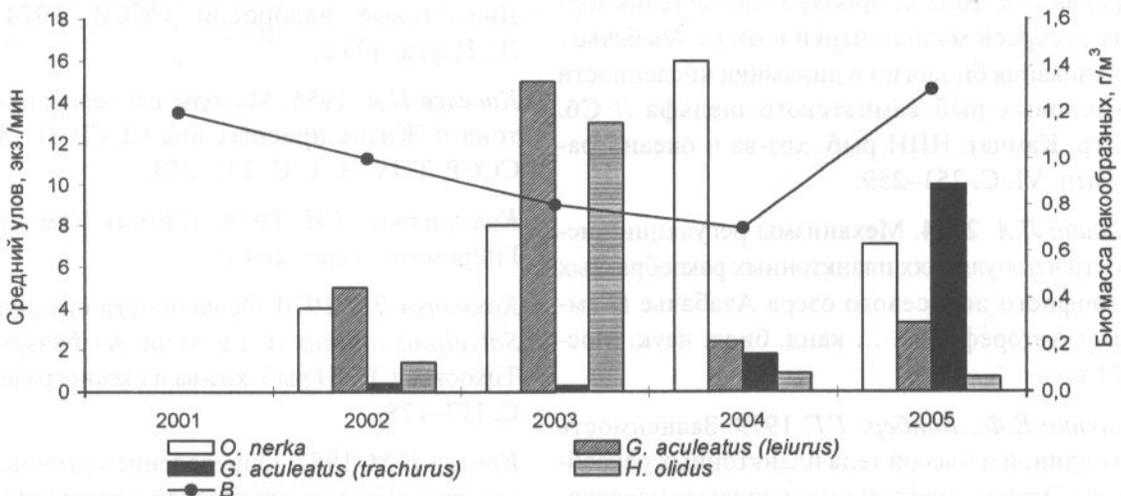


Рис. 18. Многолетние изменения среднегодовой биомассы планктонных ракообразных (B) за летне-осенние месяцы 2001–2005 гг. и среднее количество рыб (*O. nerka*, *G. aculeatus* жилой и проходной форм и *H. olidus*), выловленных за одну минуту траления в пелагиали оз. Азабачье в июне–августе 2002–2005 гг.

В 2001–2005 гг., как и в предыдущие годы, в планктоне оз. Азабачье доминировали Bacillariophyta, среди которых наиболее многочисленными были «кормовые» виды *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus* и *Stephanodiscus minutulus*. До августа 2003 г. диатомовые водоросли Bacillariophyta были лимитированы минеральным азотом, в 2004–2005 гг. — фосфатами.

Снижение численности и биомассы Cladocera в 2003 и Copepoda в 2004 гг. явилось следствием слабой вегетации «кормового» фитопланктона в 2002 г. и мощного пресса рыб-планктонофагов в 2003–2004 гг. Эти факторы, наряду с отрицательным воздействием вулканического пепла на процессы жизнедеятельности рачков и рыб в августе–сентябре 2003 г., явились следствием самых низких биологических показателей смолтов нерки за прошедшее десятилетие в 2004 г. При повышении плотности диатомовых водорослей, в частности *Aulacoseira*, осенью 2003 г. началось восстановление популяций планктонных ракообразных. В 2005 г. численность и биомасса рачков достигли величин, превышающих среднееголетние значения за 1981–2000 гг., что способствовало увеличению размерно-весовых характеристик поклатной нерки в 2006 г.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. 1973. Руководство по химическому анализу вод суши. М.: Гидрометеиздат. 269 с.
- Базаркина Л.А. 1993. Диапауза циклопов (*Cyclops scutifer*) озера Азабачье // Зоол. журнал. Т. 72, Вып. 11. С. 22–28.
- Базаркина Л.А. 2002. К проблеме повышения кормовых ресурсов молоди нерки в озере Азабачье / Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. VI. С. 251–259.
- Базаркина Л.А. 2004. Механизмы регуляции численности в популяциях планктонных ракообразных мезотрофного лососевого озера Азабачье (Камчатка) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 21 с.
- Батушкина 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. 1972. Зоопланктон пелагиали озера Азабачье (Камчатка) и его значение в питании молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 19 с.
- 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., Введенская Т.Л., Базаркина Л.А. 1991. Изменения в составе ихтиофауны пелагиали оз. Азабачье (Камчатка) // Проблемы и пути сохранения экосистем Севера Тихоокеанского региона. Рабочее совещание 3–8 июня 1991 г. Петропавловск-Камчатский. С. 93–94.
- 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.
- Винберг Г.Г. 1975. Зависимость скорости развития от температуры // Методы определения продукции водных животных. Минск: Высшая школа С. 59–72.
- Гляров А.М. 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных М.: Наука. 190 с.
- 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.
- Кондратюк В.И. 1974. Климат Камчатки М.: Гидрометеиздат. 204 с.
- 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 респирационным методом // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 44. С. 97–110.

Лабораторный практикум по болезням рыб. 1983. М.: Легкая и пищевая промышленность. С. 266–293.

Лепская Е.В. 2000. Фитопланктон оз. Азабачье и его роль в питании массовых видов зоопланктона // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 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.

Монаков А.В. 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.И. Северцова РАН. С. 120–168.

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.

Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. 1984. Питание некоторых эпилимниальных ветвистоусых раков мезотрофного озера // Биол. науки. № 8. С. 60–68.

Симонова Н.А. 1972. Питание мальков красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) на нерестилищах и их кормовая база // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 82. С. 179–189.

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.

Bottrell H.H. 1975. Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of *Cladocera* from the River Thames, Reading // Oecologia. V. 19, N 2. P. 129–140.

Golwin S., Florczyk H. 1983/84. Budget of nutrients and their real and useful loads in the lake Slawa water body // Environ. Prot. Eng. (PRL). Vol. 9. N 4. P. 41–56.

Koenings J.P., Geiger H.J., Hasbrouck J.J. 1993. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon: effects of smolt length and geographic latitude when entering the sea // Canadian J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 600–611.

Kurenkov I.I. 1966. The influence of volcanic ashfall on biological process in lake // Limnology and Oceanography. V. 11. N 3. P. 426–429.

Paloheimo J.E. 1974. Calculation of instantaneous birth rate // Limnol. and Oceanogr. V. 19, N 4. P. 692–694.

Redfield A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment // Am. Sci. V. 46. P. 205–221.

Redfield A.C., Ketchum B.H., Richards F.A. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater // M. N. Hill [ed.]. The sea. V. 2. P. 26–77.

Ricker W.T. 1954. Stock and recruitment // J. Fish. Res. Board Canada. V. 11. № 5. P. 559–623.

Schindler D.W. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crops in the world's freshwaters // Limnol. Oceanogr. V. 24. P. 478–486.