

591.524.12.087

СОСТОЯНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ ОЗЕРА ДАЛЬНОГО (ПРОШЛОЕ, НАСТОЯЩЕЕ, БУДУЩЕЕ). МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПЕЛАГИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ**Н. М. Вецлер, Е. Г. Погодаев**

Представлены многолетние данные по численности и биомассе основных видов зоопланктона оз. Дальнее. Показано решающее влияние пресса молоди нерки на межгодовые флуктуации кормовых ракообразных, видовой и размерный состав сообщества. Установлено, что в периоды низкой численности дальнеозёрского стада нерки происходил рост численности и биомассы рачков. Резкое возрастание пресса рыб на зоопланктон в 1986–1992 гг. привело к полному исчезновению диаптомуса в озере, катастрофическому падению численности и биомассы циклопов и дафний. Вследствие выедания рыбой крупных ракообразных в озере возросла роль мелкого ветвистоусого рачка — босмины. Установлено, что численность *Bosmina longirostris* зависела также от температуры воды в озере. Влияние температурного фактора в большей степени проявлялось в условиях умеренного пресса рыб. В многолетней динамике численности циклопов и дафний прослеживалась обратная связь с количеством молоди нерки и прямая — с их плодовитостью.

N. M. Vetsler, E. G. Pogodayev. The state of the ecosystem of Dalneye Lake (historical, current and prospective). Many-years dynamics of pelagic crustaceans // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 7. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2004. P. 44–50.

Many-years data on the abundance and biomass of principal zooplankton species in Dalneye Lake have been represented. Determining role of juvenile sockeye salmon stock in the interannual fluctuations of forage crustaceans, community size and composition has been demonstrated. Crustacean biomass and abundance growth has been revealed to take place in the periods of low abundance of Dalneye Lake sockeye salmon stock. Sharp increase of fish press to zooplankton in 1986–1990 caused complete termination of diaptomus in the lake, catastrophically reduce if the abundance and the biomass of cyclopes and daphnias. On eating up large crustaceans by fish in the lake the role of bosmina has been increased. It has been found that the abundance of *Bosmina longirostris* depended on the water temperature in the lake either. The influence of the temperature has been exhibited mostly in the conditions of intercept fish press. Many-years dynamics of the abundance of cyclopes and daphnias correlated directly with their fecundity and inversely with the abundance of juvenile sockeye salmon.

Семьдесят лет назад учеными-энтузиастами Крохиным и Крогиус на Дальнем озере (бассейн р. Паратунка, Юго-Восточная Камчатка) были начаты всесторонние лимнологические исследования. В этот период численность воспроизводящегося в нем стада нерки была максимальной и достигала совершенно невероятной для такого небольшого водоема величины — 150 тысяч штук.

В конце 40-х годов прошлого столетия произошло резкое сокращение численности этого стада. В течение 35 лет (1948–1983 гг.) оно находилось в депрессивном состоянии — численность рыб-производителей в среднем не превышала пяти тысяч штук. Снижение возвратов производителей в озеро было следствием широкого развития японского лова в открытом море.

Правительственные мероприятия, направленные сначала на ограничение, а затем и на полное закрытие промысла в районах нагула тихоокеанских лососей в море, и климатические изменения, проявившиеся в потеплении Северной Пацифики, привели к повышению численности лососей по всему ареалу. Эти процессы повлияли и на стадо дальнеозёрской нерки. Подходы рыб в восьмидесятые годы возросли до уровня 1930–1940-х годов (20–90 тыс. шт.). Период подъёма численности нерки продолжался в течение семи лет (с 1984 по 1990 год).

Возобновление в начале 1990-х годов теперь уже совместного российско-японского промысла нерки в море и практически беспредельный браконьерский лов в Авачинской бухте и в пресных водах существенно понизили численность производителей. Следующий 13-летний промежуток времени вновь характеризуется малочисленными подходами рыб (в среднем, восемь тысяч шт.) и снижением количества молоди нерки, нагуливающейся в озере.

Многолетние изменения численности дальнеозёрской нерки отразились на динамике кормового зоопланктона этого водоема.

Гидробиологические исследования на Дальнем озере были начаты в конце тридцатых годов прошлого века. Первые обобщения результатов этих исследований были сделаны Крохиным в его докторской диссертации (1948). Затем причины многолетних (за период с 1938 по 1967 год) изменений численности зоопланктона в оз. Дальнее были проанализированы Кожевниковым (1970). В семидесятые годы огромный вклад в изучение биологии пелагических ракообразных озера внёс Игорь Иванович Куренков. Результаты этих работ отражены во многих публикациях (1970, 1975а, б; 1978). Благодаря исследованиям этих ученых мы имеем многолетние данные по численности и биомассе кормового зоопланктона оз. Дальнее. Наша рабо-

та, начавшаяся в 1981 г., является продолжением планктонологических исследований этого водоёма.

Цель данной работы — обобщение многолетних данных и анализ изменений, произошедших в зоопланктонном сообществе озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалами для работы послужили данные первичной обработки планктона за период наблюдений с 1938 по 2003 год, обобщенные результаты годовых отчетов и архивов КамчатНИРО, архивы Паратунского экспериментального сектора.

Сбор материала осуществляли по единой методике. Пробы зоопланктона отбирали на постоянной станции в центральной части пелагиали озера. Выполняли вертикальные тотальные обловы толщи воды от поверхности до глубины 50 или 55 м. В 1937–1953 гг. пробы отбирали параллельно сетью Апштейна с диаметром входного отверстия 13 см и сетью Джеди, — 18 см. В последующие годы использовали только сеть Джеди. Материал собирали два–три раза в месяц в безлёдный период и один раз в месяц — подо льдом. Целесообразность взятия проб в одной постоянной точке в центре озера была доказана Крохиным (1948).

Первичную обработку зоопланктонных проб проводили по стандартным гидробиологическим методикам. Индекс плотности нагуливающейся молоди определяли как отношение количества молоди разных возрастов, полученного по результатам учета ската в соответствующие годы, к общей площади озера (Johnson, 1958, 1961; Burdner et al., 1969; Goodlad et al., 1974; Koenings, Barkett, 1987). Математическую обработку проводили с помощью программ Excel 7.0 и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав зоопланктона и его изменения

С момента начала изучения озера и по настоящее время основными видами рачкового зоопланктона в пелагиали озера Дальнего являются *Cyclops scutifer* Sars и *Daphnia longiremis* Sars. Оба эти вида встречаются в планктоне круглогодично. С 1938 по 1978 год доминирующим по численности видом, наряду с циклопом и дафнией, был *Leptodiptomus angustilobus* Sars (по старой терминологии

Neutrodiaptomus angustilobus Sars). В этот период его численность составляла 1–30 тыс. экз./м³. В 1982–1986 гг. он стал относиться к группе редко встречающихся видов, а начиная с 1990 г. вообще перестал встречаться в пробах зоопланктона.

В списке планктонных ракообразных Паратунских озер, составленном Крохиным (1948), не отмечено нахождение *Bosmina longirostris* s. lato Muller в Дальнем озере. Более того, отсутствие этого вида считалось особенностью двух соседних озер, Дальнего и Ближнего. В 1962–1963 гг. босмину в Дальнем озере также не отмечали (Кожевников, 1968). Начиная с 1965 г. и позже о присутствии этого вида в озере неоднократно сообщал Куренков (архивные материалы КамчатНИРО). Он относил босмину к группе малочисленных видов дальнеозёрского зоопланктонного комплекса. В 1981–2003 гг. *B. longirostris* постоянно встречалась в озере в осенне-летний период. В отдельные годы ее численность была довольно высока, сопоставима или даже выше, чем у циклопа и дафнии.

Многолетняя динамика *C. scutifer*. В многолетней динамике численности циклопа можно выделить несколько периодов соответствующих различным состояниям дальнеозёрского стада нерки и всей экосистемы озера (рис. 1). В первый период (1938–1956 гг.) в озеро заходило, в среднем, 30,6 тыс. рыб-производителей, а среднегодовой показатель численности *C. scutifer* составлял в это время 6,1 тыс. экз./м³. Во второй период (1957–1972 гг.) в водоеме нерестовало в среднем пять тысяч рыб, а численность циклопов возросла более чем в два раза и составила 13,1 тыс. экз./м³. В третий период (1973–1980 гг.) численность нерестового стада нерки сократилась до 1,6 тыс. штук, а количество циклопов в озере увеличилось до 25,8 тыс. экз./м³. Биомасса возросла за эти годы (1938–1979 гг.) от 0,16 до 0,46 г/м³. Количество покатной молоди снизилось с 190 тыс. в тридцатые годы до 16 тыс. штук в конце семидесятых. Таким образом, свыше 25 лет повышение численности и биомассы *C. scutifer* было обусловлено сокращением дальнеозёрского стада нерки.

Определяющей чертой динамики всей экосистемы озера в этот период являлось постепенное уменьшение запасов минерального фосфора (Крохин, 1974; Крогиус и др., 1987). Содержание P₂O₅ снизилось с 140 мг/м³ в тридцатые годы до 30 мг/м³ в начале восьмидесятых прошлого века (рис. 2). В результа-

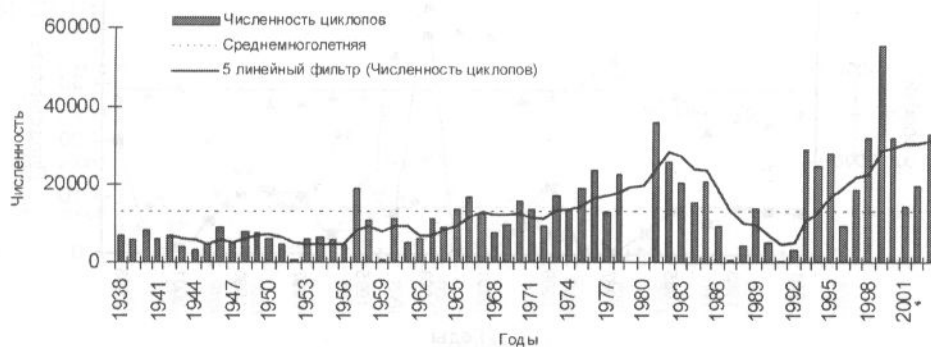


Рис. 1. Межгодовые изменения численности *C. scutifer* (экз./м³) в 1938–2003 гг.

те поддержка кормовых ресурсов осуществлялась почти исключительно за счёт оборачиваемости органического фосфора, детрита и бактериальных агрегатов. Резкое усиление пресса рыб в условиях олиготрофии явилось сильным дестабилизирующим фактором, приведшим к катастрофическому падению численности и биомассы *C. scutifer*. В течение 12 лет (1981–1992 гг.) — четвертый период — происходило

снижение среднегодовых продукционных показателей популяции циклопа.

Начиная с 1993 г. и по настоящее время (пятый период) тенденция снова изменилась. Численность и биомасса *C. scutifer* растет на фоне умеренного пресса молоди нерки. На рис. 3 отражена динамика основных параметров популяции циклопов в 1981–2003 гг. Резкое падение численности всех возрастных стадий

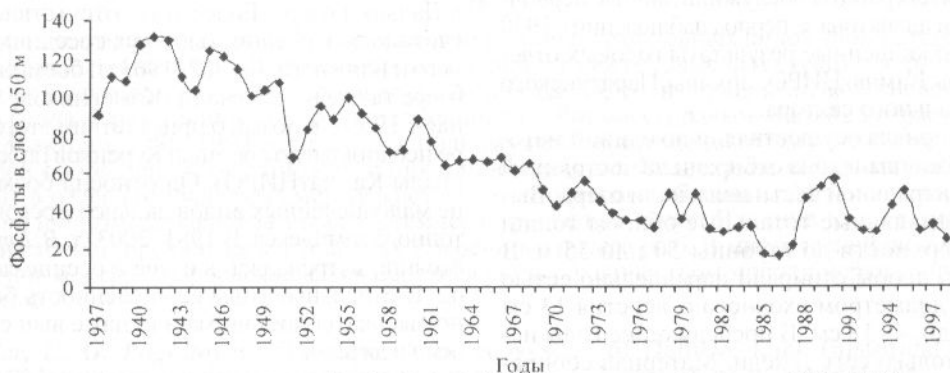


Рис. 2. Многолетние изменения содержания фосфатов (мг/м³) в толще воды оз. Дальнее в 1937–1998 гг.

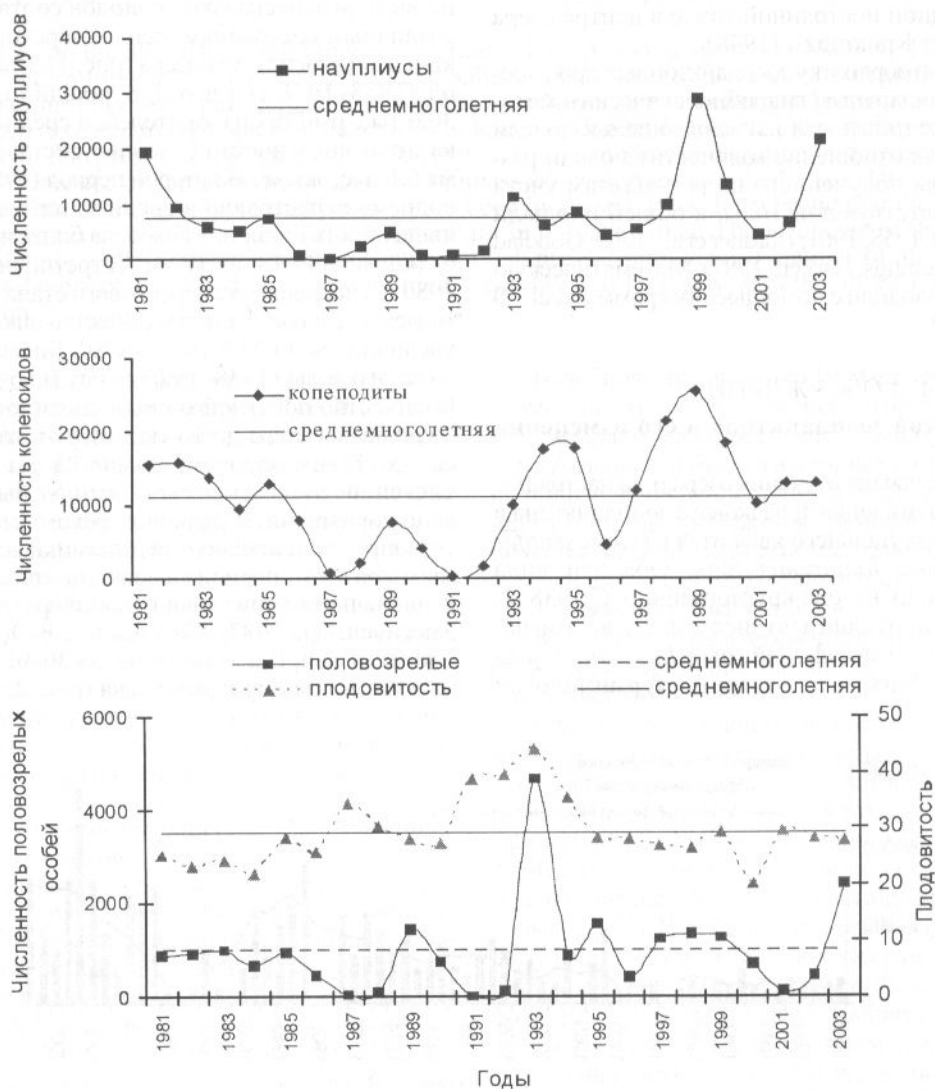


Рис. 3. Межгодовая динамика численности *C. scutifer* по стадиям (экз./м³) и плодовитости (ов./♀) в 1981–2003 гг.

C. scutifer в 1986–1987 и 1990–1992 годы было связано с увеличением количества молоди нерки, нагуливающейся в озере. В период снижения численности циклопов происходит постепенный рост средней плодовитости. Повышение плодовитости у малочисленной группы самок является, по-видимому, внутри-популяционным механизмом, направленным на восстановление численности популяции.

Межгодовые флуктуации численности и биомассы циклопов определяются количеством нагуливающейся молоди нерки, зависящим от величины захода производителей (рис. 4). В 1981–1992 гг. численность и биомасса *C. scutifer* постепенно снижалась, а начиная с 1993 г. и по настоящее время отмечена тенденция к их росту. В 1984–1990 гг. количество производителей колебалось от 24 до 84 тыс. шт., а численность покатной молоди составляла 19–140 тыс. шт. С 1991 г. и по настоящее время происходило снижение величины заходов (1,1–30,0 тыс. шт.) и, соответственно, уменьшение количества нагуливающейся молоди. Вследствие снижения выедания возрастает численность и биомасса *C. scutifer*.

Многолетняя динамика *L. Angustilobus*. Ведущими моментами, определяющими многолетнюю динамику численности *L. angustilobus*, являются пресс рыб и уровень обеспеченности пищей, причем значение пищевого фактора, по-видимому, является ведущим. Так, в 40-е годы, несмотря на то, что количество молоди нерки в озере ежегодно составляло более 200 тыс. штук, численность диаптомуса поддерживалась на довольно высоком уровне, и он являлся одним из доминирующих видов в планктоне (рис. 5). Но уже с 1968 г. сказывается недостаток биогенов в

озере, вызванный снижением поступления фосфора с труппами производителей нерки, падение уровня первичной продукции и, как следствие этого, тенденция понижения биомассы и численности лептодиаптомуса. В 1982–1986 гг. он стал относиться к группе редко встречающихся видов. Резкое возрастание пресса молоди нерки на зоопланктон в 1986–1990 гг. привело к полному исчезновению диаптомуса в озере. Преимущественное выедание наиболее крупных, нередко очень малочисленных видов ракообразных неоднократно отмечалось как в лабораторных (Brooks, 1968), так и в природных условиях (De Bernardi, Giussani, 1975; Пихтова, 1981). По отношению к *L. angustilobus* как виду, чьи особи наиболее крупные и хорошо заметные, пресс рыб является фактором, лимитирующим не только рост численности вида, но и возможность его существования.

Многолетняя динамика *D. longiremis*. В годы максимальной численности дальнеозёрского стада нерки (1938–1948) численность дафний колебалась от 0,2 до 2,4 тыс. экз./м³ (рис. 6). Высокая степень выедания молодью рыб ограничивала рост численности рачков. Биомасса *D. longiremis* в этот период в среднем составляла 0,06 г/м³.

В период депрессивного состояния дальнеозёрского стада нерки межгодовые колебания численности дафний были, преимущественно, выше средне-многолетнего уровня и имели тенденцию к повышению. Биомасса возросла в эти годы (1949–1977 гг.) более чем в два раза — 0,148 г/м³.

В 1981–2003 гг. численность и биомасса *D. longiremis* также определялась преимущественно количеством рыб, нагуливающих в пелагиали озера. Резкое

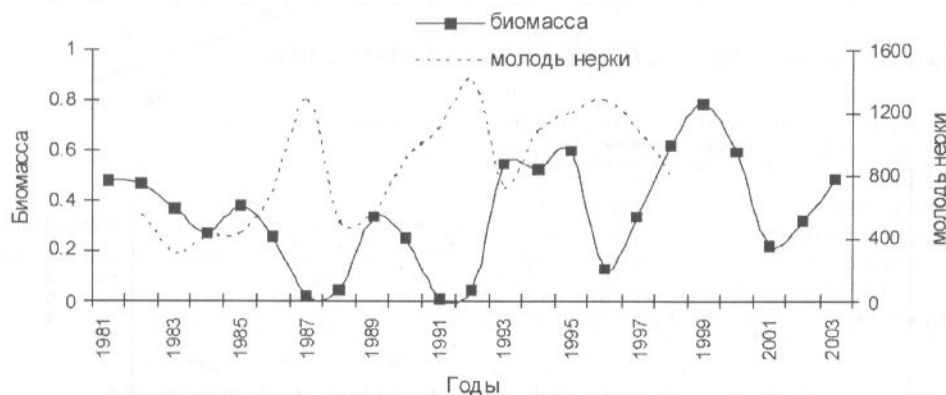


Рис. 4. Межгодовые изменения среднегодовой биомассы *C. scutifer* (г/м³) и плотности нагуливающейся молоди нерки (экз./га) в 1981–2003 гг.

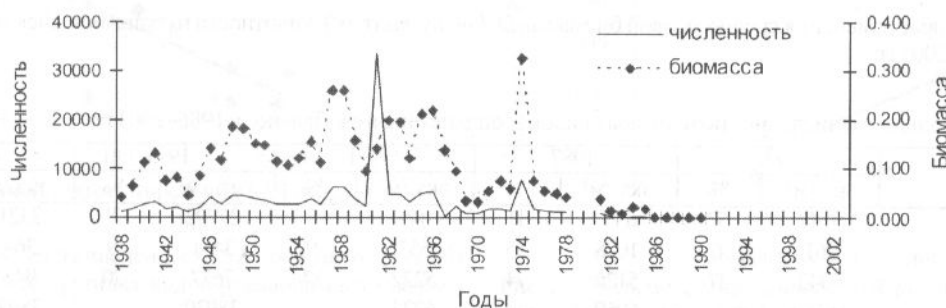


Рис. 5. Межгодовые изменения численности (экз./м³) и биомассы (г/м³) *L. angustilobus* в 1938–2003 гг.

падение биомассы рачков происходило в годы максимальной численности молоди нерки (рис. 7).

В межгодовых изменениях численности дафний, начиная с 1981 г., прослеживается тенденция роста. Колебания плодовитости, напротив, имеют противоположную направленность (рис. 8). В 1981–1991 гг. численность дафний, как и циклопов, лимитировалась молодью нерки и была, преимущественно, ниже среднегодового уровня (2,3 тыс. экз./м³). Плодовитость *D. longiremis* в этот период была максимальной (1,77–2,65 ов/♀). В 1992–2003 гг. происходил рост численности популяции при низкой плодовитости рачков (1,34–2,0 ов/♀). Температура воды не влияла на численность и плодовитость дафний.

Многолетняя динамика *B. longirostris*. Во второй половине восьмидесятых и особенно в девяностые годы прошлого столетия в планктоне резко возросла роль босмины (рис. 9). Ее численность в отдельные годы в несколько раз превышала количество циклопов и дафний (таблица).

B. longirostris обычно встречается в озере с июля по декабрь, а максимум ее развития приходится на сентябрь–октябрь. В годы низкой численности круп-

ных ракообразных (дафний и циклопа) сроки пребывания босмины в планктоне удлинались, а в 1991 г. она встречалась в озере в течение всего года.

В многолетней динамике численности *B. longirostris*, как и других ракообразных, прослеживается тенденция роста. До 1993 г. основным фактором, влияющим на рост её популяции, являлась численность молоди нерки (рис. 10).

Согласно Гилярову (1987), при усилении пресса рыб в первую очередь выедаются долгоживущие крупные виды, а мелкие, с коротким жизненным циклом, получают преимущество для своего развития. Подобная картина, а именно катастрофическое падение численности диаптомуса, циклопа, дафний и рост численности босмины, была отмечена в зоопланктонном сообществе Дальнего озера в 1981–1992 гг. (рис. 11). Выедание молодью нерки крупных ракообразных и освобождение пищевых ресурсов привело к массовому развитию мелких форм зоопланктона, способных успешно существовать в условиях сильного пресса рыб. В результате в эти годы были отмечены не наблюдаемые раньше всплески численности *B. longirostris*.



Рис. 6. Межгодовые изменения численности *D. longiremis* (экз./м³) в 1938–2003 гг.



Рис. 7. Межгодовые изменения среднегодовой биомассы *D. longiremis* (г/м³) и плотности нагуливающейся молоди нерки (экз./га) в 1981–2003 гг.

Таблица. Соотношение и численность отдельных видов зоопланктона в оз. Дальнее в 1986–2003 гг.

Вид	1986		1987		1991		1995		2003	
	экз./м ³	%	экз./м ³	%	экз./м ³	%	экз./м ³	%	экз./м ³	%
<i>C. scutifer</i>	9147	57	755	11	449	7	27792	71	33215	72
<i>D. longiremis</i>	961	6	1078	15	553	9	3461	9	3649	8
<i>B. longirostris</i>	6042	37	5126	74	5222	84	7677	20	9424	20
Сумма	16150		6959		6224		38930		38930	

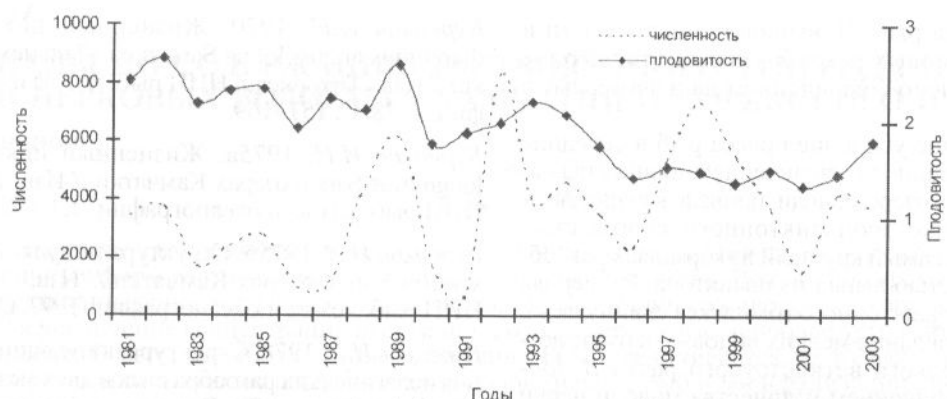


Рис. 8. Межгодовые изменения численности (экз./м³) и плодовитости (ов./♀) *D. longiremis* в 1981–2003 гг.

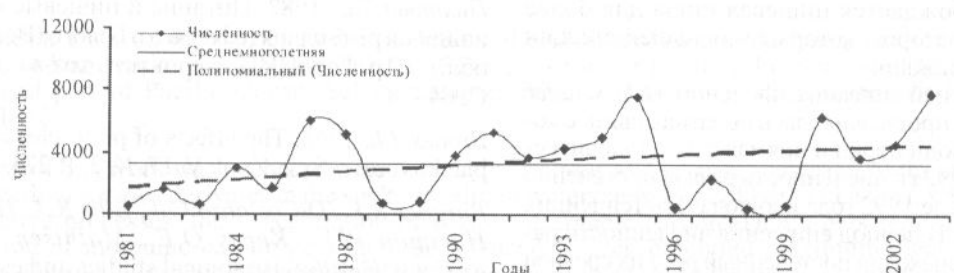


Рис. 9. Межгодовые изменения численности *B. Longirostris* (экз./м³) в 1981–2003 гг.

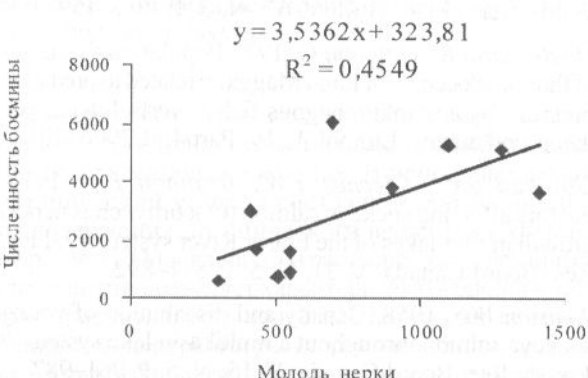


Рис. 10. Связь между численностью *B. longirostris* (экз./м³) и плотностью нагуливающейся молоди (экз./га) в 1982–1992 гг.



Рис. 11. Связь между численностью *B. longirostris* (экз./м³) и численностью крупных видов ракообразных (экз./м³) в 1981–1992 гг.

В 1993–2003 гг. при снижении количества молоди нерки возросло влияние температурного фактора: максимальный рост численности босмины наблюдался в годы наибольшего прогрева озерных вод (рис. 12).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ многолетних данных по зоопланктону оз. Дальнее показал, что пресс рыб в значительной мере определяет межгодовые флуктуации кормовых ракообразных, видовой и размерный состав сообщества. Существование связи между численностью основных видов зоопланктона и количеством молоди нерки, нагуливающейся в пелагиали, свидетельствует о решающем влиянии выедания на динамику численности ракообразных. В течение длительного времени (1948–1983 гг.) планктон озера Дальнего находился под влиянием уме-

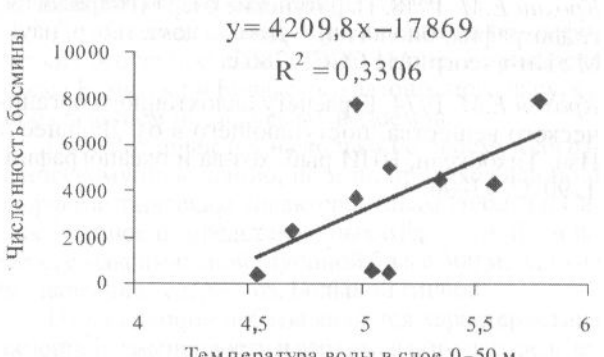


Рис. 12. Связь между численностью *B. longirostris* и температурой воды в 1993–2003 гг.

ренного пресса рыб. Повышение численности и биомассы кормовых ракообразных в этот период было обусловлено сокращением дальнеозёрского стада нерки.

Значительное усиление пресса рыб в середине 80-х годов, связанное с увеличением количества нагуливающейся в озере молоди, привело к существенной перестройке зоопланктонного сообщества. *L. angustilobus*, самый крупный из кормовых ракообразных, полностью выпал из планктона. Размерная структура зоопланктонного комплекса сдвинулась в сторону преобладания мелких видов — в озере возросла роль мелкого ветвистоусого рачка *B. longirostris*. С увеличением количества молоди нерки численность босмин возрастала, так как при усилении пресса рыб снижается количество более крупных видов и освобождается пищевая ниша для более мелких фильтраторов, которые в меньшей степени выедаются молодью.

В многолетней динамике численности *C. scutifer* и *D. longiremis* прослеживалась обратная связь с количеством молоди нерки и прямая с их плодовитостью. В 1981–1992 гг. численность рачков постепенно снижалась, после 1992 года наблюдалась тенденция её повышения. В период снижения численности ракообразных происходил постепенный рост их средней плодовитости. Численность *B. longirostris* зависела также от температуры воды в озере. Влияние температурного фактора в большей степени проявлялось в условиях умеренного пресса рыб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиларов А.М. 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 190 с.
- Кожеевников Б.П. 1968. К вопросу о суточных вертикальных миграциях зоопланктона оз. Дальнего // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 139–150.
- Кожеевников Б.П. 1970. Многолетние изменения количества пелагического зоопланктона в озере Дальнем и их причины // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 73. С. 115–121.
- Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Менишуткин В.В. 1987. Тихоокеанский лосось (нерка) в экосистеме оз. Дальнего (Камчатка). Л.: Наука, 200 с.
- Крохин Е.М. 1948. Паратунские озера (гидрология, гидрография, биология) // Дис. ... докт. геогр. наук. М.: Ин-т геогр. АН СССР, 286 с.
- Крохин Е.М. 1974. К расчету аллохтонного органического вещества, поступающего в оз. Дальнее // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 90. С. 93–96.
- Куренков И.И. 1970. Жизненный цикл *Neutrodiaptomus angustilobus* Sars. в оз. Дальнем (Камчатка) // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 78. С. 157–169.
- Куренков И.И. 1975а. Жизненный цикл *Daphnia longiremis* Sars в озерах Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 97. С. 115–128.
- Куренков И.И. 1975б. Структура популяций *Cyclops scutifer* Sars в озерах Камчатки // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 97. С. 147–156.
- Куренков И.И. 1978. Структура популяций и продукция пелагических ракообразных в двух мезотрофных озерах Камчатки // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. Т. 22. С. 208–215.
- Пихтова Т.С. 1982. Питание и пищевые взаимоотношения рыб-планктофагов оз. Белого (Вологодская обл.) // Тр. Гос. НИИ озер и реч. хоз-ва. Вып. 177. С. 64–78.
- Brooks J.L. 1968. The effects of prey selection by lake planktivores // Syst. Zool. V. 17. № 3. P. 273–291.
- Burgner R.L., DiCostanzo C.J., Ellis R.J., Harry G.Y., Hartman W.L., Kerns O.E., Mathisen O.A. and Royce W.F. 1969. Biological studies and estimates of pium escapements of sockeye salmon in the major river system in southwestern Alaska // U.S. Fish and Wildl. Serv. Fish. Bull. V. 67. N. 2. P. 405–459.
- De Bernardi R., Giussani G. 1975 Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish // Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol. V. 19. Part 4. P. 2906–2912.
- Goodlad J.C., Gjernes T.W., Brannon E.L. 1974. Factors affecting sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) growth in four lakes of the Fraser River system // J. Fish. Res. Board Canada. V. 31. N. 5. P. 871–892.
- Johnson W.E. 1958. Density and distribution of young sockeye salmon throughout a multibasin lake system // J. Fish. Res. Board Canada. V. 15. N. 5. P. 961–982.
- Johnson W.E. 1961. Aspects of the ecology of a pelagic zooplankton-eating fish // Verh. Int. Ver. Limnol. N. 14. P. 727–731.
- Koenings J.P., Barkett R.D. 1987. Population characteristics of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) smolt relative to temperature regimes, euphotic volume, fry density and forage base within Alaskan lakes // In Smith D.H., Margolis L., and Wood C.C. [ed.] Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96. P. 216–234.